



# БИОЛОГИЯ



10

БАЗОВЫЙ  
УРОВЕНЬ

Классический курс

# БИОЛОГИЯ

## 10 класс

УЧЕБНИК ДЛЯ ОБЩЕОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ  
ОРГАНИЗАЦИЙ

Базовый уровень

Под редакцией **Д. К. Беляева**  
и **Г. М. Дымшица**

Допущено  
Министерством просвещения  
Российской Федерации

9-е издание, стереотипное

Москва  
«Просвещение»  
2022

УДК 373:573+573(075.3)

ББК 28.0я721

Б63

*Серия «Классический курс» основана в 2007 году*

На учебник получены **положительные** заключения **научной** (заключение РАО № 484 от 30.11.2016 г.), **педагогической** (заключение РАО № 173 от 06.10.2016 г.) и **общественной** (заключение РКС № 167-ОЭ от 16.12.2016 г.) экспертиз.

**Авторы:** Д. К. Беляев, Г. М. Дымшиц (Введение, главы 1—4), Л. Н. Кузнецова (методическое обеспечение учебника), О. В. Саблина (главы 5—8), В. К. Шумный (глава 9)

Издание выходит в pdf-формате.

**Биология. 10 класс :** учеб. для общеобразоват. организаций : базовый уровень : издание в pdf-формате / [Д. К. Беляев и др.] ; под ред. Д. К. Беляева и Г. М. Дымшица. — 9-е изд., стер. — Москва : Просвещение, 2022. — 223 с. : ил. — (Классический курс).

ISBN 978-5-09-101668-0 (электр. изд.). — Текст : электронный.

ISBN 978-5-09-087483-0 (печ. изд.).

Предлагаемый учебник — элемент информационно-образовательной среды учебно-методического комплекта по биологии под редакцией Д. К. Беляева и Г. М. Дымшица. Учебник выполняет функцию одного из инструментов достижения образовательных результатов (личностных, метапредметных и предметных) по биологии в соответствии с требованиями Федерального государственного образовательного стандарта. Разработанная система заданий предусматривает разные виды учебной деятельности и позволяет отрабатывать широкий спектр необходимых умений и компетенций.

УДК 373:573+573(075.3)

ББК 28.0я721

ISBN 978-5-09-101668-0 (электр. изд.)

ISBN 978-5-09-087483-0 (печ. изд.)

© Издательство «Просвещение», 2014

© Издательство «Просвещение»,  
с изменениями, 2016

© Художественное оформление.

Издательство «Просвещение», 2014, 2019

Все права защищены

## Как пользоваться учебником

В 10 и 11 классах вы будете изучать общую биологию. С основами этой сложной науки вы познакомились в основной школе. Задача курса старшей школы — вооружить вас знаниями, необходимыми для существования в нашем быстро меняющемся мире, научить применять эти знания и, возможно, помочь определиться с выбором профессии.

Вначале ознакомьтесь с **оглавлением** — вам будет понятно построение учебника.

Каждая **глава** начинается кратким введением. Обязательно прочитайте его: это ключ к пониманию того, о чём будет идти речь в этой главе и почему мы это изучаем. Заключение к главе подводит итог изучения темы; ваша задача — предложить свой вариант заключения.

Каждый **параграф** начинается с перечисления понятий, которые будут в нём рассмотрены. Определения некоторых понятий выделены специально, другие просто обозначены в тексте *курсивом*. Определения понятий, выделенных курсивом, вы должны сформулировать самостоятельно.

**Система заданий** включает:

- задания, которые нужно выполнять по ходу чтения параграфа (рубрика «Тренируемся»);

- задания, предполагающие творческое осмысление изученного (рубрика «Анализируем ситуацию»); эти задания рекомендуется выполнять в малых группах с последующим обсуждением;

- задания после параграфа.

Лабораторные и практические работы помещены в соответствующих параграфах.

На плашках зелёного цвета помещён дополнительный материал — интересные факты.

Внимательно рассмотрите **форзацы**. На них будут ссылки в тексте.

Как выполнить проектное задание по биологии, рассказано в разделе «Как работать над проектом».

**Словарь** поможет вам вспомнить понятия, необходимые для усвоения материала и подготовки к уроку. Термины, разъясняемые в словаре, отмечены в тексте параграфа звёздочкой (\*).

В конце учебника помещён **предметный указатель**.

Пользуясь учебником, будьте аккуратны. Не перегибайте книгу, бережно перелистывайте страницы. Этот учебник ещё будет служить вашим младшим товарищам.



## Введение

• Биология • Общая биология • Признаки живого • Уровни организации живого



**Биология** — наука о живой природе и закономерностях, ею управляющих.

Биология изучает все проявления жизни, строение и функции живых существ, а также их сообществ. Она выясняет происхождение, распространение и развитие живых организмов, связи их друг с другом и с неживой природой.

Живой мир необычайно разнообразен. В настоящее время обнаружено и описано примерно 500 тыс. видов растений и более 1,6 млн видов животных, более 3 тыс. видов бактерий и сотни тысяч грибов. Число ещё не описанных видов оценивается по меньшей мере в 1—2 млн.

Задача общей биологии — выявление и объяснение общих явлений и процессов для всего многообразия организмов.

**Основные признаки живого.** Каждый организм представляет собой совокупность упорядоченно взаимодействующих структур, образующих единое целое, т. е. является *системой*. Живые организмы обладают признаками, которые отсутствуют у большинства неживых систем. Возможный способ описать жизнь — это перечислить основные свойства живых организмов.



1. Для живых организмов характерны сложность и высокая степень организации, а также единство химического состава.

Одна из наиболее примечательных особенностей живых организмов — то, что они характеризуются упорядоченным внутренним строением и содержат множество различных сложных молекул. (Основу органических молекул составляют такие элементы, как углерод, водород, кислород и азот.) Простейшие системы живой природы сами являются составными частями более сложно организованных систем, которые, в свою очередь, образуют ещё более сложные системы.



2. Организмы способны к обмену веществом и энергией с окружающей средой.

Живые организмы обладают способностью извлекать, преобразовывать и использовать энергию окружающей среды — либо в форме питательных веществ, либо в виде энергии солнечного излучения. Благодаря этой энергии и веществам, поступающим из окружающей среды, организмы поддерживают свою целостность (упорядоченность) и осуществляют различные функции, возвращают же в природу продукты распада и преобразованную энергию в виде тепла. Таким образом, любой живой организм, как и отдельная клетка, является *открытой системой*, т. е. обменивающейся с окружающей средой и веществом и энергией.



3. Универсальное свойство живого — способность реагировать на внешнее раздражение.

Организмы способны специфически реагировать на изменения окружающей среды — передвигаться в сторону источника пищи, избегать опасности, замедлять скорость обмена веществ при голодании и многое другое.



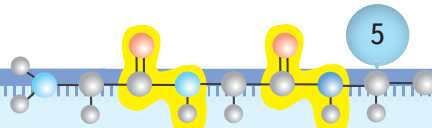
4. Живые организмы приспособлены к среде своего обитания.

Строение каждого организма соответствует его образу жизни. Достаточно ознакомиться со строением крота, рыбы, паразитического червя, чтобы представить в общих чертах, как они живут. Особенности строения, функций и поведения данного организма, отвечающие его образу жизни, называют *адаптациями* (приспособлениями).



5. Живым организмам свойственны самовоспроизведение, наследственность и изменчивость.

Самая поразительная особенность живых организмов — способность к размножению, т. е. *самовоспроизведению*. Потомство всегда сходно с родителями. Существуют механизмы передачи информации о признаках и функциях организмов из поколения в поколение. В этом проявляется *наследственность*. Механизмы хранения и передачи наследственных свойств одинаковы для всех видов. Однако сходство родителей и потомков никогда не бывает полным: потомки, будучи похожи на родителей, всегда чем-то отличаются от них. В этом состоит явление *изменчивости*, основные законы которой также общие для всех видов.





6. Для живого характерна способность к историческому развитию и изменению от простого к сложному.

Этот процесс называют *эволюцией\**. В результате эволюции возникло всё многообразие живых организмов, приспособленных к определённым условиям существования.

**Уровни организации жизни.** Для живой природы характерны разные уровни организации её структур, между которыми существует сложное соподчинение. Жизнь на каждом уровне изучают соответствующие разделы биологии: молекулярная биология, цитология, генетика, анатомия, физиология, эволюционное учение, экология и др.

#### *Уровень молекулярных структур*

Это самый нижний, наиболее древний уровень жизни. Здесь проходит граница между живым и неживым. Макромолекулы — основа живого, они являются элементами различных систем, но сами не могут считаться живыми, так как не обладают всей полнотой свойств живого.

#### *Клеточный уровень*

Это более высокий уровень жизни. И клетка, и заключённые в ней молекулярные структуры в главных чертах строения у всех организмов сходны. Клетка — низшая система в иерархии живого, которой присущи все его свойства.

#### *Органно-тканевый уровень*

Он характерен только для многоклеточных организмов, у которых клетки и образованные из них части организма достигли высокой степени структурной и функциональной специализации.

#### *Уровень целостного организма*

Как бы ни различались организмы между собой, их объединяет то, что они все состоят из клеток. Каждый организм представляет собой систему упорядоченно взаимодействующих органов и тканей. Любая составная часть организма имеет специальное назначение и выполняет определённые функции. Это относится не только к органам (почки, лёгкие, сердце и т. д.) и клеткам, но и к внутриклеточным структурам и молекулам. Существуют и одноклеточные организмы.

#### *Видовой уровень*

Вид, объединяющий сходные в основных чертах организмы, составляет более сложный уровень организации жизни. Здесь действуют законы внутривидовых отношений. Совокупность организмов одного вида, объединённую общим местом обитания, называют *популяцией*. В ней осуществляются элементарные эволюционные преобразования.

### Экосистемный уровень

Ещё более высоким уровнем является уровень экосистем, т. е. сообществ всех видов, населяющих ту или иную территорию или акваторию. На этом уровне действуют законы межвидовых отношений.

### Биосферный уровень

Совокупность всего живого, населяющего Землю, составляет биосферу. Это высший уровень организации жизни. На этом уровне осуществляются круговорот веществ и превращение энергии, связанные с деятельностью всех живых организмов.

Законы, характерные для более высоких уровней организации живого мира, не исключают действия законов, присущих более низким уровням.



**Общая биология** изучает законы, характерные для всех уровней организации жизни.

**Методы изучения живой природы.** Для изучения живой природы биологи применяют различные методы. *Наблюдение* позволяет выявить объекты и явления. *Сравнение* даёт возможность установить закономерности, общие для разных явлений в живой природе. В *эксперименте*, или *опыте*, создаётся ситуация, помогающая выявить те или иные свойства биологических объектов. В отличие от других методов эксперимент позволяет вскрыть сущность явления. *Исторический метод* позволяет на основе данных о современном органическом мире и его прошлом познавать процессы развития живой природы. К новым методам современной биологии можно отнести *моделирование* — изучение какого-либо процесса в целом или его части на модели. Модель может быть образной либо знаковой, т. е. математической.

При изучении биологических объектов используется самая различная техника: микроскопы, ультрацентрифуги, разнообразные химические анализаторы, компьютеры и множество других приборов, позволяющих раскрыть тайны живой материи.

**Значение биологии.** Биологические знания лежат в основе медицинских и сельскохозяйственных наук. Биология решает важнейшие практические задачи. Одна из них — *производство продовольствия*. Для того чтобы обеспечить питанием всё увеличивающееся население нашей планеты, необходимо иметь высокопродуктивные сорта сельскохозяйственных растений и породы животных, а также совершенные методы их выращивания. Эти проблемы нельзя решить, не зная законов биологии, прежде всего законов наследственности, и не опираясь на них в агрономии и зоотехнике.



Очень важна задача разработки методов *предупреждения* и *лечения болезней* человека, особенно таких тяжёлых, как сердечно-сосудистые, рак, СПИД. Решение этой задачи требует глубокого исследования жизненных процессов и механизмов, ими управляющих, как в отдельных клетках, так и в организмах и сообществах.

Важнейшая задача нашего времени, которая стоит перед человечеством, — *охрана природы* и приумножение её богатств. Эта задача продиктована тем, что под влиянием хозяйственной деятельности человека идёт процесс загрязнения окружающей среды, что вызывает сокращение численности и даже гибель видов животных и растений. Загрязнение окружающей среды отрицательно влияет и на здоровье человека.

Остановить развитие промышленности и рост городов невозможно. Но совершенно необходимо предотвратить угрозу, которую несёт этот процесс природе и самому человеку, что также требует глубокого знания законов общей биологии.

Прогресс биологии, в первую очередь молекулярной, в конце XX — начале XXI в. определяет её возрастающую роль.



По уровню биологических исследований можно судить о материально-техническом развитии общества.

Это связано с тем, что биология становится реальной производительной силой, а также научной основой рациональных отношений между человеком и природой.

#### Вопросы и упражнения

1. Что изучает общая биология?
2. Перечислите основные признаки живого.
3. Какие критерии лежат в основе выделения различных уровней организации живого?
4. Какие методы исследований используют в биологии?
5. Почему живые организмы считают открытыми системами?
6. Какие практические задачи решает биология?

#### К следующему уроку

Какой элемент составляет основу всех органических веществ? Какие неорганические вещества входят в состав живых организмов? Как образуется водородная связь? Как осуществляется передача нервного импульса? Как называют биологические катализаторы? (Химия, 8—9 кл.; Биология, 8—9 кл.; Словарь.)

## ГЛАВА 1 ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

**В** живых организмах содержится большое количество химических элементов. Они образуют два типа соединений — органические и неорганические. В состав клеток и организмов входит ряд относительно простых соединений (вода, различные соли, некоторые оксиды), которые встречаются и в неживой природе. Это **неорганические** соединения.

Химические соединения, основой строения которых являются атомы углерода, составляют отличительный признак живого. Эти соединения называют **органическими**. Органические соединения чрезвычайно многообразны, но только четыре класса их имеют всеобщее биологическое значение: белки, нуклеиновые кислоты, углеводы и липиды.

### § 1

### Неорганические соединения клетки

• Биологически важные элементы • Вода • Водородная связь • Гидрофильные вещества • Гидрофобные вещества

**Биологически важные химические элементы.** Из известных нам более 100 химических элементов в состав живых организмов входят около 80, причём только в отношении 24 известно, какие функции в клетке они выполняют. Набор этих элементов не случаен. Жизнь зародилась в водах Мирового океана, и живые организмы состоят преимущественно из тех элементов, которые образуют легко растворимые в воде соединения. Большинство таких элементов принадлежит к числу лёгких, их особенностью является способность образовывать прочные (ковалентные) связи и формировать множество различных сложных молекул.

В составе живых организмов преобладают кислород (более 60 %), углерод (около 20 %) и водород (около 10 %). На азот, кальций, фосфор,



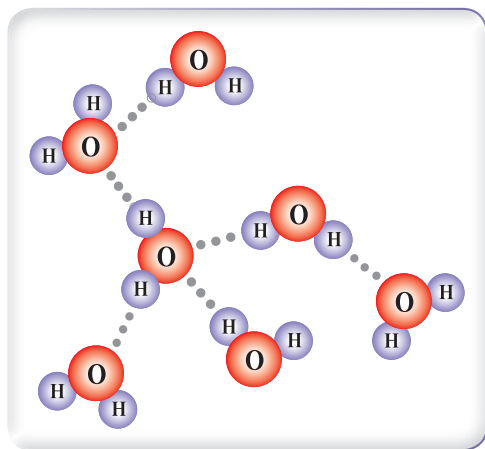
хлор, калий, серу, натрий, магний, вместе взятые, приходится около 5 %. Остальные 13 элементов составляют не более 0,1 %.

Даже те элементы, которые в клетках содержатся в ничтожно малых количествах, ничем не могут быть заменены и совершенно необходимы для жизни. Так, содержание иода в клетках не превышает 0,01 %. Однако при недостатке его в почве (а из-за этого и в пищевых продуктах) задерживается рост и развитие детей. Содержание меди в клетках животных не превышает 0,0002 %. Но при недостатке меди в почве (отсюда и в растениях) возникают массовые заболевания сельскохозяйственных животных.

**Неорганические (минеральные) соединения клетки.** В состав живых клеток входит ряд относительно простых соединений, которые встречаются и в неживой природе — в минералах, природных водах.

**Вода** — одно из самых распространённых веществ на Земле. Она покрывает большую часть земной поверхности. Почти все живые существа состоят в основном из воды. У человека содержание воды в органах и тканях варьирует от 20 (в костной ткани) до 85 % (в головном мозге). Около  $\frac{2}{3}$  массы человека составляет вода, в организме медузы до 95 % воды, даже в сухих семенах растений вода составляет 10—12 %.

Вода обладает некоторыми уникальными свойствами, чрезвычайно важными для живых организмов. Эти свойства воды определяются структурой её молекул.



**Рис. 1.** Образование водородных связей между молекулами воды

В молекуле воды один атом кислорода ковалентно связан с двумя атомами водорода (рис. 1). *Молекула воды полярна* (имеет два противоположно заряженных полюса): положительный заряд сосредоточен у атомов водорода, отрицательный — у атома кислорода (кислород электроотрицательнее водорода).

Отрицательно заряженный атом кислорода одной молекулы воды притягивается к положительно заряженному атому водорода другой молекулы с образованием *водородной связи* (см. рис. 1).

По прочности водородная связь примерно в 15—20 раз слабее ковалентной\* связи, поэтому водородная связь легко разрывается, что наблюдается, например, при испарении воды. Таким образом, в жидкой воде молекулы подвижны, что немаловажно для процессов обмена веществ.

Из-за высокой полярности молекул вода является растворителем других полярных соединений. В воде растворяется больше веществ, чем в любой другой жидкости. Именно поэтому в водной среде клетки осуществляется множество химических реакций. Вода растворяет продукты обмена веществ и выводит их из клетки и организма в целом.

Вода обладает большой *теплоёмкостью*, т. е. способностью поглощать теплоту при минимальном изменении собственной температуры. Благодаря этому она предохраняет клетку от резких колебаний температуры. Поскольку на испарение воды расходуется много тепла, то, испаряя воду, организмы могут защищать себя от перегрева (например, при потоотделении).

Вода обладает высокой *теплопроводностью*. Такое свойство обуславливает возможность равномерного распределения теплоты между тканями тела.

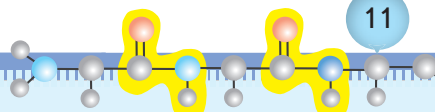
Вода служит растворителем для «смазочных» материалов, необходимых везде, где есть трущиеся поверхности (например, в суставах).

Вода имеет максимальную плотность при 4 °С. Поэтому лёд, обладающий меньшей плотностью, легче воды и плавает на её поверхности, что защищает водоём от промерзания.

По отношению к воде все вещества клетки разделяют на две группы: *гидрофильные* — «любящие воду» и *гидрофобные* — «боящиеся воды» (от греч. «гидро» — вода, «филео» — люблю и «фобос» — боязнь).

Большинство гидрофильных веществ хорошо растворяется в воде. Это соли, сахара, аминокислоты. Гидрофобные вещества, напротив, в воде практически нерастворимы. К ним относятся, например, животные жиры и растительные масла.

Клеточные поверхности, отделяющие клетку от внешней среды, и некоторые другие мембранные структуры состоят из *фосфолипидов\** (см. § 2). Молекулы фосфолипидов имеют и гидрофильную часть («головку») и гидрофобную область (два «хвоста»). Фосфолипиды образуют двойной слой, в котором гидрофобные «хвосты»





молекул ориентированы друг к другу, а гидрофильные «головки» — к воде (см. рис. 11). Благодаря этому сохраняется структурная целостность клетки (см. § 7).

Образно клетку можно представить в виде сосуда с водой, где протекают биохимические реакции, обеспечивающие жизнь. Стенки этого сосуда нерастворимы в воде. Однако они способны избирательно пропускать некоторые водорастворимые соединения.

**Соли.** Помимо воды, в числе неорганических веществ клетки нужно назвать соли. Это ионные соединения, образованные катионами калия, натрия, магния и других металлов и анионами соляной, угольной, серной, фосфорной кислот. При диссоциации\* таких солей в растворах появляются катионы ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  и др.) и анионы ( $Cl^-$ ,  $HCO_3^-$ ,  $HSO_4^-$  и др.).

### ТРЕНИРУЕМСЯ

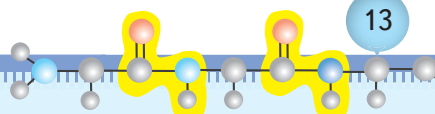
Напишите уравнение диссоциации фосфорной кислоты  $H_3PO_4$ .

Концентрация ионов\* внутри клетки отличается от их концентрации в межклеточном пространстве. На внешней поверхности клеточной мембраны очень высокая концентрация *ионов натрия*, а на внутренней поверхности очень высокая концентрация *ионов калия* и низкая — натрия. Неодинаковая проницаемость клеточной мембраны для ионов калия, натрия и хлора приводит к возникновению между её внутренней и внешней поверхностью *разности потенциалов\**, что обуславливает передачу возбуждения по нерву или мышце.

*Ионы кальция и магния* являются активаторами многих ферментов, и при недостатке их нарушаются биохимические процессы в клетках. Ряд важных функций выполняют в живых организмах неорганические кислоты и их соли. *Соляная кислота* создаёт кислую среду в желудке животных и в специальных органах насекомых и растений, ускоряя переваривание белков пищи. Остатки *фосфорной кислоты*, присоединяясь к ряду ферментов и иных белков клетки, изменяют их физиологическую активность. Остатки *серной кислоты*, присоединяясь к нерастворимым в воде чужеродным веществам, придают им растворимость и таким образом способствуют выведению их из клеток и организма. Натриевые и калиевые соли азотной и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными составными частями минерального питания растений, их вносят в почву как удобрения. Более подробно значение для клетки химических элементов приведено в таблице.

### Биологически важные химические элементы клетки

| Элемент  | Символ | Значение для клетки и организма                                                                                                                     |
|----------|--------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Водород  | H      | Входит в состав воды и органических соединений. Концентрация ионов водорода определяет кислотность среды, в которой протекают биохимические реакции |
| Бор      | B      | Входит в состав клеточных стенок растений                                                                                                           |
| Углерод  | C      | Входит в состав всех органических соединений                                                                                                        |
| Азот     | N      | Входит в состав белков и нуклеиновых кислот                                                                                                         |
| Кислород | O      | Входит в состав воды, органических и биологически активных неорганических соединений (CO, NO и др.)                                                 |
| Фтор     | F      | Входит в состав костей и эмали зубов                                                                                                                |
| Натрий   | Na     | Основной внеклеточный положительный ион                                                                                                             |
| Магний   | Mg     | Активирует работу многих ферментов; входит в состав хлорофилла                                                                                      |
| Фосфор   | P      | Входит в состав костной ткани, нуклеиновых кислот, некоторых липидов                                                                                |
| Сера     | S      | Входит в состав белков                                                                                                                              |
| Хлор     | Cl     | Преобладающий отрицательный ион в организме животных, компонент соляной кислоты в желудочном соке                                                   |
| Калий    | K      | Преобладающий положительный ион внутри клеток                                                                                                       |
| Кальций  | Ca     | Основной компонент костей и зубов; активирует сокращение мышечных волокон и работу ряда ферментов                                                   |
| Марганец | Mn     | Необходим организмам в следовых количествах (обнаружен в составе некоторых ферментов)                                                               |
| Железо   | Fe     | Входит в состав многих органических веществ, в том числе гемоглобина                                                                                |
| Кобальт  | Co     | Входит в состав витамина B <sub>12</sub>                                                                                                            |





| Элемент | Символ | Значение для клетки и организма                                                                    |
|---------|--------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Медь    | Cu     | Необходима организмам в следовых количествах (обнаружена в составе некоторых ферментов)            |
| Цинк    | Zn     | Необходим организмам в следовых количествах (обнаружен в составе некоторых ферментов и в инсулине) |
| Иод     | I      | Входит в состав гормонов щитовидной железы                                                         |

**Вопросы и упражнения**

1. Какова роль воды в клетке и организме?
2. Какие ионы содержатся в клетке? Какова их биологическая роль?
3. Какую роль играют содержащиеся в клетке катионы?

**Работа с информацией**

4. Используя Интернет, подготовьте сообщение или компьютерную презентацию на тему «Радиоактивное заражение источников питьевой воды в Японии в результате взрыва АЭС «Фукусима-1» и его последствия».

**Работа с текстом**

5. *Найдите в тексте ошибочные высказывания и исправьте их.* Неорганические кислоты и их соли выполняют в организме ряд важных функций. В состав костной ткани человека и животных входит соляная кислота. Остатки фосфорной кислоты, присоединяясь к ряду ферментов и иных белков, изменяют их физиологическую активность. Ионы кальция и магния являются ингибиторами многих ферментов, и при их недостатке нарушаются жизненно важные процессы в клетках. *Проверьте выполнение этого задания у соседа по парте.*

**К следующему уроку**

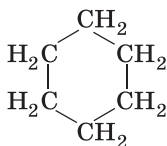
Какие вещества называют органическими? Что такое полимер? мономер? Какие природные полимеры вам известны? (Химия, 9 кл.; Биология, 9 кл.)

## § 2 Углеводы. Липиды

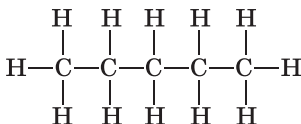
### • Регулярные и нерегулярные биополимеры • Углеводы • Липиды

В состав клеток входит множество органических, т. е. углеродсодержащих, соединений. Разнообразие органических соединений связано с тем, что атомы углерода способны образовывать друг с дру-

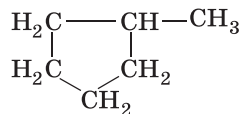
гом прочные ковалентные связи, формируя различные линейные или кольцевые молекулы. Самыми простыми углеродсодержащими соединениями являются *углеводороды* — соединения, которые содержат только углерод и водород:



циклогексан



пентан



метилциклопентан

Однако в большинстве органических соединений содержатся и другие элементы (кислород, азот, фосфор, сера).

**Биологические полимеры (биополимеры).** Многие органические соединения, входящие в состав клеток, имеют полимерное строение. Такие соединения называют биополимерами. Это, например, известные вам полисахариды (крахмал, целлюлоза), белки и нуклеиновые кислоты.

**Полимер** (от греч. «поли» — много, «мерос» — часть) — это многозвеньевая цепь, образующаяся при соединении друг с другом относительно простых молекул — мономеров.

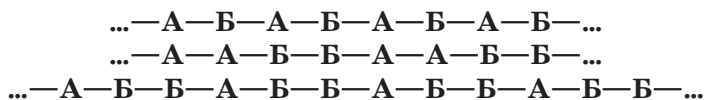
Мономеры, соединяясь между собой, могут образовывать цепи из десятков, сотен и тысяч звеньев. Молекулярные массы получающихся молекул составляют обычно от нескольких тысяч до нескольких миллионов дальтон<sup>1</sup>, поэтому их называют *макромолекулами* или *высокомолекулярными соединениями*.

Если обозначить мономер определённой буквой, например А, то полимер можно изобразить так:

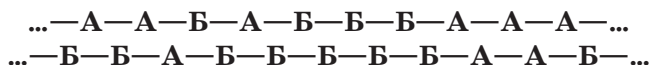


Из мономеров двух типов — А и Б — можно получить очень большой набор разнообразных полимеров. Молекулы этих полимеров могут различаться числом, соотношением и порядком чередования мономерных звеньев. Полимер, в молекуле которого группа мономеров периодически повторяется, называют *регулярным*. Таковы, например, схематически изображённые полимеры с закономерным чередованием мономерных звеньев:

<sup>1</sup> Атомную единицу массы (а.е.м.) в органической химии принято называть дальтоном (Да) в честь английского химика Джона Дальтона.



Однако значительно больше можно получить вариантов полимеров, в которых нет видимой закономерности в повторении мономерных звеньев. Такие полимеры называют *нерегулярными*. Схематически их можно изобразить так:

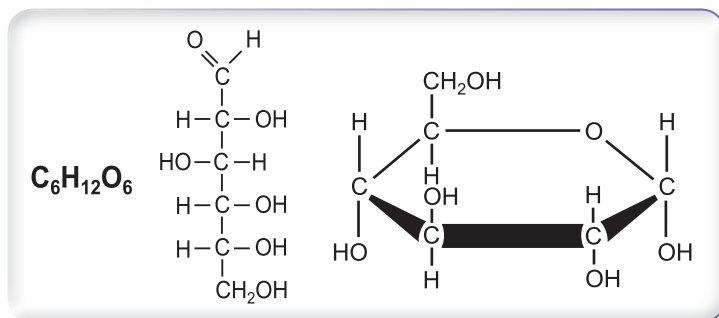


Свойства биополимеров зависят от числа и разнообразия мономерных звеньев, входящих в их состав. Сочетая разные мономеры в разных соотношениях и по-разному чередуя их, можно получить огромное число полимеров с разными свойствами. Если же взять не два типа мономеров (А и В), а больше, то и число вариантов полимерных цепей значительно возрастёт.

Сочетание и перестановка нескольких типов мономеров обеспечивают построение множества вариантов длинных полимерных цепей с различными свойствами. Этот принцип лежит в основе многообразия жизни на нашей планете.

**Углеводы и их строение.** Углеводы очень широко распространены в живой природе. В состав углеводов входят атомы углерода, кислорода и водорода.

В большинстве углеводов водород и кислород находятся, как правило, в тех же соотношениях, что и в воде (отсюда их название — углеводы). Общая формула таких углеводов  $C_n(H_2O)_m$ . Примером может служить один из самых распространённых углеводов — *глюкоза*, элементный состав которой  $C_6H_{12}O_6$  (рис. 2). Глюкоза является *моносахаридом*.



**Рис. 2.** Строение молекулы глюкозы: линейная и циклическая формы

*ридом* (от греч. «монос» — один). Моносахариды имеют сладкий вкус и хорошо растворимы в воде.

Если несколько молекул моносахаридов соединяются между собой, то образуются *олигосахариды* (от греч. «олигос» — малый). К ним относят *дисахариды*, молекулы которых состоят из остатков двух моносахаридов. Примеры дисахаридов — лактоза и сахароза.

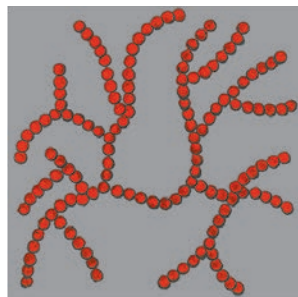
Лактоза (молочный сахар), молекула которой состоит из остатков двух моносахаридов — глюкозы и галактозы, входит в состав молока. Лактоза — основной источник энергии для детёнышей млекопитающих. Молекула сахарозы (пищевого сахара) состоит из остатков глюкозы и фруктозы. Главные источники получения сахарозы — сахарная свёкла и сахарный тростник.

Сотни молекул моносахаридов, соединяясь между собой, образуют биополимеры — *полисахариды*.

**Полисахариды** — это линейные или разветвлённые макромолекулы, состоящие из множества остатков моносахаридов.

В составе живых организмов имеется много разнообразных полисахаридов: у растений это *крахмал*, состоящий из тысяч остатков молекул глюкозы (рис. 3), у животных — *гликоген*, имеющий такой же состав, но ещё более разветвлённое строение. Крахмал и гликоген играют роль аккумуляторов энергии, необходимой для жизнедеятельности клеток организма. Очень богаты крахмалом картофель, зёрна пшеницы, ржи, риса, кукурузы и др.

**Функции углеводов.** Важнейшая функция углеводов — *энергетическая*. Углеводы служат основным источником энергии для организмов, питающихся органическими веществами. В пищеварительном тракте животных полисахарид крахмал гидролизруется — расщепляется ферментами до глюкозы. Глюкоза, всасываясь из кишечника в кровь, окисляется\* в клетках до углекислого газа и воды с высвобождением энергии, а избыток её запасается в клетках печени и мышц в виде гликогена. В периоды интенсивной мышечной работы или нервного напряжения (либо при голодании) в мышцах и печени усиливается расщепление гликогена. При этом образуется глюкоза, которая потребляется интенсивно работающими мышечными и нервными клетками.



**Рис. 3.** Участок ветвящейся полимерной молекулы крахмала



Таким образом, полисахариды — это вещества, в которых *запасается* используемая клетками энергия.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите схемы реакций гидролиза крахмала и окисления глюкозы.

Важной функцией углеводных биополимеров является *структурная* функция. В растениях в результате полимеризации глюкозы образуется не только крахмал, но и *целлюлоза*. Благодаря особому строению целлюлоза нерастворима в воде и обладает высокой прочностью. Множество неразветвлённых линейных молекул целлюлозы за счёт водородных связей между ними образуют пучки — волокна. Из целлюлозных волокон строится прочная основа клеточных стенок растений. Полисахариды выполняют структурные функции и в опорных тканях животных. Они входят в состав межклеточного вещества кожи, сухожилий, хрящей, придавая им прочность и эластичность.

Имеются полисахариды, которые входят в состав клеточных мембран; они обеспечивают взаимодействие клеток одного типа — *узнавание* клетками друг друга. Если разделённые клетки печени смешать с клетками почек, то они самостоятельно разойдутся в две группы благодаря взаимодействию однотипных клеток. Утрата способности узнавать друг друга характерна для клеток злокачественных опухолей.

Целлюлозу используют для изготовления тканей. Хлопок — почти чистая целлюлоза. В кишечнике человека и большинства животных нет ферментов, способных расщеплять связи между молекулами глюкозы, входящими в состав целлюлозы. У жвачных животных целлюлозу расщепляют ферменты бактерий, постоянно обитающих в специальном отделе желудка.

Из нерастворимого в воде полисахарида *хитина* построены клеточные стенки грибов и покровы членистоногих.

**Липиды.** Липиды разнообразны по структуре. Всем им присуще, однако, одно общее свойство: их молекулы неполярны. Поэтому липиды растворяются в таких неполярных жидкостях, как хлороформ, эфир, но практически нерастворимы в воде. К липидам относят жиры и жироподобные вещества.

**Липид** — нерастворимое в воде вещество со свойствами жира или масла.

В клетке при окислении жиров образуется большое количество энергии, которая расходуется на различные процессы. В этом заключается *энергетическая* функция жиров.

Жиры могут накапливаться в клетках и служить *запасным питательным веществом*. У некоторых животных (например, у китов, ластоногих) под кожей откладывается толстый слой подкожного жира, который благодаря низкой теплопроводности защищает их от переохлаждения, т. е. выполняет *защитную* функцию. Слой жира также защищает нежные органы от ударов и сотрясений (например, околопочечная капсула, жировая подушка около глаза).



Липиды, содержащие остаток фосфорной кислоты, называют **фосфолипидами**.

Фосфолипиды служат важнейшей составной частью клеточных мембран, т. е. выполняют *структурную* функцию (см. § 7).

Некоторые липиды являются гормонами (см. § 4) и принимают участие в *регуляции* физиологических функций организма.

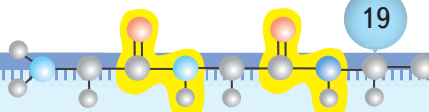
К липидам относятся стероидные гормоны эстрадиол и тестостерон. Образующийся в яичниках эстрадиол стимулирует рост и развитие женских половых органов и появление вторичных половых признаков, влияет на эмоциональное состояние. Тестостерон стимулирует функции мужских половых органов и развитие вторичных половых признаков по мужскому типу.

### Вопросы и упражнения

1. Какие биополимеры вам известны?
2. Каковы функции моно- и дисахаридов в организме человека?
3. Укажите функции каждого из перечисленных веществ в животном или растительном организме: глюкоза, целлюлоза, крахмал, гликоген.
4. Почему жиры могут служить запасным питательным веществом?

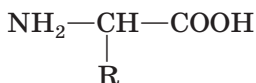
### К следующему уроку

Какие ионы образуются при диссоциации кислот в воде? Чем обусловлены общие свойства водных растворов кислот? Какую реакцию среды имеет водный раствор аммиака? (Химия, 8 и 9 кл.) Что такое водородная связь? Какие вещества называют гидрофильными, а какие — гидрофобными? (§ 1.) Что такое раздражимость? (Введение.)



• Аминокислота • Пептидная связь • Полипептид • Структура белковой молекулы • Глобулярные и фибриллярные белки • Денатурация белка

**Состав белков.** Белки — линейные биополимеры, мономерами которых являются *аминокислоты*. Аминокислоты получили своё название потому, что содержат и *аминогруппу* ( $-\text{NH}_2$ ), и кислотную *карбоксильную группу* ( $-\text{COOH}$ ). В состав белков входят 20 аминокислот. Молекула каждой аминокислоты имеет одинаковую часть, включающую обе эти группы, и отличается от любой другой особой химической группировкой — *радикалом R* (рис. 4):



В водной среде радикал аминокислоты может быть заряжен положительно (как у лизина) или отрицательно (как у глутаминовой кислоты). Гидрофильные радикалы имеют семь аминокислот (на рисунке 4 это глицин, серин, треонин, тирозин и цистеин), гидрофобные — восемь (на рисунке это валин, лейцин, фенилаланин и метионин).

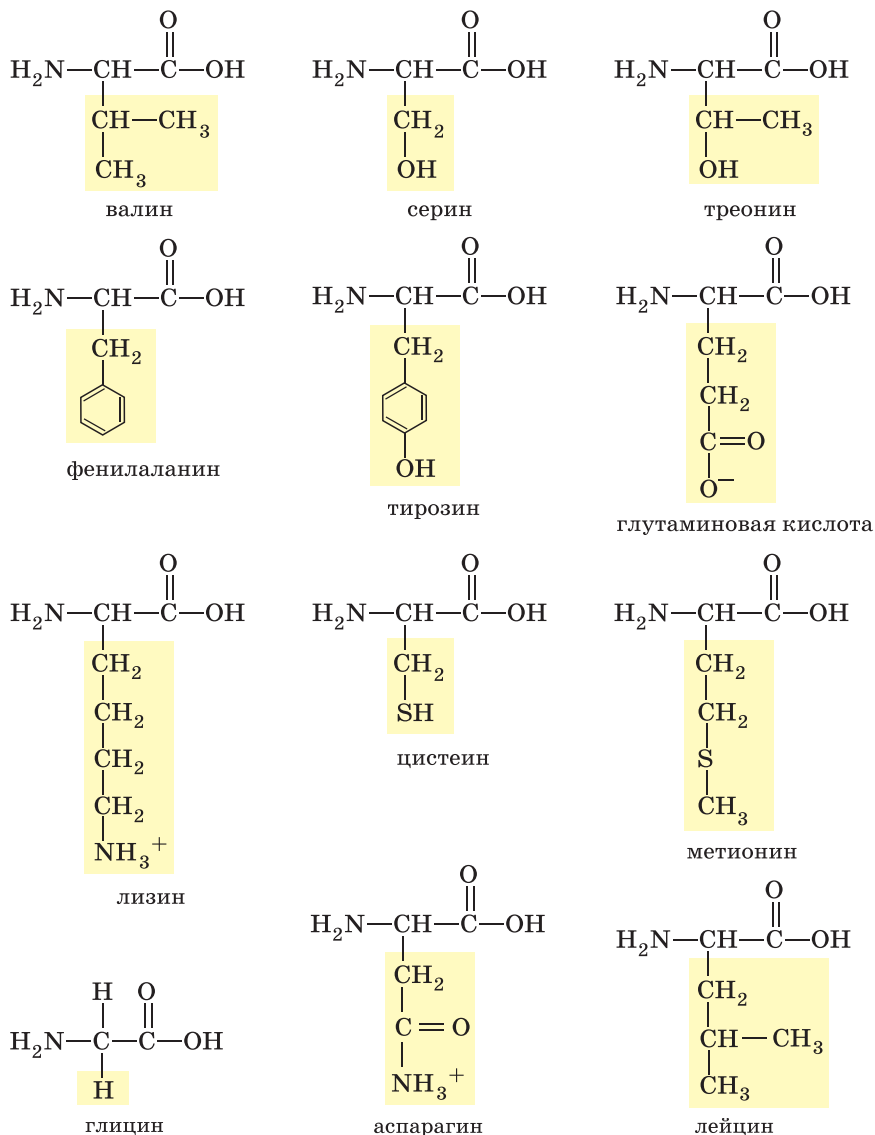
Образование линейных молекул белков происходит в результате соединения аминокислот друг с другом. Карбоксильная группа одной аминокислоты сближается с аминогруппой другой, и при отщеплении молекулы воды между аминокислотными остатками возникает прочная ковалентная связь, называемая *пептидной* (рис. 5).

Соединение, состоящее из большого числа остатков аминокислот, называют **полипептидом**.

Каждый белок по своему химическому строению является полипептидом. Некоторые белки состоят из нескольких полипептидных цепей (одинаковых или разных). В состав большинства белков входит в среднем 300—500 остатков аминокислот. Известны как очень короткие природные белки, длиной в 8—10 аминокислот, так и очень длинные, длиной более чем в 10 000 аминокислот.

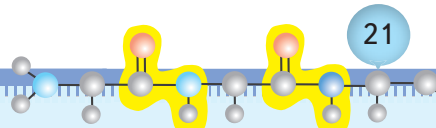
**Строение белков.** Выделяют первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры белков (рис. 6).

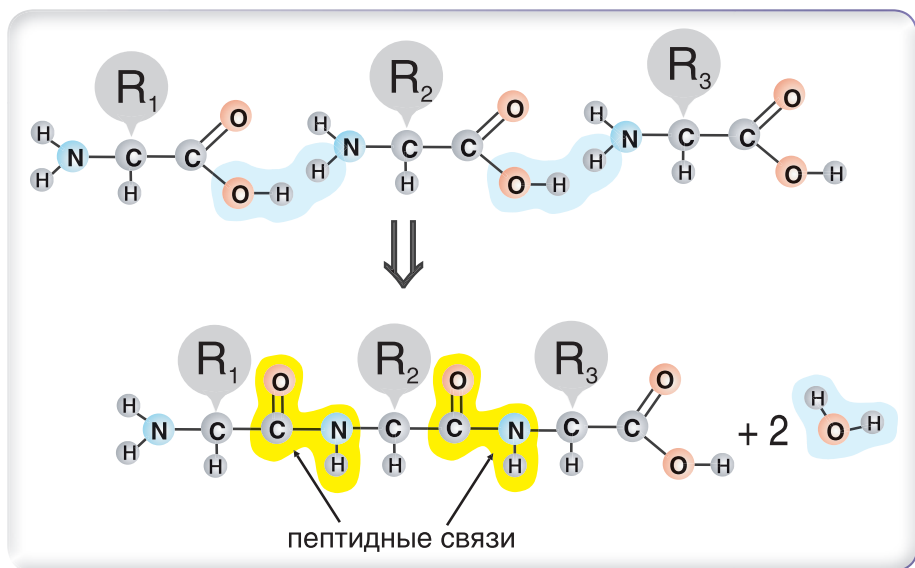
*Первичная структура* (рис. 6, I) определяется порядком чередования аминокислот в полипептидной цепи. Двадцать разных аминокислот можно уподобить двадцати буквам химического алфавита,



**Рис. 4.** Строение 12 из 20 аминокислот — мономеров белковых молекул.  
Жёлтым цветом выделены радикалы (R)

из которых составлены «слова» длиной в 300—500 букв. Если считать, что замена или перестановка хотя бы одной буквы в слове придаёт ему новый смысл, то число комбинаций в слове длиной в 500 букв составит  $20^{500}$ .





**Рис. 5.** Соединение аминокислот в полипептидную цепь

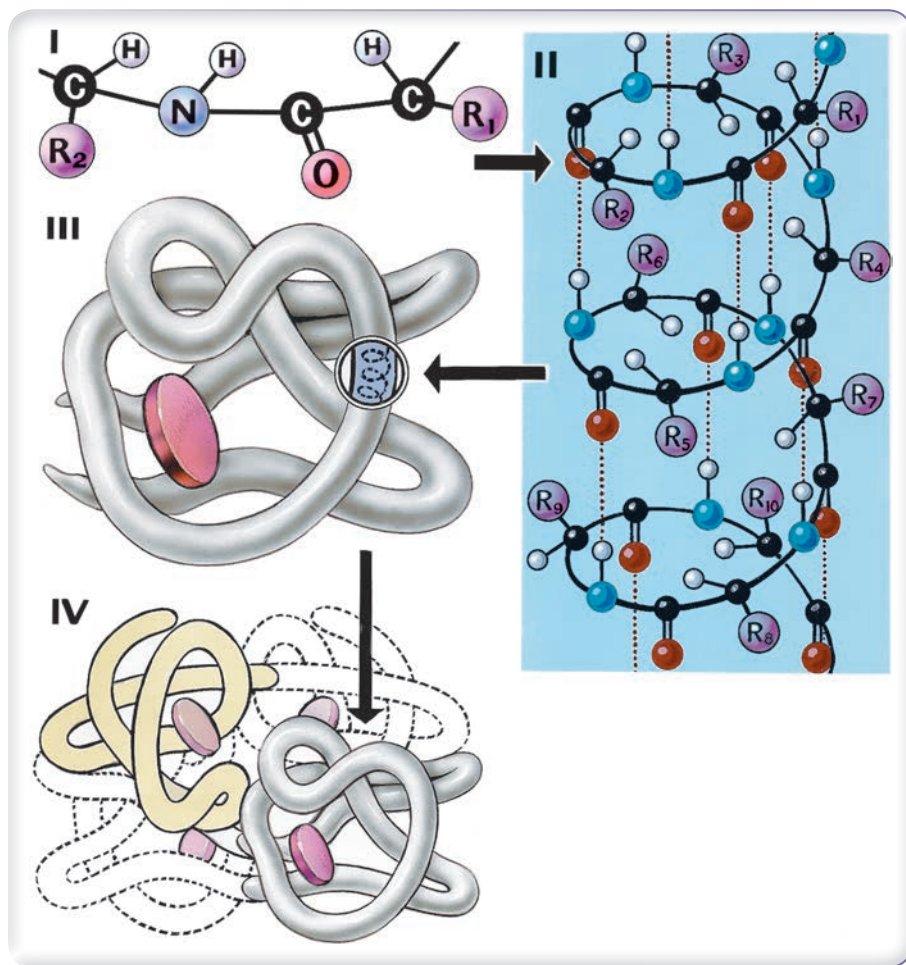
Известно, что замена даже одного аминокислотного звена другим в белковой молекуле изменяет её свойства. В каждой клетке содержится несколько тысяч белковых молекул разных видов, и для каждой из них характерна строго определённая последовательность аминокислот. Именно порядок чередования аминокислот в данной белковой молекуле определяет её особые физико-химические и биологические свойства. Исследователи умеют расшифровывать последовательность аминокислот в длинных белковых молекулах и синтезировать такие молекулы.

В живой клетке многие молекулы белков или их отдельные участки представляют собой не вытянутую нить, а спираль с одинаковым расстоянием между витками. Такая спираль представляет собой *вторичную структуру* белковой молекулы (рис. 6, II).

Между группами  $\text{N—H}$  и  $\text{C=O}$ , расположенными на соседних витках, возникают водородные связи. Они намного слабее ковалентных, но, повторённые многократно, скрепляют витки спирали.

Спираль может быть свёрнута в клубок — *глобулу*. Этот клубок образуется за счёт сближения участков полипептидной цепи. Положительно и отрицательно заряженные  $\text{R}$ -группы аминокислот притягиваются и сближают даже далеко отстоящие друг от друга участки белковой молекулы. Сближаются и участки, несущие гидрофобные радикалы. Образуется как бы гидрофобное «ядро» в гидрофильной

«оболочке». Подавляющее большинство белков, имеющих *третичную структуру* в форме глобулы (*глобулярных белков*) (рис. 6, III), растворимо в водной среде. Для каждого вида белка характерна своя форма клубка с изгибами и петлями. Третичная структура зависит и от первичной структуры, т. е. от порядка расположения аминокислот в цепи, и от аминокислотного состава белка. В том случае, если в полипептиде больше доля аминокислот с гидрофильными радикалами, он приобретает форму вытянутой нити — *фибриллы*.



**Рис. 6.** Схема строения белковой молекулы:

I — первичная структура; II — вторичная структура; III — третичная структура;  
IV — четвертичная структура



При агрегации таких нитей может образоваться нерастворимый *фибриллярный белок*.

Некоторые белки, например гемоглобин, состоят из нескольких полипептидных цепей, различающихся по первичной структуре. Объединяясь вместе, они создают сложный белок, обладающий не только третичной, но и *четвертичной структурой* (рис. 6, IV).

Несколько вытянутых полипептидных нитей, соединённых ковалентными связями между радикалами цистеинов (дисульфидными мостиками), образуют четвертичную структуру нерастворимого белка кератина. На его долю приходится почти вся сухая масса волос, шерсти, ногтей, перьев, рогов, копыт.

Белки способны выполнять биологические функции, только обладая определённой глобулярной или фибриллярной третичной структурой (если они состоят из одной полипептидной цепи) или четвертичной структурой (если они состоят из нескольких полипептидных цепей).

Под действием ионизирующей радиации, высокой температуры, сильного взбалтывания, экстремальных значений pH (концентрации ионов водорода), а также ряда органических растворителей, таких, как спирт или ацетон, белки изменяют своё естественное состояние.



Нарушение природной структуры белка (изменение формы молекулы) называют **денатурацией**.

Подавляющее большинство белков при этом утрачивает биологическую активность, хотя первичная структура их после денатурации не меняется. Дело в том, что в процессе денатурации нарушаются вторичная, третичная и четвертичная структуры, обусловленные слабыми взаимодействиями между радикалами аминокислотных остатков, а ковалентные пептидные связи не разрываются.

Необратимую денатурацию можно наблюдать при нагревании жидкого и прозрачного белка куриного яйца: он становится плотным и непрозрачным. Денатурация может быть и обратимой. После устранения денатурирующего фактора многие белки способны вернуть естественную форму, т. е. *ренатурировать*.

Способность белков к обратимому изменению пространственной структуры в ответ на действие физических или химических факторов лежит в основе *раздражимости* — важнейшего свойства всех живых существ.

### Вопросы и упражнения

1. Рассмотрите рисунок 6. Что характерно для каждого уровня организации белковой молекулы?
2. Каждый вид живых организмов имеет свой уникальный набор белковых молекул. Чем объясняется многообразие белков?
3. В чём различия белков и углеводов как биополимеров? В чём их сходство?

### Работа с текстом

4. Найдите в тексте ошибочные высказывания и исправьте их.

Молекулы белков состоят из остатков аминокислот. Замена одного аминокислотного звена другим в белковой молекуле не изменяет её свойств. Белки, в которых больше аминокислот с гидрофобными радикалами, принимают в воде форму глобулы. Фибриллярные белки нерастворимы, потому что в них больше доля аминокислот с гидрофобными радикалами. При обратимой денатурации белков нарушаются третичная и четвертичная структуры, а при необратимой — первичная.

### Работа с информацией

5. Используя дополнительные источники информации, узнайте этимологию (происхождение) слова «денатурация».

### К следующему уроку

Как называют биологические катализаторы? Какой неорганический катализатор ускоряет разложение пероксида водорода? (Химия, 8 кл.)

## § 4 Функции белков

- Незаменимые аминокислоты • Ферменты • Гормоны • Рецепторы
- Антитела

**Белки — строительные материалы.** Растения и некоторые бактерии способны синтезировать все аминокислоты, из которых состоят белки, используя для этого неорганические вещества: соединения азота, углекислый газ, водород, полученный при расщеплении воды, неорганические вещества почвы. Животные в процессе эволюции утратили способность осуществлять синтез некоторых аминокислот, называемых *незаменимыми*. У каждого вида свой набор незаменимых аминокислот. Для человека их 10. Мы получаем их в готовом виде с растительной и животной пищей. Такие аминокислоты содержатся в белках



молочных продуктов (молоко, сыр, творог), в яйцах, рыбе, мясе, а также в сое, бобах и некоторых других растениях.

В пищеварительном тракте белки расщепляются до аминокислот, которые всасываются в кровь и попадают в клетки. В клетках из готовых аминокислот строятся собственные белки, характерные для данного организма. Белки являются обязательным компонентом всех клеточных структур, и в этом состоит их важная *структурная роль*.

**Белки-ферменты.** В каждой живой клетке происходят непрерывно тысячи биохимических реакций. В ходе этих реакций идёт расщепление и окисление поступающих извне питательных веществ. Полученную вследствие окисления энергию питательных веществ и продукты их расщепления клетка использует для синтеза необходимых ей разнообразных органических соединений. Быстрое протекание таких реакций обеспечивают биологические катализаторы, или ускорители реакций, — *ферменты*.



**Фермент** — белок, являющийся биологическим катализатором.

Известно более четырёх тысяч разных ферментов. Все они — глобулярные белки, большей частью имеющие четвертичную структуру, т. е. состоящие из нескольких полипептидных цепей.

Каждый фермент обеспечивает одну реакцию или несколько реакций одного типа. Например, жиры в пищеварительном тракте (а также внутри клеток) расщепляются специальными ферментами (липазами), которые не действуют на полисахариды (крахмал, гликоген) или на белки. В свою очередь, фермент, расщепляющий только крахмал или гликоген (амилаза), не действует на жиры. Каждая молекула фермента способна осуществлять от нескольких сотен до нескольких миллионов одинаковых операций в минуту. В ходе этих реакций фермент не расходуется. Он соединяется с реагирующими веществами, ускоряет их превращения и выходит из реакции неизменённым.

Ферменты выполняют работу наилучшим образом только при оптимальной температуре (например, у человека и теплокровных животных при 37 °C) и определённой концентрации ионов водорода в среде.

Процесс расщепления или синтеза любого вещества в клетке, как правило, разделён на ряд химических реакций. Каждую реакцию осуществляет отдельный фермент. Группа таких ферментов составляет своего рода биохимический конвейер.

## Лабораторная работа 1

### Активность фермента каталазы в животных и растительных тканях

**Оборудование:** свежий 3 %-ный раствор пероксида водорода, пробирки, пинцет, ткани растений (кусочки сырого и варёного картофеля) и животных (кусочки сырого и варёного мяса или рыбы), оксид марганца (IV)  $\text{MnO}_2$ , песок, ступка и пестик.

1. Приготовьте шесть пробирок и поместите в первую пробирку немного песка, во вторую — кусочек сырого картофеля, в третью — кусочек варёного картофеля, в четвёртую — кусочек сырого мяса, в пятую — кусочек варёного мяса, в шестую — немного оксида марганца. Капните в каждую из пробирок немного пероксида водорода. Пронаблюдайте, что будет происходить в каждой из пробирок.

2. Измельчите в ступке кусочек сырого картофеля с небольшим количеством песка. Перенесите измельчённый картофель вместе с песком в пробирку и капните туда немного пероксида водорода. Сравните активность измельчённой и целой растительной ткани.

3. Составьте таблицу, показывающую активность каждой ткани при различной обработке.

4. Объясните полученные результаты. Ответьте на вопросы:

1) в каких пробирках проявилась активность фермента? Объясните почему.

2) Как проявляется активность фермента в живых и мёртвых тканях? Объясните наблюдаемое явление.

3) Как влияет измельчение ткани на активность фермента?

4) Различается ли активность фермента в живых тканях растений и животных? Как бы вы предложили измерить скорость разложения пероксида водорода?

5) Как вы считаете, все ли живые организмы содержат фермент каталазу, обеспечивающий разложение пероксида водорода? Ответ обоснуйте.

6) Какую роль в разложении пероксида водорода играет  $\text{MnO}_2$ ?

**Регуляторные белки.** В организмах животных и растений синтезируются особые регуляторы физиологических процессов — *гормоны*.

**Гормон** — химическое соединение, которое вырабатывается специализированными клетками или органами (железами внутренней секреции) и участвует в регуляции биохимических процессов и функций различных органов и тканей.



Часть гормонов (но не все) животных и человека являются белками. Так, белковый гормон поджелудочной железы *инсулин* активирует захват клетками молекул глюкозы из крови и расщепление или запасание их внутри клетки. При недостатке инсулина глюкоза в избытке накапливается в крови и выводится с мочой, а клетки организма голодают — развивается так называемый сахарный диабет.

Гормоны выполняют важнейшую функцию в организме, управляя активностью ферментов. Так, инсулин активирует в клетках печени фермент, синтезирующий из глюкозы полисахарид гликоген. Другой гормон, глюкагон, наоборот, активирует расщепление гликогена.

К белкам с регуляторной функцией можно отнести также *белки-рецепторы*. Это мембранные белки, которые передают сигнал с поверхности клетки внутрь, преобразовывая его. Они регулируют функции клеток за счёт связывания с гормонами, которые «саются» на рецепторы снаружи клетки; в результате активируются ферменты внутри клетки.

Белок-рецептор *родопсин* находится в мембранных структурах клеток сетчатки глаза — палочек. Он преобразует световую энергию в электрическую энергию нервного импульса.

Некоторые белки регулируют активность генов. Их называют *транскрипционными факторами* (см. § 19).

**Белки — средства защиты.** На попадание в кровь бактерий, вирусов, а также любых чужеродных белков организм позвоночных животных и человека реагирует выработкой специальных защитных белков — *антител*. Эти белки связываются с чужеродными для организма белками возбудителей заболеваний, подавляя их жизнедеятельность. На каждый чужеродный белок — *антиген\** организм вырабатывает специальные антитела.



**Антитела, или иммуноглобулины,** — это глобулярные белки, имеющие четвертичную структуру и способные специфически связываться с антигенами.

Антитела обладают удивительным свойством: благодаря своей уникальной пространственной структуре они среди тысяч разнообразных белков узнают только «свой» антиген и только с ним взаимодействуют. Выработка специфических антител к каждому антигену — один из механизмов иммунитета (см. § 29).



**Иммунитет** — это сопротивляемость организма воздействию чужеродных веществ и микроорганизмов.

Помимо антител, растворённых в крови, имеются и специальные клетки (макрофаги, Т-лимфоциты и др.), которые узнают и обезвреживают чужеродные клетки. Это клеточный иммунитет, обеспечивающий в большинстве случаев и уничтожение вновь возникающих раковых клеток.

Чтобы предупредить заболевание, людям и животным вводят ослабленные или убитые бактерии либо вирусы (вакцины), которые не вызывают болезнь, но заставляют специальные клетки организма производить антитела против этих возбудителей. Если через некоторое время болезнетворная неослабленная бактерия или вирус попадает в такой организм, то встречает прочный защитный барьер из антител.

**Белки — источник энергии.** Белки могут служить источником энергии для клетки. При недостатке углеводов или жиров окисляются молекулы заменимых аминокислот. Освободившаяся при этом энергия используется на поддержание процессов жизнедеятельности организма. При расщеплении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии.

#### Вопросы и упражнения

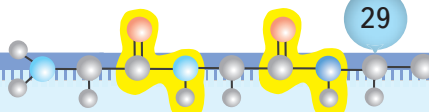
1. Охарактеризуйте строение молекул белков с точки зрения выполняемых ими функций.
2. Известно, что реакции, катализируемые неорганическими катализаторами (например, никелем или платиной), могут протекать при высоких температурах и давлениях. Ферментативные реакции протекают в узких пределах изменения этих параметров. Объясните почему.
3. Объясните биологическое значение вакцинации.

#### Поиск информации

4. В последнее время в странах Европы, в том числе и в России, резко возросла заболеваемость корью. Используя Интернет или дополнительную литературу, узнайте, кто является возбудителем кори и каким путём можно выработать иммунитет к этой болезни.
5. Какой неорганический ион входит в состав каталазы?

#### К следующему уроку

Какие нуклеиновые кислоты вам известны? Где в клетке содержатся нуклеиновые кислоты? Что такое наследственность? (Биология, 5—9 кл.)

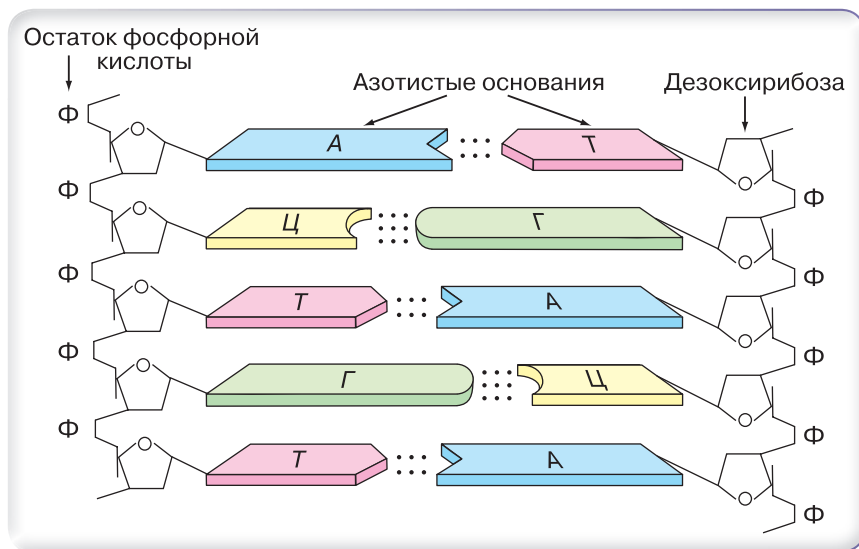


## • Нуклеотид • ДНК • РНК

**Типы нуклеиновых кислот.** В клетках имеется два типа нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)* и *рибонуклеиновая кислота (РНК)*. Эти биополимеры состоят из мономеров, называемых *нуклеотидами*. Каждый нуклеотид состоит из трёх компонентов, соединённых прочными ковалентными связями:

|                                                                                       |                                               |                           |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------|
| Азотистое основание<br>(сложное азотсодержащее органическое соединение <sup>1</sup> ) | Моносахарид<br>(содержащий 5 атомов углерода) | Остаток фосфорной кислоты |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------|

Строение нуклеотидов ДНК и РНК в основных чертах сходно. Нуклеотиды, входящие в состав РНК, содержат одно из четырёх азотистых оснований — аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) или урацил (У); пятиуглеродный сахар — рибозу; остаток фосфорной кислоты.



**Рис. 7.** Схема строения ДНК. Многоточием обозначены водородные связи

<sup>1</sup> Строение азотистых оснований изучают в курсе органической химии.

Нуклеотиды, входящие в состав ДНК, содержат одно из четырёх азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) или тимин (Т); пятиуглеродный сахар — дезоксирибозу; остаток фосфорной кислоты.

В составе нуклеотидов к молекуле рибозы (или дезоксирибозы) с одной стороны присоединено азотистое основание, а с другой — остаток фосфорной кислоты. Нуклеотиды соединяются в длинные цепи. Остов такой цепи образуют регулярно чередующиеся остатки сахара и фосфорной кислоты, а боковые группы этой цепи — четыре типа нерегулярно чередующихся азотистых оснований.

Молекула ДНК представляет собой структуру, состоящую из двух полинуклеотидных цепей, которые по всей длине соединены друг с другом водородными связями (рис. 7). Такую структуру, свойственную только молекулам ДНК, называют *двойной спиралью*. Особенностью строения ДНК является то, что против азотистого основания аденина в одной цепи находится азотистое основание тимин в другой цепи (А—Т), а против азотистого основания гуанина всегда расположено азотистое основание цитозин (Г—Ц). Между аденином и тиминном образуется две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три.

Эти пары оснований называют *комплементарными* (дополняющими друг друга). Цепи ДНК, в которых основания расположены комплементарно друг другу, называют *комплементарными цепями*. На рисунке 8 приведены две цепи ДНК, которые соединены комплементарными участками.

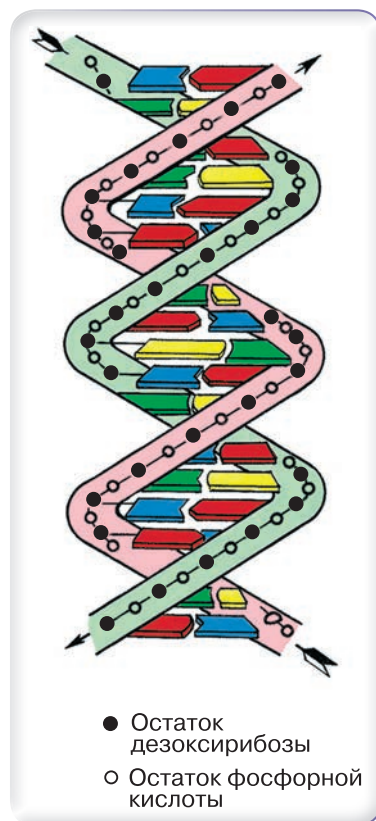


Рис. 8. Участок двуспиральной молекулы ДНК

Модель строения молекулы ДНК предложили Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. Она полностью подтверждена экспериментально и сыграла исключительно важную роль в развитии молекулярной биологии и генетики.



Порядок расположения нуклеотидов в молекулах ДНК определяет порядок расположения аминокислот в линейных молекулах белков, т. е. их первичную структуру.

Набор белков (ферментов, гормонов и др.) определяет свойства клетки и организма. Молекулы ДНК хранят сведения о структуре этих белков и передают их поколениям потомков, т. е. являются *носителями наследственной информации*. В клетках эукариот (см. § 10) молекулы ДНК в основном находятся в ядрах клеток и в небольшом количестве в митохондриях и хлоропластах.

**Основные виды РНК.** Наследственная информация, хранящаяся в молекулах ДНК, реализуется через молекулы белков. Информация о строении белка передаётся в цитоплазму особыми молекулами РНК, которые называют *информационными* или *матричными РНК* (мРНК). Матричная РНК переносится в цитоплазму, где с помощью специальных органоидов — рибосом идёт синтез белка. Именно матричная РНК, которая строится комплементарно одной из цепей ДНК, определяет порядок расположения аминокислот в белковых молекулах.

В синтезе белка принимает участие и другой вид РНК — *транспортная* (тРНК), которая подносит аминокислоты к месту образования белковых молекул — рибосомам, своеобразным фабрикам по производству белков.

В состав рибосом входит третий вид РНК, так называемая *рибосомная* (рРНК), которая определяет структуру и функционирование рибосом.

Каждая молекула РНК в отличие от молекулы ДНК представлена одной цепью; вместо дезоксирибозы РНК содержит рибозу и вместо тимина — урацил.

В некоторых вирусах наследственная информация хранится не в ДНК, а в так называемых *геномных* РНК (гРНК). В частице вируса гриппа восемь разных гРНК, вирус иммунодефицита человека содержит две одинаковые гРНК, а вирус гепатита С — одну гРНК длиной 9600 нуклеотидов.

Итак, нуклеиновые кислоты выполняют в клетке важнейшие биологические функции. В ДНК хранится наследственная информация обо всех свойствах клетки и организма в целом. Различные виды РНК принимают участие в реализации наследственной информации через синтез белка.

### Вопросы и упражнения

1. Рассмотрите рисунок 7 и скажите, в чём особенность строения молекулы ДНК. Какие компоненты входят в состав нуклеотидов?
2. Почему постоянство содержания ДНК в разных клетках организма считается доказательством того, что ДНК представляет собой генетический материал?
3. Фрагмент одной цепи ДНК имеет следующий состав:  
—А—Г—А—Т—Т—Ц—А—Г—Ц—  
Достройте вторую цепь.
4. В чём сходство и различия белков и нуклеиновых кислот?
5. Некоторые фаги (вирусы бактерий) содержат одноцепочечную кольцевую молекулу ДНК. Как вы думаете, можно ли определить процентное содержание в ней цитозина, зная долю тимина? А зная долю гуанина?

### Задача

6. В молекуле двухцепочечной ДНК одного из вирусов на долю тимина приходится 20 % от общего числа азотистых оснований. Определите процентное содержание аденина, гуанина и цитозина в этой ДНК.

### Работа с текстом

7. На основании содержания параграфа составьте таблицу «Сравнительная характеристика ДНК и РНК». Отрадите в таблице строение нуклеотидов, функции в клетке и особенности строения молекул этих биополимеров.

### К следующему уроку

Какие вещества называют гормонами? (§ 4.) Какие вещества относят к липидам? (§ 2.) Какие витамины вам известны? (Биология, 8—9 кл.; жизненный опыт.)

## § 6

## АТФ и другие органические соединения клетки

• АТФ • Феромоны • Витамины • Авитаминозы

Кроме белков, жиров, полисахаридов и нуклеиновых кислот, в любой клетке насчитывается несколько тысяч других органических соединений. Рассмотрим некоторые из них.

**Аденозинфосфорные кислоты.** Особо важную роль в энергетике клетки играет адениловый нуклеотид, к которому присоединены ещё два остатка фосфорной кислоты (Ф):





Это вещество называют *аденозинтрифосфорной кислотой* (АТФ). В химических связях между остатками фосфорной кислоты запасена энергия ( $E$ ), которая освобождается при отщеплении фосфата:



В этой реакции образуется *аденозиндифосфорная кислота* (АДФ) и фосфорная кислота (фосфат, Ф).

Энергию АТФ все клетки используют для процессов биосинтеза, движения, производства тепла, передачи нервных импульсов, свечений (например, у люминесцентных бактерий), т. е. для всех процессов жизнедеятельности.



**АТФ** — универсальный биологический аккумулятор энергии.

Световая энергия Солнца и энергия, заключённая в потребляемой пище, запасаются в молекулах АТФ (см. § 12—14).

**Регуляторные и сигнальные вещества** играют важную роль в регуляции физиологических процессов и развитии организма. К числу таких веществ относятся многие гормоны животных. Наряду с белковыми гормонами, о которых сказано в § 4, известны гормоны небелковой природы. У животных некоторые из стероидных гормонов липидной природы (см. § 2) регулируют содержание ионов натрия и воды в организме, другие обеспечивают половое созревание и играют важную роль в размножении. Гормоны тревоги или стресса (например, адреналин, образуемый в надпочечниках из аминокислоты тирозина) в условиях напряжения усиливают выход глюкозы в кровь, что в конечном счёте приводит к увеличению синтеза АТФ и активному использованию энергии, запасённой организмом.

Насекомые производят ряд летучих веществ — *феромонов*, которые играют роль сигналов, сообщающих о нахождении пищи, об опасности, привлекающих самок к самцам (и наоборот).

Растения производят сотни разнообразных летучих и нелетучих соединений, которые привлекают насекомых, переносящих пыльцу; отпугивают или отравляют насекомых, питающихся растениями; подавляют иногда развитие растений других видов, растущих рядом и конкурирующих за минеральные вещества в почве.

У растений имеются и свои гормоны. Под действием некоторых гормонов значительно ускоряется созревание растений, увеличивается их урожайность.

**Витамины** — это жизненно важные соединения, которые организмы данного вида животных не способны синтезировать сами, а должны

получать в готовом виде с пищей. Например, витамин С (аскорбиновая кислота) синтезируется в клетках большинства животных, а также в клетках растений и микроорганизмов. Клетки человека, человекообразных обезьян, морских свинок, некоторых видов летучих мышей утратили способность синтезировать аскорбиновую кислоту. Поэтому она является витамином только для человека и перечисленных животных. Витамин РР (никотиновую кислоту) животные не способны синтезировать, но его синтезируют все растения и многие бактерии.



Большинство водорастворимых витаминов в клетке необходимо для проявления каталитической активности ферментов.

Недостаток ряда витаминов в организмах животных ведёт к нарушению работы ферментов и является причиной тяжёлых заболеваний — *авитаминозов*. Например, недостаток витамина С у человека является причиной цинги, при недостатке витамина D у детей развивается рахит.

#### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Витамины поступают в организм с пищей. Незаменимую аминокислоту валин человек также должен получать с пищей. Можно ли валин считать витамином?

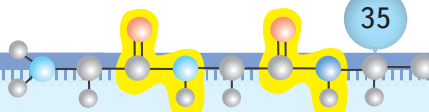
Суточная потребность человека в каждом витамине составляет несколько микрограммов. Только витамин С нужен в количестве около 100 мг в сутки.

#### Вопросы и упражнения

#### Работа с информацией

#### Работа с текстом

1. Каково значение АТФ в клетке?
2. Какую биологическую роль в организме играют витамины?
3. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Синтетические витамины — лекарства или биодобавки?».
4. Рассмотрите приведённую в параграфе схему строения АТФ. Объясните, почему связи между остатками фосфорной кислоты обозначены волнистой линией, а не обычной валентной чертой.
5. Прочитайте заключение к этой главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
6. Напишите собственное заключение к данной главе.





**Тестовые задания**

1. Водородные связи могут возникать

- 1) между молекулами воды и молекулами азота
- 2) между молекулами воды
- 3) между молекулами хитина и молекулами воды
- 4) между молекулами воды и молекулами неполярных веществ

2. В организме млекопитающих транспортную функцию выполняет

- 1) инсулин
- 2) коллаген
- 3) гемоглобин
- 4) крахмал

3. Расположите в иерархическом порядке уровни организации жизни.

- 1) видовой
- 2) молекулярных структур
- 3) целостного организма
- 4) биосферный
- 5) органно-тканевый
- 6) клеточный
- 7) экосистемный

4. Для углеводов в организме **не характерна** функция

- 1) энергетическая
- 2) запасающая
- 3) каталитическая
- 4) структурная

5. Многочленную цепь, образующуюся при соединении друг с другом относительно простых молекул, называют

- 1) полимером
- 2) мономером
- 3) радикалом
- 4) сложным эфиром

6. Верны ли следующие утверждения?

А. Организм человека не способен синтезировать витамин С.

Б. Животные не способны синтезировать витамин РР, но его синтезируют растения.

- 1) верно только А
- 2) верно только Б
- 3) верны оба суждения
- 4) оба суждения неверны

7. Установите соответствие между веществами и выполняемой ими функцией в организме.

**ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА**

А. АТФ

Б. фосфолипиды

В. нуклеиновые кислоты

Г. ферменты

## ФУНКЦИЯ

- 1) ускоряют химические реакции
  - 2) служат носителями наследственной информации
  - 3) входят в состав клеточных мембран
  - 4) аккумулируют энергию
8. К регуляторным и сигнальным веществам относят
- 1) витамины                      3) гормоны
  - 2) ферменты                    4) феромоны
9. Выберите верные утверждения.
- 1) Живые организмы представляют собой открытые системы.
  - 2) В состав всех органических веществ входят химические элементы углерод и палладий.
  - 3) Вода обладает большой теплоёмкостью.
  - 4) Все полисахариды растворимы в воде.

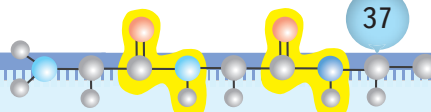
*К следующему уроку*

Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека строение клетки. Почему клетку считают элементарной единицей живого? (Введение.) Какие вещества называют фосфолипидами? В чём особенности их строения? (§ 1, 2.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**С**амое распространённое соединение в живых организмах — вода. Полярность молекул воды делает её прекрасным растворителем многих неорганических ионных соединений и полярных органических веществ. Большая часть сухого вещества живых организмов состоит из органических соединений, среди которых выделяют макромолекулы белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов и липидов.

Регулярные биополимеры полисахариды в основном выполняют энергетическую и структурную функции. Моносахарид глюкоза является ключевой молекулой энергетического обмена. Фосфолипиды незаменимы при образовании биологических мембран. Жиры служат запасными питательными веществами. Многочисленные функции нерегулярных биополимеров белков обусловлены разнообразием их третичных и четвертичных структур. Нуклеиновые кислоты ДНК и РНК являются информационными биополимерами: в последовательности расположения нуклеотидов закодирована информация о первичной структуре белков, в том числе ферментов, участвующих во всех процессах жизнедеятельности.





## ГЛАВА 2 СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ



**К**летка — элементарная единица живой системы. Элементарной единицей она может быть названа потому, что в природе нет более мелких систем, которым были бы присущи все без исключения признаки (свойства) живого.

Существуют организмы, состоящие только из одной клетки (например, бактерии, простейшие, некоторые водоросли). У многоклеточных организмов клетки выполняют разные функции и различаются по строению. Несмотря на многообразие форм, клетки разных типов обладают поразительным сходством в своих главных структурных особенностях.

Специфические функции в клетке распределены между органоидами — внутриклеточными структурами. Клетки **эукариот** (растений, животных, грибов) имеют ядро. Клетки **прокариот** (бактерий и архей) устроены проще, чем клетки эукариот, и не имеют ядра.

### § 7

### Клетка — элементарная единица живого

- Клеточная теория • Плазматическая мембрана (плазмалемма)
- Фагоцитоз • Пиноцитоз

**Клеточная теория.** Изобретение микроскопа и его использование для биологических наблюдений позволили открыть неизвестный ранее мир. Началом изучения клетки можно считать 1665 г., когда английский учёный Роберт Гук впервые увидел в микроскоп на тонком срезе пробки мелкие ячейки; он назвал их *клетками*.

Очень важное открытие в 30-х гг. XIX в. сделал шотландский учёный Роберт Браун. Рассматривая в микроскоп строение листа растения, он обнаружил внутри клетки круглое плотное образование, которое назвал *ядром*. Это открытие создало основу для сопоставления всех клеток.

В середине XIX в. немецкий учёный Теодор Шванн сформулировал основное положение клеточной теории: *все растительные и животные организмы состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности*.

В 1858 г. немецкий биолог Рудольф Вирхов доказал, что количество клеток в организме увеличивается в результате клеточного деления, т. е. *клетка происходит только от клетки*.

Одним из великих научных достижений XIX в. явилась *клеточная теория*. Основные положения клеточной теории на современном этапе развития биологии формулируются так:

### Основные положения клеточной теории

1. Клетка является основной структурной и функциональной единицей жизни. Все организмы состоят из клеток. Жизнь организма в целом обусловлена взаимодействием составляющих его клеток.
2. Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, строению и функциям.
3. Все новые клетки образуются при делении исходных клеток.

Общность химического состава и строения клеток всех организмов свидетельствует о единстве происхождения всего живого на Земле.

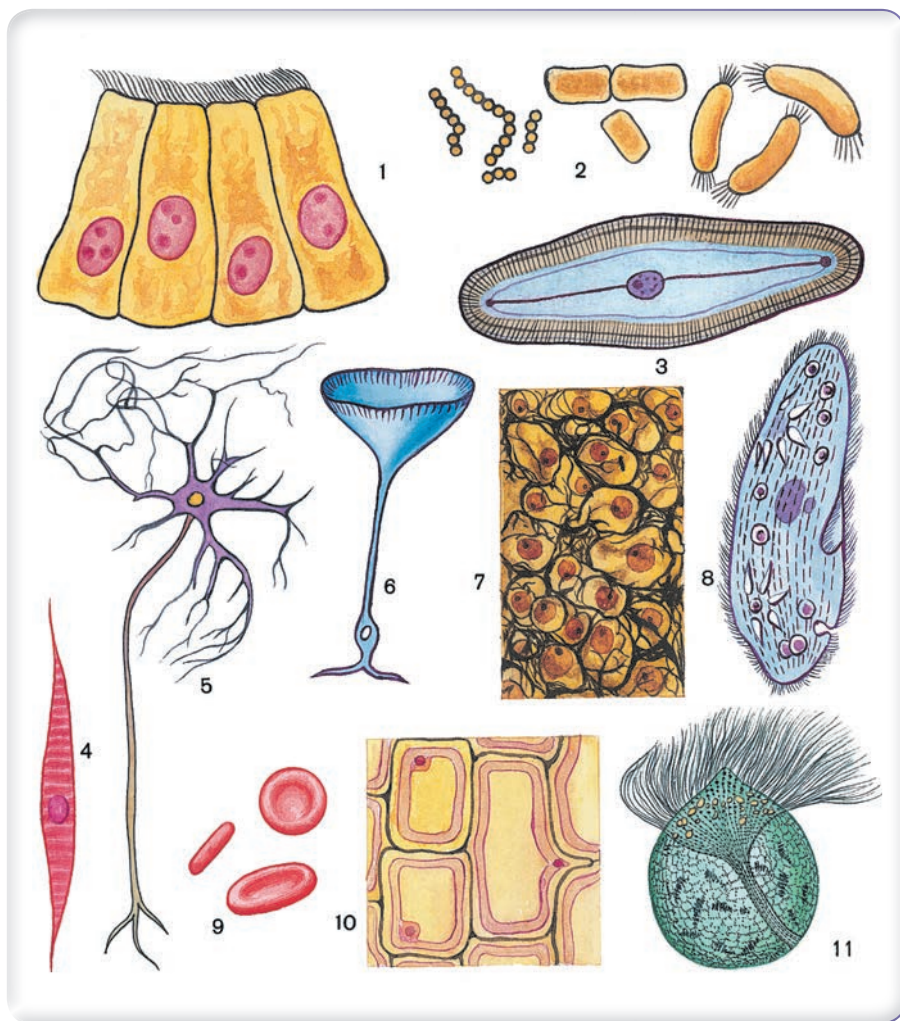
Средние размеры клеток — несколько десятков микрометров<sup>1</sup> (мкм). В настоящее время клетку изучают с помощью разнообразных физических и химических методов. В частности, для этого используют световую и электронную микроскопию (рис. 9) и специальные красители, позволяющие избирательно выявлять клеточные структуры. Для того чтобы изучить химический состав клетки или её частей, применяют метод центрифугирования. Он основан на том, что разные клеточные органоиды имеют неодинаковую плотность. При очень быстром вращении в ультрацентрифуге различные органоиды предварительно измельчённых клеток располагаются слоями: внизу оказываются более плотные, которые осаждаются быстрее, сверху — наименее плотные. Слои разделяют, и органоиды изучают отдельно.

Клетку можно рассматривать как структурированный ансамбль биополимеров, обладающий всеми свойствами живого. Успехи *цитологии* (от греч. «цитос» — вместитель, клетка) связаны с развитием и внедрением молекулярно-биологических методов исследования, например таких, как флуоресцентное мечение биополимеров, молекулярная гибридизация нуклеиновых кислот и сортировка хромосом.



Рис. 9. Электронный микроскоп

<sup>1</sup> 1 мм =  $10^3$  мкм (микрометр) =  $10^6$  нм (нанометр).



**Рис. 10.** Клетки различной формы, выполняющие разные функции:

- 1 — клетки эпителия кишечника; 2 — бактерии (кокки, кишечная палочка, спириллы со жгутиками на концах тела); 3 — диатомовая водоросль; 4 — мышечная клетка; 5 — нервная клетка; 6 — одноклеточная водоросль ацетабулярия; 7 — клетки печени; 8 — инфузория; 9 — эритроциты человека; 10 — клетки эпидермиса лука; 11 — жгутиконосец

Клетки всех организмов имеют сходное строение. Все они окружены *плазматической мембраной*, имеют *цитоплазму* (содержащую клеточные *органойды* и различного рода *включения*) и *генетический аппарат* (молекулы ДНК). Схема строения клетки животного приведена на первом форзаце учебника.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Форма и размер клеток даже в пределах одного организма очень разнообразны и зависят от специализации клетки и выполняемой ею функции. Например, клетки покровных тканей плоские и плотно прилегают друг к другу, нейроны имеют многочисленные отростки и т. д. Рассмотрите рисунок 10. Объясните, какую функцию выполняет каждая изображённая на рисунке клетка и как это отражается на её форме.

**Плазматическая мембрана (плазмалемма).** Любая клетка ограничена от окружающей среды или других клеток плазматической мембраной. Толщина этой мембраны так мала (около 10 нм), что её можно увидеть только в электронный микроскоп (см. первый форзац).

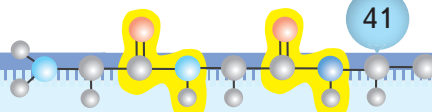
Плазматическая мембрана осуществляет ряд функций, необходимых для жизнедеятельности клетки: защищает цитоплазму от физических и химических повреждений, делает возможным контакт и взаимодействие клеток в тканях и органах, избирательно обеспечивает транспорт в клетку питательных веществ и выведение конечных продуктов обмена. Этим функциям соответствует и строение плазмалеммы.

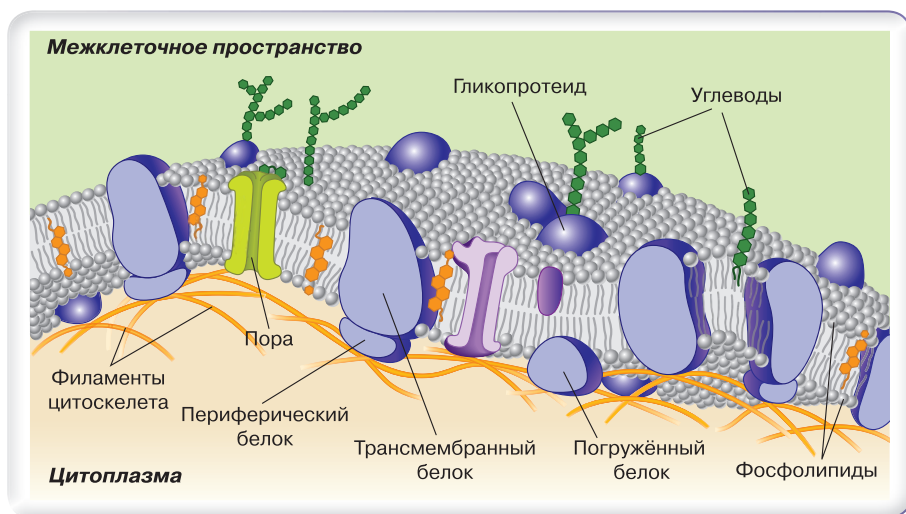
Плазматическая мембрана состоит из липидов и белков. Фосфолипиды в мембране образуют двойной слой, а белки или пронизывают его, или погружены в него на разную глубину, либо располагаются на внешней и внутренней поверхности мембраны (рис. 11). К некоторым белкам, находящимся на наружной поверхности, прикреплены углеводы.

Белки и углеводы на поверхности мембран у разных клеток неодинаковы и являются своеобразными индикаторами типа клеток.

Например, с помощью этих указателей сперматозоиды узнают яйцеклетку. Благодаря мембранным полисахаридным «антеннам» клетки, принадлежащие к одному типу, удерживаются вместе, образуя ткани.

Молекулы фосфолипидов и белков могут беспрепятственно перемещаться вдоль мембраны — это явление называют *текучестью*





**Рис. 11.** Схема строения плазматической мембраны

мембраны. Но фосфолипиды не могут переходить из внешнего слоя во внутренний и наоборот. Белки также не меняют своей ориентации — внутрь или наружу относительно клеточной мембраны.

Вода и различные ионы *пассивно* поступают в клетку через образованные белками поры, которые имеются в клеточной мембране. Кроме того, существует *активный перенос* веществ в клетку с помощью специальных белков — пермеаз, входящих в состав плазматической мембраны. Пермеазы обеспечивают избирательный транспорт сахаров, аминокислот, нуклеотидов и других веществ в клетку или из клетки. Активный транспорт осуществляется также на основе процессов фагоцитоза и пиноцитоза.

**Фагоцитозом** (от греч. «фагос» — пожирать и «цитос» — клетка) называют захват плазматической мембраной твёрдых частиц и втягивание их внутрь клетки. Это явление можно наблюдать, например, при захвате амёбой более мелких одноклеточных организмов или при захвате бактерий, проникших в организм животного или человека, лейкоцитами крови.

Сходным образом попадают в клетку растворённые вещества. Плазматическая мембрана образует впячивание в виде маленького пузырька, в который и попадает жидкость с растворёнными в ней веществами (см. первый форзац). Этот способ называют *пиноцитозом* (от греч. «пино» — пью и «цитос» — клетка).

### Вопросы и упражнения

1. Используя положения клеточной теории, докажите единство происхождения жизни на Земле.
2. Докажите, что клетка — структурная и функциональная единица живых организмов.
3. Как связано строение клеточной мембраны с её функциями?
4. Как происходит активное поглощение веществ клеткой?
5. Какое значение имеет фагоцитоз для одноклеточных организмов?

### Работа с информацией

6. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Эволюция представлений о строении клетки с XVII по XXI век».

### Работа с текстом

7. Прочитайте текст параграфа и сформулируйте определения понятий «плазматическая мембрана», «фагоцитоз» и «пиноцитоз». Проверьте выполнение этого задания у соседа по парте.

### К следующему уроку

Вспомните из курса зоологии, как передвигаются одноклеточные организмы. Что называют плазмолизом? (Словарь.)

## § 8

## Цитоплазма

- Цитоплазма • Цитозоль • Цитоскелет • Микрофиламенты • Микротрубочки
- Клеточный центр • Центриоль • Рибосомы • Клеточные включения

**Цитоплазма** — это внутреннее содержимое клетки за исключением генетического аппарата. Цитоплазма включает различные органоиды. Пространство между органоидами наполнено *цитозолем* — вязким водным раствором различных солей и органических веществ, пронизанным системой белковых нитей — *цитоскелетом*.

**Цитоскелет** — это система внутриклеточных белковых нитей и трубочек, участвующих в поддержании формы клетки, во внутриклеточном транспорте, клеточном делении и движении клетки.

Большинство химических и физиологических процессов клетки проходит в цитоплазме. Вновь синтезированные вещества перемещаются внутри клетки или выводятся из неё.

## Лабораторная работа 2

### Плазмолиз\* и деплазмолиз\* в клетках кожицы лука

**Оборудование:** микроскопы, предметные и покровные стёкла, стеклянные палочки, стаканы с водой, фильтровальная бумага, раствор поваренной соли (или 5%-ный спиртовой раствор иода), репчатый лук.

1. Приготовьте препарат кожицы лука, рассмотрите клетки под микроскопом. Обратите внимание на расположение цитоплазмы относительно клеточной стенки.

2. Удалите с микропрепарата воду, приложив фильтровальную бумагу к краю покровного стекла. Нанесите на предметное стекло каплю раствора поваренной соли. Наблюдайте за изменением положения цитоплазмы. Зарисуйте то, что вы видите.

3. Фильтровальной бумагой удалите раствор поваренной соли. Капните на предметное стекло 2—3 капли воды. Наблюдайте за состоянием цитоплазмы.

4. Объясните наблюдаемое явление. Ответьте на вопросы: куда двигалась вода (в клетки или из них) при помещении ткани в раствор соли? Чем можно объяснить такое направление движения воды? Куда двигалась вода при помещении ткани в воду? Чем это объясняется? Как вы думаете, что бы могло произойти в клетках, если бы их оставили в растворе соли на длительное время? Можно ли использовать раствор соли для уничтожения сорняков?

**Органоиды движения.** Многие клетки одноклеточных и многоклеточных организмов обладают способностью передвигаться, а также изменять свою форму и расположение органоидов.

Клеточное движение обеспечивается цитоскелетом — сетью белковых нитей, состоящей из микрофиламентов и микротрубочек, а также клеточным центром.

**Микрофиламенты** — очень тонкие нити, состоящие из тысяч молекул белка актина, соединённых друг с другом. В мышечных клетках они вместе с другими белковыми нитями — миозиновыми входят в комплексы, обеспечивающие сократительную функцию этих клеток.

**Микротрубочки** — это длинные полые цилиндры диаметром 25 нм, стенки которых состоят из молекул белка тубулина, соединённых друг с другом.

В цитоплазме клеток эукариот около ядра располагается *клеточный центр*, играющий ключевую роль в организации цитоскелета: именно в клеточном центре образуются микротрубочки.

В состав клеточного центра клеток животных и низших растений входит *центриоль* (см. первый форзац). Центриоль — парное

образование. Она состоит из двух удлинённых цилиндров, образованных микротрубочками и расположенных перпендикулярно друг другу. Перед делением клетки центриоль удваивается и дочерние центриоли расходятся к полюсам клетки. От центриолей микротрубочки протягиваются к хромосомам, обеспечивая одинаковое распределение наследственного материала между дочерними клетками (см. § 23).

В жидкой среде перемещение эукариотических клеток осуществляется с помощью *жгутиков* и *ресничек*. Так передвигаются многие одноклеточные, например эвглена зелёная, жгутиконосцы, инфузории и др. (см. рис. 10, 8, 11). Жгутики и реснички состоят из параллельно расположенных микротрубочек. Жгутики отличаются от ресничек лишь длиной. Так, сперматозоиды млекопитающих имеют по одному жгутику длиной до 100 мкм. Реснички короче жгутиков более чем в 10 раз, на одну клетку может приходиться несколько тысяч ресничек.

#### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



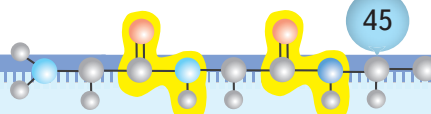
У человека известно врождённое заболевание, обусловленное дефектом двигательных белков ресничек и жгутиков. У таких больных жгутики и реснички клеток неподвижны. Как вы думаете, какие системы органов страдают вследствие этой болезни?

Некоторые виды бактерий также передвигаются с помощью жгутиков, длинных и гибких, которые быстро вращаются, обеспечивая продвижение клетки (см. рис. 10, 2). Жгутики бактерий отличаются от жгутиков эукариот по строению и механизму движения.

Амёбы и некоторые другие простейшие организмы, а также специализированные клетки многоклеточных (например, лейкоциты) передвигаются с помощью выростов плазматической мембраны — *ложноножек*. При фагоцитозе происходит впячивание плазматической мембраны внутрь клетки.

**Рибосомы** — это мельчайшие органоиды клетки, имеющие вид сферы с диаметром 20—30 нм и состоящие из рРНК и белков. Рибосомы — обязательный компонент всех клеток: как клеток прокариот, так и гораздо более сложно устроенных клеток эукариот. На рибосомах происходит синтез белков (см. § 17).

**Клеточные включения.** Непостоянные структуры цитоплазмы, которые в отличие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки, называют *включениями*. Плотные включения (в виде гранул) содержат запасные питательные вещества (крахмал, гликоген, белки, жиры, пигменты) или продукты жизнедеятельности клетки, которые по той или иной причине не могут быть сразу удалены.



### Вопросы и упражнения

1. Какие компоненты цитоскелета вам известны? Какие функции выполняет цитоскелет?
2. Какие структуры клетки способствуют её движению?
3. Что относится к клеточным включениям? Какова их роль в клетке?
4. Какие органоиды встречаются в клетках как прокариот, так и эукариот? Какова их функция в клетке?

### Работа с текстом

5. Прочитайте раздел параграфа «Органоиды движения» и переведите этот текст в таблицу.

### К следующему уроку

Повторите строение плазматической мембраны. В чём заключаются процессы фагоцитоза и пиноцитоза? (§ 7.)

## § 9

## Мембранные органоиды клетки

- Эндоплазматическая сеть • Комплекс Гольджи • Лизосома • Вакуоль
- Митохондрии • Пластиды

**Мембранные и немембранные органоиды.** По структуре органоиды можно разделить на немембранные и мембранные (имеющие мембраны). К немембранным органоидам относят рибосомы и органоиды движения (цитоскелет, реснички, жгутики), а также имеющийся только у эукариот клеточный центр.

Плазматическая мембрана — единственный мембранный органоид, который имеют клетки и прокариот, и эукариот (см. § 7). Только в клетках эукариот содержится ядро, оболочка которого состоит из двух мембран, и такие мембранные органоиды, как эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии и пластиды. Мембраны этих органоидов сходны по строению с плазматической мембраной. Различаются они составом, соотношением липидов и белков, а также их расположением.

**Лизосомы.** Попадая в цитоплазму, образованные плазматической мембраной пиноцитозные и фагоцитозные пузырьки передвигаются в ней и сливаются с *лизосомами* (от греч. «лизео» — растворяю и «сома» — тело). Эти мембранные органоиды клетки имеют овальную форму и диаметр 0,5 мкм (см. первый форзац). В них находится набор ферментов, которые разрушают белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды. Ферменты лизосом расщепляют принесённые пиноцитоз-

ными или фагоцитозными пузырьками полимерные соединения до мономеров, усваиваемых клеткой.

Мембрана лизосом препятствует проникновению собственных ферментов в цитоплазму клетки, но если лизосома повреждается от каких-либо внешних воздействий, то разрушается вся клетка или часть её.

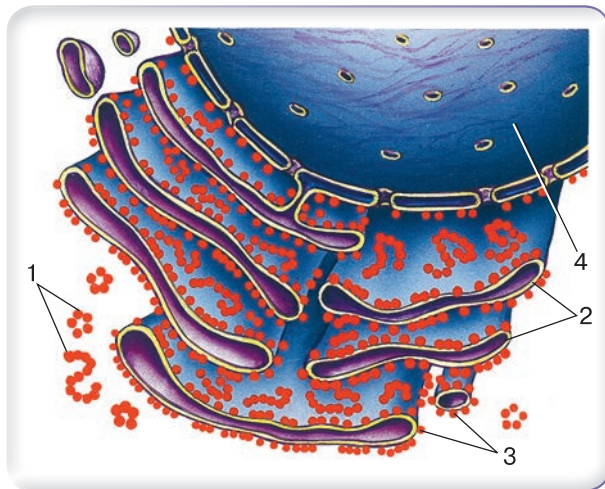
Осуществляя переваривание различных органических веществ, лизосомы обеспечивают дополнительным «сырьём» химические и энергетические процессы в клетке. При голодании клетки лизосомы переваривают некоторые органоиды, не убивая клетку. Это обеспечивает клетке на какое-то время необходимый минимум питательных веществ.

Лизосомы есть во всех клетках растений, животных и грибов.

**Эндоплазматическая сеть (ЭПС).** Эндоплазматическая сеть является местом синтеза и транспорта органических веществ в цитоплазме клетки и представляет собой ажурную конструкцию из соединённых полостей, канальцев и трубочек (см. первый форзац и рис. 12). Они ограничены мембраной, сходной по строению с плазматической. К мембранам эндоплазматической сети прикреплено большое число рибосом, на которых происходит синтез белков. Синтезированные белки поступают в систему полостей и канальцев, по которым перемещаются внутри клетки. В цитоплазме клетки есть и свободные рибосомы, не прикрепленные к мембранам эндоплазматической сети.

**Комплекс Гольджи.** Поступающие в просветы полостей и канальцев эндоплазматической сети продукты биосинтеза концентрируются и транспортируются в *комплекс Гольджи* (см. первый форзац).

Этот органоид, имеющий размер 5—10 мкм, состоит из 3—8 сложенных стопкой, уплощённых, слегка изогнутых, дискообразных полостей (рис. 13). Он выполняет в клетке разнообразные функции: образует лизосомы, участвует в транспорте продуктов биосинтеза



**Рис. 12.** Схема строения эндоплазматической сети:

- 1 — свободные рибосомы; 2 — полости;
- 3 — рибосомы, прикреплённые к мембранам;
- 4 — ядерная оболочка



к поверхности клетки и в выведении их из клетки, присоединяет полисахариды к выводимым из клетки гормонам, что позволяет им дойти до клетки-мишени.

**Вакуоли.** Пиноцитозные пузырьки доставляют капли жидкости в мембранные резервуары — *вакуоли*. В растительных клетках на вакуоли приходится до 90 % объёма. Вода необходима для фотосинтеза и поддержания тургорного давления. Животные клетки имеют временные вакуоли, занимающие не более 5 % их объёма.

В настоящее время сложилось представление о наличии в клетке *единой мембранной системы*. В этой системе взаимосвязаны такие органоиды клетки, как плазматическая мембрана, эндоплазматическая сеть, ядерная оболочка, комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Попробуйте изобразить на рисунке взаимосвязь компонентов единой мембранной системы клетки.

Среди мембранных органоидов эукариот особняком стоят митохондрии и пластиды. Эти органоиды имеют две мембраны — наружную и внутреннюю, а также собственный генетический аппарат в виде кольцевых молекул ДНК и собственные рибосомы. Митохондрии есть во всех эукариотических клетках, пластиды — только у растений.

**Митохондрии** (от греч. «митос» — нить, «хондрион» — зерно) часто называют энергетическими органоидами. Форма митохондрий различна, они могут быть овальными, палочковидными, нитевидными

со средним диаметром 1 мкм и длиной 7 мкм. Число митохондрий зависит от функциональной активности клетки и может достигать десятка тысяч в летательных мышцах насекомых. Новые митохондрии в клетке появляются при делении уже существующих митохондрий.

На электронных микрофотографиях видно, что митохондрии снаружи ограничены внешней мембраной, которая в основном имеет то же строение, что

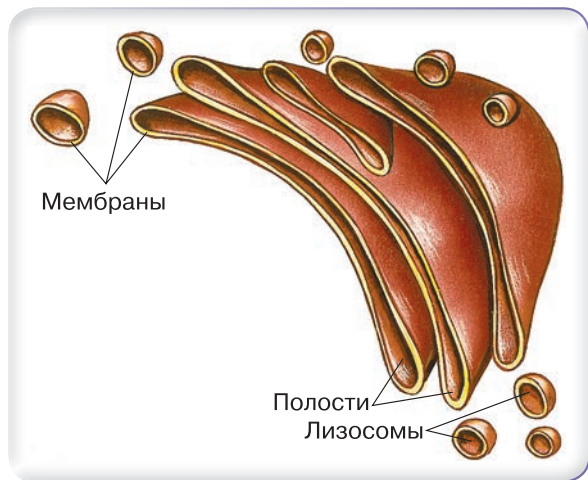


Рис. 13. Схема строения комплекса Гольджи

и плазматическая мембрана (см. первый форзац и рис. 14). Внутренняя мембрана образует многочисленные складки — *кристы*. Между кристами находится вязкая содержащая белки масса — *матрикс*. Внутри митохондрии располагаются кольцевые молекулы ДНК и рибосомы, отличающиеся от цитоплазматических; там же образуются молекулы РНК. Во внутреннюю мембрану встроены специфические ферменты, с помощью которых в митохондрии происходит преобразование энергии питательных веществ

в энергию АТФ, необходимую для жизнедеятельности (см. § 14).

**Пластиды.** Это органоиды, свойственные только клеткам растений. Существуют три вида пластид: зелёные хлоропласты, цветные (но не зелёные) хромопласты и бесцветные лейкопласты. Как и митохондрии, новые пластиды в клетке образуются путём деления.

**Хлоропласт** (рис. 15) по форме напоминает диск или шар диаметром 4—6 мкм с двумя мембранами — наружной и внутренней. Внутреннее полужидкое содержимое называют *стромой*. В строме имеются ДНК, рибосомы и особые мембранные структуры — *тилакоиды*, содержащие хлорофилл и ферменты, участвующие в фотосинтезе (см. § 12). Тилакоиды плотно уложены в стопки — *граны*, связанные между собой и с внутренней мембраной хлоропласта. В каждом хлоропласте около 50 гран, расположенных в шахматном порядке для лучшего улавливания света. Благодаря хлорофиллу в хлоропластах происходит превращение энергии солнечного света в химическую энергию молекул АТФ. Энергия АТФ используется в хлоропластах для синтеза органических соединений, в первую очередь углеводов.

**Хромопласты.** Пигменты красного и жёлтого цвета, находящиеся в хромопластах, придают различным частям растений красную и жёлтую окраску. Сочетание хромопластов, содержащих разные пигменты, создаёт большое разнообразие окрасок цветков и плодов растений. Осенью хлоропласты превращаются в особую разновидность хромопластов — геронтопласты, поэтому зелёные листья и плоды желтеют и краснеют.



Рис. 14. Схема строения митохондрии

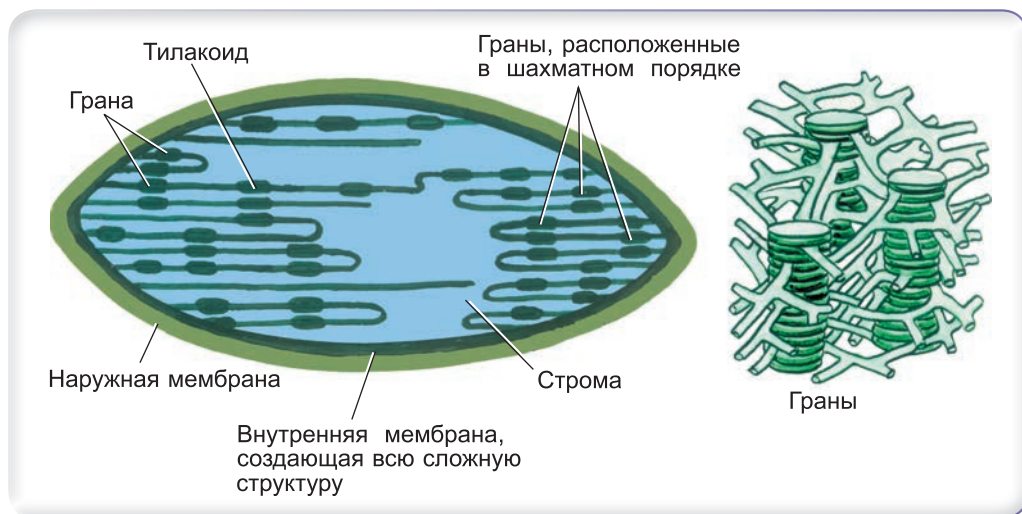


Рис. 15. Схема строения хлоропласта

*Лейкопласты* являются местом накопления запасного питательного вещества — крахмала. Особенно много лейкопластов в клетках клубней картофеля. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (в результате чего клубни картофеля зеленеют).

**Вопросы  
и упражнения**

1. Как в клетке формируются лизосомы? Какие функции они выполняют?
2. Где в эукариотической клетке могут находиться рибосомы?
3. Какие функции выполняют эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи?
4. Почему митохондрии можно назвать силовыми станциями клетки?
5. Опишите особенности строения митохондрии и хлоропласта в связи с их функциями в клетке.

**Работа  
с текстом**

6. *Найдите ошибочные высказывания и исправьте их.*  
Лизосомы отпочковываются от полостей комплекса Гольджи. Мембрана лизосом более прочная, чем у всех других органоидов. В животных клетках содержатся митохондрии, а в растительных вместо них — хлоропласты. В клетках грибов есть и митохондрии, и хлоропласты. Пластиды содержатся только в растительных клетках. Жгутики бактерий отличаются от жгутиков животных клеток по строению и механизму движения. *Проверьте выполнение этого задания у соседа по парте.*

**К следующему  
уроку**

- Какое строение имеет молекула ДНК? (§ 5.) Какие растения относят к низшим? (Словарь).

## § 10 Ядро. Прокариоты и эукариоты

• Ядро • Хромосома • Ядрышко • Прокариоты • Эукариоты • Плазмиды

**Строение ядра.** В отличие от некоторых низших растений и простейших, клетки которых содержат несколько ядер, высшие животные, растения и грибы состоят из клеток, в которых находится одно *ядро*. Оно имеет форму шара с диаметром от 3 до 10 мкм (см. первый форзац).

Ядро окружено оболочкой, состоящей из двух мембран, каждая из которых подобна плазматической мембране. Через определённые интервалы обе мембраны сливаются друг с другом, образуя отверстия диаметром 70 нм — *ядерные поры*. Через них осуществляется активный обмен веществами между ядром и цитоплазмой. Размеры пор позволяют проникать из ядра в цитоплазму даже крупным молекулам РНК и частицам рибосом.

В ядре хранится наследственная информация не только обо всех признаках и свойствах данной клетки, о процессах, которые должны протекать в ней (например, синтез белка), но и о признаках организма в целом. Эта информация записана в молекулах ДНК, которые являются основной частью хромосом. В период между делениями клетки хромосомы представляют собой длинные, очень тонкие нити, увидеть которые можно только в электронный микроскоп.

**Хромосома** — это одна молекула ДНК, упакованная с помощью специальных белков.

(Перед делением клетки молекулы ДНК удваиваются и в каждой хромосоме содержатся две идентичные молекулы ДНК.)

Средняя длина молекулы ДНК у млекопитающих составляет несколько сантиметров. Как же упакованы эти молекулы в ядре с диаметром всего около 5 мкм? Выделяют четыре уровня компактизации ДНК в хромосоме (рис. 16). На первом уровне двойная спираль ДНК диаметром 2 нм наматывается на белковый комплекс, содержащий восемь молекул *гистонов* — белков с повышенным содержанием положительно заряженных аминокислотных остатков лизина и аргинина. Образуется структура диаметром 11 нм, напоминающая бусы на нитке. Каждая «бусина» — *нуклеосома* содержит около 150 пар нуклеотидов. На втором уровне нуклеосомы сближаются с помощью гистона, отличающегося



от тех, которые входят в состав нуклеосомы. Образуется *фибрилла* диаметром 30 нм. На третьем уровне компактизации фибрилла формирует петли, содержащие от 20 000 до 80 000 пар нуклеотидов. В «устье» каждой петли находятся белки, которые узнают определённые нуклеотидные последовательности и при этом имеют сродство друг к другу. Типичная хромосома млекопитающих может содержать до 2500 петель. Перед делением клетки молекулы ДНК удваиваются, петли укладываются в стопки, хромосома утолщается и становится видимой в световой

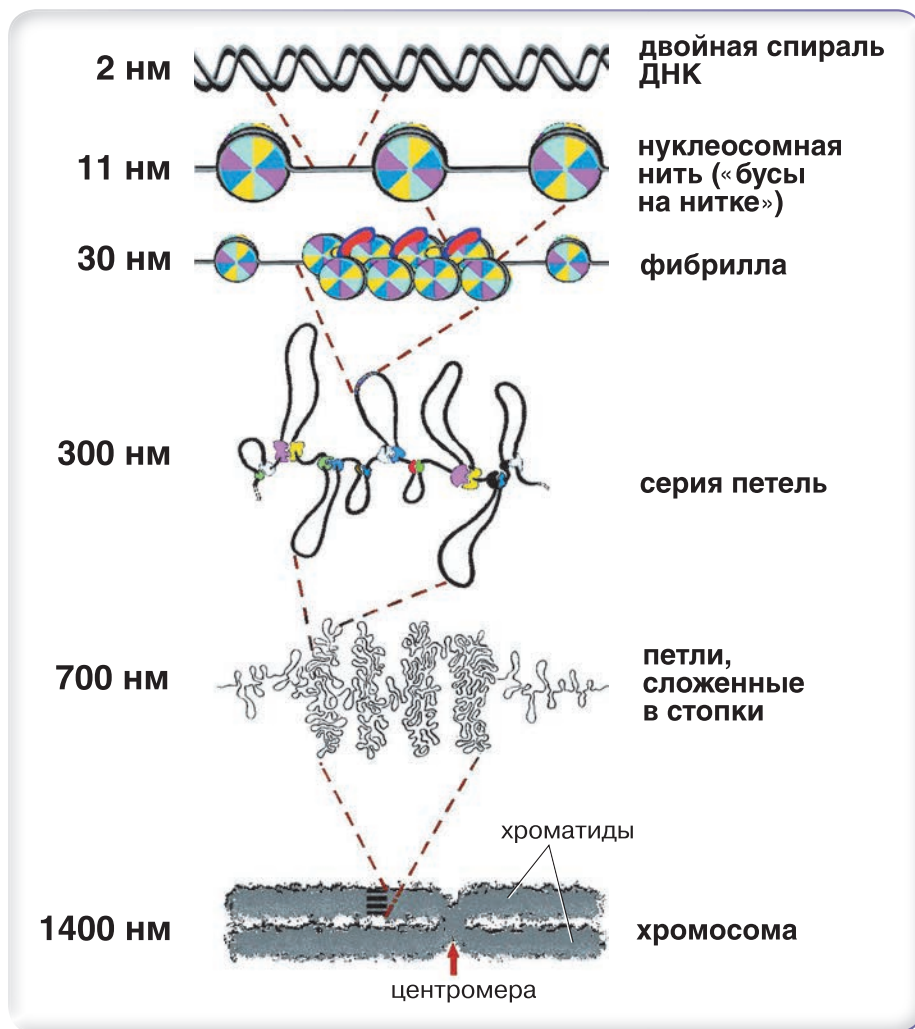
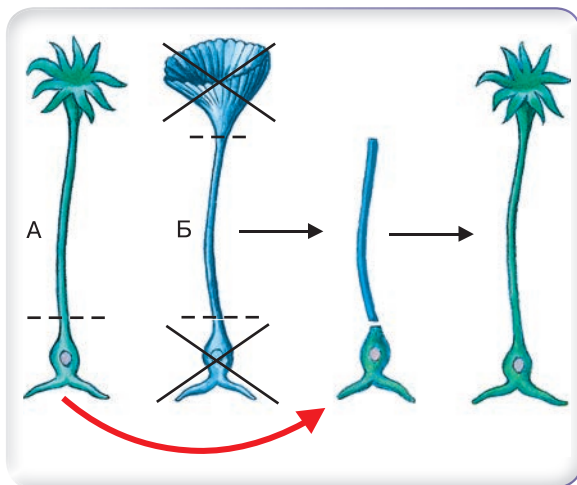


Рис. 16. Схема компактизации ДНК в хромосоме

микроскоп. На этом, четвёртом, уровне компактизации каждая хромосома состоит из двух идентичных *хроматид*, каждая из которых содержит по одной молекуле ДНК. Участок соединения хроматид носит название *центромеры* (см. § 23). В целом «укорочение» ДНК достигает  $10^4$ .

В ядрах присутствует одно или несколько *ядрышек* (см. первый форзац). Ядрышко формируется определёнными участками хромосом; в нём образуются рибосомы.

**Ведущая роль ядра в наследственности.** Итак, в ядре клеток заключены хромосомы, которые содержат ДНК — хранилище *наследственной информации*. Этим определяется ведущая роль клеточного ядра в наследственности.



**Рис. 17.** Схема опыта с ацетабулярией.  
А и Б — разные виды ацетабулярий

В Средиземном море обитает несколько видов одноклеточных зелёных водорослей — ацетабулярий. Они имеют форму тонких стебельков, на верхних концах которых располагаются шляпки. Виды ацетабулярий различают по форме шляпок. В нижнем конце стебелька ацетабулярии находится ядро. У ацетабулярии одного вида искусственно удалили шляпку и ядро, а к стебельку подсадили ядро, извлечённое из ацетабулярии другого вида. Через некоторое время на водоросли с подсаженным ядром образовалась шляпка, характерная для того вида, которому принадлежало пересаженное ядро (рис. 17).

Хотя ядру принадлежит ведущая роль в явлениях наследственности, из этого, однако, не следует, что только ядро ответственно за передачу всех свойств из поколения в поколение. Хлоропласты и митохондрии также содержат ДНК и способны передавать наследственную информацию (см. § 35).

Таким образом, именно в ядре каждой клетки содержится основная наследственная информация, необходимая для развития целого организма со всем разнообразием его свойств и признаков. Ядро



выполняет функции центра, управляющего всей жизнедеятельностью клетки.

Как же обстоит дело у тех организмов, клетки которых не имеют ядер?

**Особенности строения клеток прокариот.** Как вы уже знаете, все организмы, имеющие клеточное строение, по наличию или отсутствию в клетке ядра делят на две группы: доядерные — прокариоты (от греч. «протос» — первый и «карион» — ядро) и ядерные — эукариоты (от греч. «эу» — полностью, вполне).

Клетки прокариот, к которым относятся бактерии и археи\*, по сравнению с эукариотическими клетками характеризуются меньшими размерами (в среднем 0,5—5 мкм) и относительно простым строением (рис. 18). В прокариотической клетке нет организованного ядра, ДНК представляет собой одну кольцевую молекулу, в которой содержатся все необходимые для жизнедеятельности гены. Эта единственная «хромосома» прикреплена к плазматической мембране. Прокариотические клетки очень часто (хотя и не всегда) содержат *плазмиды* — небольшие кольцевые молекулы ДНК. Это необязательные структуры, без них клетки в нормальных условиях могут успешно существовать. Однако плазмиды часто содержат гены, придающие клетке устойчивость к повреждающим воздействиям — антибиотикам, солям тяжёлых металлов и др. Цитоплазма прокариот не содержит мембранных органоидов. Их функции выполняют специальные, довольно просто организованные мембранные складки. Рибосомы в клетках прокариот более мелкие, чем в клетках эукариот.

Клетки прокариот, так же как и эукариотические клетки, покрыты плазматической мембраной. Поверх мембраны у многих прокариот имеется состоящая из полисахаридов клеточная стенка.



**Рис. 18.** Строение прокариотической клетки

Несмотря на относительную простоту, прокариоты являются типичными самостоятельными организмами.

**Сравнительная характеристика клеток эукариот.** По строению различные эукариотические клетки сходны. Но наряду со сходством между клетками организмов различных царств живой природы имеются заметные различия. Они касаются как структурных, так и биохимических особенностей.

Для *растительной клетки* характерно наличие различных пластид, крупной центральной вакуоли, которая иногда отодвигает ядро к периферии, а также расположенной снаружи от плазматической мембраны клеточной стенки, состоящей из целлюлозы. В клетках высших растений в клеточном центре отсутствует центриоль, встречающаяся только у водорослей. Резервным питательным углеводом в клетках растений является крахмал.

В клетках представителей царства *грибов* клеточная стенка обычно состоит из хитина — полисахарида, из которого также построен наружный скелет членистоногих животных. В клетках грибов имеется центральная вакуоль, отсутствуют пластиды. Только у некоторых грибов в клеточном центре встречается центриоль. Запасным углеводом в клетках грибов является гликоген.

В клетках *животных* отсутствует плотная клеточная стенка, нет пластид. Нет в животной клетке и центральной вакуоли. В клеточном центре животных клеток находится центриоль. Резервным углеводом в клетках животных является гликоген.

### Лабораторная работа 3

#### Строение растительной, животной, грибной и бактериальной клеток под микроскопом

**Оборудование:** микроскопы, предметные и покровные стёкла, стаканы с водой, стеклянные палочки, лук репчатый, разведённые дрожжи, культура сенной палочки, микропрепараты клеток многоклеточных животных.

1. Приготовьте микропрепараты кожицы лука, дрожжей, бактерии сенной палочки. Под микроскопом рассмотрите их, а также готовый микропрепарат клеток многоклеточного организма.

2. Сопоставьте увиденное с изображением объектов на таблицах. Нарисуйте клетки в тетрадах и обозначьте видимые в световой микроскоп органоиды.

3. Сравните между собой эти клетки. Ответьте на вопросы: в чём заключается сходство и различия клеток? Каковы причины сходства и различий клеток разных организмов?



**Вопросы  
и упражнения**

1. Как можно доказать ведущую роль ядра в клетке?
2. Где образуются рибосомы?
3. Какие организмы относят к прокариотам?
4. Имеются ли принципиальные различия между прокариотами и эукариотами? Поясните ответ.
5. Какие различия в строении животной и растительной клетки обусловлены особенностями их питания?

**Работа  
с информацией**

6. Используя дополнительные источники информации, узнайте, чем различается строение и состав клеточной оболочки у бактерий, грибов и растений.

**Работа  
с текстом**

7. Прочитайте раздел параграфа «Сравнительная характеристика клеток эукариот» и оформите этот текст в виде таблицы или схемы.
8. Прочитайте заключение к главе 2. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
9. Напишите собственное заключение к данной главе.

**Тестовые  
задания**

1. Каждая клетка окружена
  - 1) клеточной стенкой из целлюлозы
  - 2) плазматической мембраной
  - 3) хитиновой оболочкой
  - 4) полисахаридной капсулой
2. К мембранным органоидам **не относят**
  - 1) комплекс Гольджи
  - 2) пластиды
  - 3) лизосомы
  - 4) клеточный центр
3. Метод центрифугирования используют с целью
  - 1) изучения строения микроорганизмов
  - 2) статистического анализа
  - 3) мониторинга окружающей среды
  - 4) разделения органоидов на фракции и последующего изучения выделенных фракций
4. Отличительным признаком растительной клетки **не является** наличие
  - 1) клеточной стенки из целлюлозы
  - 2) пластид
  - 3) ядра
  - 4) крупных вакуолей
5. Характерной особенностью грибной клетки является наличие
  - 1) хромосом
  - 2) хитина в клеточной стенке
  - 3) пластид
  - 4) плазматической мембраны
6. Пиноцитоз, как и фагоцитоз,
  - 1) является процессом поглощения клеткой жидкости
  - 2) присущ клеткам животных, растений и грибов

- 3) обусловлен деятельностью плазматической мембраны
- 4) является процессом поглощения клеткой твёрдых частиц

**7. Функции цитоскелета — это**

- 1) поддержание формы клетки
- 2) обеспечение клетки энергией
- 3) участие в делении клетки
- 4) участие во внутриклеточном транспорте веществ

**8. Установите соответствие между органоидами и их характерными особенностями.**

**ОРГАНОИД**

А. митохондрия      Б. хлоропласт

**ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ**

- 1) имеет наружную и внутреннюю мембраны
- 2) содержится только в клетках растений
- 3) содержится во всех эукариотических клетках
- 4) отсутствует в клетках животных и грибов
- 5) производит молекулы АТФ
- 6) содержит генетический аппарат в виде молекулы ДНК

*К следующему уроку*

Что такое обмен веществ и энергии? Какой процесс называют окислением, а какой — восстановлением? (Словарь.) Как в промышленности осуществляют синтез аммиака? (Химия, 9 кл.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**К**леточная теория является одним из величайших научных достижений XIX в. Все организмы состоят из клеток, сходных по химическому составу, строению и функциям. Только клетки, но не отдельные их части проявляют все признаки живого.

Все клетки имеют ограничивающую их плазматическую мембрану, цитоплазму, рибосомы и молекулы ДНК.

В клетках эукариот молекулы ДНК окружены ядерной оболочкой; имеются двухмембранные органоиды — хлоропласты (только у растений) и митохондрии, а также мембранные органоиды — эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли. К немембранным органоидам эукариот относят цитоскелет, центриоли, рибосомы, жгутики и реснички.

Клетки растений, грибов и некоторых бактерий имеют расположенную снаружи от плазматической мембраны клеточную стенку, построенную из полисахаридов.



## ГЛАВА 3 ОБЕСПЕЧЕНИЕ КЛЕТОК ЭНЕРГИЕЙ

**С**интез органических веществ, протекающий в живых организмах, невозможен без энергетических затрат. Универсальной энергетической «валютой» являются молекулы АТФ. У растений и некоторых бактерий АТФ аккумулирует энергию солнечного света. Грибы и животные преобразуют в энергию АТФ запасённую в химических связях энергию готовых органических соединений, поступающих с пищей. В этой главе рассматриваются все виды и этапы энергетического обмена.

### § 11 Обмен веществ

- Метаболизм • Ассимиляция • Диссимиляция • Фотосинтез • Фотоавтотрофы
- Хемоавтотрофы • Гетеротрофы • Аэробные организмы

**Метаболизм.** Любой живой организм, как и отдельная клетка, является открытой системой, т. е. обменивается с окружающей средой и веществом, и энергией.

Всю совокупность ферментативных реакций обмена веществ, протекающих в организме, называют **метаболизмом** (от греч. «метаболе» — превращение).

Метаболизм состоит из взаимосвязанных реакций *ассимиляции* — синтеза органических соединений и *диссимиляции* — расщепления и окисления органических веществ, идущих с превращением энергии.

Ассимиляция, называемая также пластическим обменом, невозможна без энергии, выделяющейся в результате диссимиляции (энергетического обмена). Диссимиляция, в свою очередь, не идёт без ферментов, образующихся в результате пластического обмена. Энергия, выделяющаяся при диссимиляции, аккумулируется в молекулах АТФ, которые в качестве универсальной энергетической «валюты» используются в процессах ассимиляции.

**Типы обмена веществ.** Любое проявление жизнедеятельности (поглощение воды и растворённых в ней неорганических соединений,

синтез органических веществ, расщепление полимеров на мономеры, генерация тепла, движение и др.) нуждается в затрате энергии.

Основным источником энергии для всех живых существ, которые населяют нашу планету, служит энергия солнечного света. Однако непосредственно её используют только клетки зелёных растений, одноклеточных водорослей и некоторых бактерий. Эти клетки за счёт энергии солнечного света способны синтезировать органические вещества — углеводы, жирные кислоты, некоторые аминокислоты.



Биосинтез, происходящий при использовании световой энергии, называют **фотосинтезом**.

Исходными веществами для фотосинтеза служат вода, углекислый газ атмосферы, а также неорганические соединения азота, фосфора, серы из водоёмов и почвы. Источником азота являются также молекулы атмосферного азота ( $N_2$ ), которые усваиваются бактериями, живущими в почве и в корневых клубеньках главным образом бобовых растений. Газообразный азот переходит при этом в состав молекулы аммиака —  $NH_3$ , который впоследствии используется для синтеза аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и иных азотсодержащих соединений. Клубеньковые бактерии и бобовые растения нужны друг другу. Такое совместное взаимовыгодное существование разных видов организмов называют мутуализмом\*.



Организмы, способные к фотосинтезу, называют **фотоавтотрофами**.

Некоторые бактерии (водородные, нитрифицирующие, серобактерии и др.) и археи осуществляют синтез органических соединений из неорганических за счёт энергии, выделяющейся при окислении\* неорганических веществ. Их называют *хемоавтотрофами*. Процесс *хемосинтеза* был открыт в 1887 г. русским микробиологом Сергеем Николаевичем Виноградским.



Живые существа, потребляющие готовые органические соединения для получения запасённой в них энергии, называют **гетеротрофами** (от греч. «гетерос» — другой и «трофе» — питание).

Все животные и человек живут за счёт запасённой растениями энергии Солнца, превращённой в энергию химических связей вновь синтезированных органических соединений.



Фотосинтезирующие клетки, поглощая углекислый газ из атмосферы, выделяют в неё кислород. До появления на нашей планете фотосинтезирующих клеток атмосфера Земли была лишена кислорода. С появлением фотосинтезирующих организмов постепенное наполнение атмосферы кислородом привело к возникновению клеток с энергетическим аппаратом нового типа. Это были клетки, получающие энергию за счёт окисления готовых органических соединений, главным образом углеводов и жиров, при участии атмосферного кислорода в качестве окислителя. Возникшие *аэробные* клетки «научились» использовать кислород для получения энергии.

Первые клетки, способные использовать энергию солнечного света, появились на Земле более 3,5 млрд лет тому назад, в архейскую эру\*. Ещё более миллиарда лет потребовалось для насыщения атмосферы кислородом и возникновения аэробных клеток.

**Планетарная роль фотосинтетиков.** Очевидно, что роль растений и иных фотосинтезирующих организмов в развитии и поддержании жизни на нашей планете исключительно велика. Они превращают энергию солнечного света в энергию химических связей органических соединений, которая далее используется всеми остальными живыми существами; они насыщают атмосферу Земли кислородом. Кислород служит для окисления органических веществ и извлечения таким способом запасённой в них химической энергии аэробными организмами. Наконец, определённые виды растений в симбиозе с азотфиксирующими бактериями вводят газообразный азот атмосферы в состав молекул аммиака, его солей и органических азотсодержащих соединений.

#### ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите схему реакции превращения азота в аммиак, затем в соли аммония, а затем в органические соединения (в схемах используйте химические формулы всех упомянутых веществ, кроме органических). Укажите условия протекания первых двух реакций в живых организмах и в промышленности.

Роль зелёных растений в жизни планеты трудно переоценить. Сохранение и расширение зелёного покрова имеют решающее значение для всех живых существ, населяющих Землю.

#### Вопросы и упражнения

1. Какие группы реакций можно выделить в обмене веществ?
2. Какие существуют типы обмена веществ?
3. Как сформировалась кислородная атмосфера Земли?
4. В чём заключается планетарная роль фотоавтотрофов?

Работа  
с информацией

Работа  
с текстом

К следующему  
уроку

5. Найдите в Интернете информацию о хемосинтетиках и подготовьте сообщение на тему «Преобразование энергии хемосинтетиками».

6. Прочитайте раздел параграфа «Типы обмена веществ» и сформулируйте определение понятия «аэробные организмы».

Как устроены хлоропласты? (§ 9.) Какое строение имеет молекула АТФ? Какие функции она выполняет? (§ 6.)

## § 12

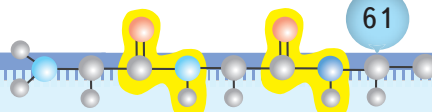
# Фотосинтез. Преобразование энергии света в энергию химических связей

• НАДФ • Световая и темновая фазы фотосинтеза • Фотолиз воды

**Запасание энергии света в биологических «аккумуляторах».** Поток солнечных лучей несёт волны света разной длины. Растения с помощью световых «антенн» (это главным образом молекулы хлорофилла) поглощают волны света красной и синей частей спектра. Волны света зелёной части спектра хлорофилл пропускает, не задерживая, и поэтому у растений зелёный цвет.

С помощью энергии света электрон в составе молекулы хлорофилла переносится на более высокий энергетический уровень\*. Далее этот высокоэнергетический электрон передаётся по цепи переносчиков электронов, теряя энергию. Энергия электронов при этом расходуется на «зарядку» своего рода биологических «аккумуляторов». Не углубляясь в химические особенности их строения, скажем, что один из них — известная вам аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) (см. § 6). В растительной клетке энергия АТФ используется при синтезе биополимеров, делении клетки, для транспорта воды и солей, роста и движения.

При синтезе молекул глюкозы, крахмала, целлюлозы и иных органических соединений клетке необходим ещё один биологический «аккумулятор», запасующий энергию света. Этот аккумулятор имеет труднопроизносимое длинное название: никотинамидадениндинуклеотидфосфат (сокращённо — **НАДФ**, произносится как «над-эф»). Это соединение существует в восстановленной\* высокоэнергетической форме: НАДФ·Н (произносится как «над-эф-аш»). Потерявшая энергию





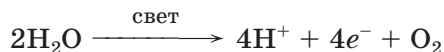
окисленная форма этого соединения представляет собой НАДФ<sup>+</sup> (приносится как «над-эф-плюс»).

Теряя один атом водорода и один электрон, НАДФ·Н превращается в НАДФ<sup>+</sup> и восстанавливает углекислый газ (при участии молекул воды) до глюкозы C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>; недостающие протоны (H<sup>+</sup>) берутся из водной среды. В упрощённой форме этот процесс можно записать в виде химического уравнения:



Однако, если смешать углекислый газ и воду, глюкоза не образуется. Для этого нужен и восстановитель (НАДФ·Н), и энергия АТФ, и связывающий CO<sub>2</sub> пятиуглеродный моносахарид (глюкоза содержит 6 углеродных атомов), а также ряд ферментов — биологических катализаторов этого процесса.

**Фотолиз воды.** Энергия света расходуется также на расщепление молекулы воды — *фотолиз*. При этом образуются протоны (H<sup>+</sup>), электроны (e<sup>-</sup>) и свободный кислород:



Электроны, образующиеся при фотолизе, восполняют потери их хлорофиллом (как говорят, заполняют «дырку», возникшую в хлорофилле). Часть электронов при участии протонов восстанавливает НАДФ<sup>+</sup> до НАДФ·Н. Кислород — побочный продукт этой реакции (рис. 19).



В отсутствие солнечного освещения растения более интенсивно потребляют атмосферный кислород и окисляют запасённые днём глюкозу, фруктозу, крахмал и другие соединения.

**Световая и темновая фазы фотосинтеза.** В процессе фотосинтеза различают световую и темновую фазы.

При освещении растений энергия света преобразуется в энергию химических связей АТФ и НАДФ·Н. Энергия этих соединений используется внутри клетки для разных целей, в первую очередь для синтеза глюкозы и других органических веществ. Поэтому такую начальную стадию фотосинтеза называют *световой фазой*. Без освещения солнечным или искусственным светом, в спектре которого есть красные и синие лучи, синтез АТФ и НАДФ·Н в клетке растения не происходит.

Однако, когда в клетке уже накопились молекулы АТФ и НАДФ·Н, синтез глюкозы может происходить и в темноте, без участия





света. Для этих биохимических реакций освещение не нужно, поскольку они уже обеспечены энергией света, запасённой в биологических «аккумуляторах». Эту стадию фотосинтеза называют *темновой фазой*.

Все реакции фотосинтеза происходят в хлоропластах — овальных или круглых органоидах, расположенных в цитоплазме растительной клетки (см. рис. 15). В каждой клетке находится 40—50 хлоропластов. В тилакоидах хлоропластов находятся хлорофилл, переносчики электронов и все ферменты, участвующие в световой фазе фотосинтеза, а также АДФ, АТФ, НАДФ<sup>+</sup> и НАДФ·Н. Во внутреннем пространстве хлоропластов (строме) размещаются ферменты, участвующие в синтезе глюкозы и других органических веществ за счёт энергии продуктов световой фазы фотосинтеза — АТФ и НАДФ·Н. Следовательно, в строме происходят реакции темновой фазы фотосинтеза, тесно связанные со световой фазой, которая развёртывается в тилакоидах. Световая и темновая фазы фотосинтеза схематически изображены на рисунке 19.

Хлоропласты имеют свой собственный генетический аппарат — молекулы ДНК и автономно воспроизводятся внутри клеток. Считают, что более 1,5 млрд лет назад они были свободными микроорганизмами, которые стали симбионтами\* клеток растений.

#### Вопросы и упражнения

1. Объясните, почему мы говорим, что энергию для жизни на Земле изначально предоставляет Солнце.
2. Объясните, почему в процессе фотосинтеза используются углекислый газ и вода, и укажите, что служит источником побочного продукта фотосинтеза, т. е. кислорода.
3. Почему при фотосинтезе энергия падающего на лист солнечного света переходит в энергию, запасённую в органических соединениях, с эффективностью всего около 1 %? Какова судьба остальной энергии?
4. Что происходит с протонами и электронами, образующимися в результате фотолиза воды?
5. Почему считают доказанным симбиотическое происхождение растительных клеток?

#### Работа с текстом

6. На основании текста параграфа сформулируйте определение понятия «фотолиз воды».

#### К следующему уроку

Что называют окислением? восстановлением? Как распределены электроны в атоме? Что называют энергетическим уровнем? (Химия, 9 кл.; Словарь.)

**Биологическое окисление и горение.** Живые организмы, неспособные к фото- и хемосинтезу, должны получать энергию за счёт окисления органических соединений, поступающих с пищей. Часть электронов в составе молекул органических соединений находится на высоких энергетических уровнях. Энергия высвобождается при перемещении электронов на энергетические уровни с более низкой энергией.

Для осуществления в клетке переходов электронов, сопровождающихся выделением энергии, нужно соблюдение нескольких условий.

1. Необходимо, чтобы в клетке имелись *доноры электронов* — органические соединения, способные отдавать высокоэнергетические электроны (окисляться). Органические соединения, которые окисляются в клетке и служат исходными источниками энергии, — это главным образом жиры и углеводы, поступающие с пищей или запасённые в клетке впрок.

2. В клетке должны быть *акцепторы электронов* — соединения, способные захватывать электроны (восстанавливаться). Самым сильным акцептором электронов в клетке является кислород, который, присоединяя два электрона ( $e^-$ ) и два протона ( $H^+$ ), восстанавливается до воды ( $H_2O$ ). Акцепторами электронов служат также НАДФ<sup>+</sup> и НАД<sup>+</sup> (никотинамидадениндинуклеотид), когда они находятся в окисленной форме. Присоединяя электроны, они восстанавливаются до НАДФ·Н и НАД·Н.

3. В клетке должны быть *переносчики электронов и вещества, запасющие энергию*, а также *ферменты*. Переносчиками электронов являются специальные металлсодержащие белки, а «аккумуляторами» энергии — АТФ, а также НАДФ·Н и НАД·Н в восстановленной форме.

Биологическое окисление органических веществ похоже во многом на сжигание топлива в костре или печи. При сжигании дров молекулы целлюлозы в составе древесины окисляются, отдают свои высокоэнергетические электроны кислороду, и энергия бурно выделяется в виде тепла и всплеск света. Конечные продукты сгорания топлива — пары воды и углекислый газ ( $CO_2$ ).

При биологическом окислении органические соединения также «сгорают», и конечными продуктами тоже являются вода и углекислый



газ, но «горение» это происходит медленно, обжигающего тепла нет, и вспышек света мы при этом не наблюдаем.

Процесс биологического «горения» происходит ступенчато, с участием множества ферментов, и энергия электронов успевает запасаться в уже известных нам «аккумуляторах»: в АТФ, НАД·Н, НАДФ·Н. Однако часть энергии электронов всё же превращается в тепловую энергию, которая не вредит клеткам, а поддерживает необходимую для жизни температуру. Полное окисление органических веществ в клетке до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  происходит только при участии кислорода. Без кислорода происходит неполное окисление органических веществ.

**Окисление без участия кислорода. Гликолиз.** Поскольку одним из главных видов биологического «топлива» служат углеводы, мы рассмотрим биологическое окисление на примере того, как окисляется в клетках глюкоза и как запасается при этом энергия.

Окисление глюкозы сопровождается её расщеплением, и поэтому такой процесс принято называть *гликолизом* (от греч. «гликис» — сладкий и «лизис» — расщепление).



**Гликолиз** — это неполное окисление глюкозы без участия кислорода, при этом глюкоза окисляется до пировиноградной кислоты; акцептором электронов служит НАД<sup>+</sup>.

В процессе гликолиза шестиуглеродная молекула глюкозы —  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  расщепляется на две трёхуглеродные молекулы *пировиноградной кислоты* (ПВК) —  $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ . При этом происходит лишь частичное окисление глюкозы с потерей четырёх атомов водорода.

Гликолиз — многоступенчатый ферментативный процесс. Реакции гликолиза протекают в цитоплазме.

#### ТРЕНИРУЕМСЯ

Запишите формулы глюкозы и двух молекул пировиноградной кислоты. Подсчитайте, сколько атомов водорода содержит молекула глюкозы и сколько — две молекулы ПВК.

За счёт электронов и протонов водорода восстанавливаются две молекулы НАД<sup>+</sup>, превращаясь в две молекулы НАД·Н, а за счёт энергии электронов, перенесённых с высокоэнергетических уровней глюкозы на более низкий уровень молекул НАД<sup>+</sup>, происходит образование двух молекул АТФ из АДФ и фосфорной кислоты.



В результате гликолиза образуется только две молекулы АТФ.

Если кислород в клетке отсутствует или его недостаточно, то две молекулы ПВК, образовавшиеся из глюкозы, восстанавливаются за счёт двух НАД·Н до молочной кислоты  $C_3H_6O_3$ :



Если в клетке уже имеется или же в неё начинает поступать кислород, то ПВК не восстанавливается до молочной кислоты, а переносится в митохондрии, где подвергается при участии кислорода полному окислению до  $CO_2$  и  $H_2O$  (как при горении). Энергетический выигрыш аэробного процесса, выраженный в молекулах АТФ, значительно выше, чем при гликолизе (см. § 14).

Анаэробные превращения глюкозы или других пищевых веществ называют *брожением*. При разных типах брожения (молочнокислое, спиртовое) образуются разные продукты. Молочная кислота в результате деятельности молочнокислых бактерий вызывает скисание молока, придаёт кислый вкус квашеной капусте. Пивные дрожжи превращают ПВК, образовавшуюся из глюкозы в процессе гликолиза, в этанол и  $CO_2$ .

Мы можем короткое время обходиться без кислорода, и тогда клетки получают энергию за счёт гликолиза. Быстрый бег даже на короткие дистанции может вызвать у нас одышку. Это молочная кислота, которая образовалась при недостатке кислорода, возбуждает дыхательный центр мозга и заставляет нас часто дышать, чтобы насытить кровь кислородом и окислить молочную кислоту.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Для приготовления шашлыка мясо домашних животных вымачивают в уксусе. Мясо загнанных на охоте животных используют без предварительного вымачивания. Как вы думаете, почему?

### Вопросы и упражнения

1. Сравните горение и биологическое окисление.
2. Почему при окислении органических веществ высвобождается энергия?
3. Каков энергетический эффект гликолиза?
4. Почему после интенсивной физической нагрузки болят мышцы?

### К следующему уроку

Вспомните строение митохондрий и выполняемые ими функции. (§ 9.)

## • Цикл Кребса • Окислительное фосфорилирование • Цепь переноса электронов

**Цикл Кребса.** Циклический процесс окисления пировиноградной кислоты описал в 1937 г. английский учёный Ханс Кребс.

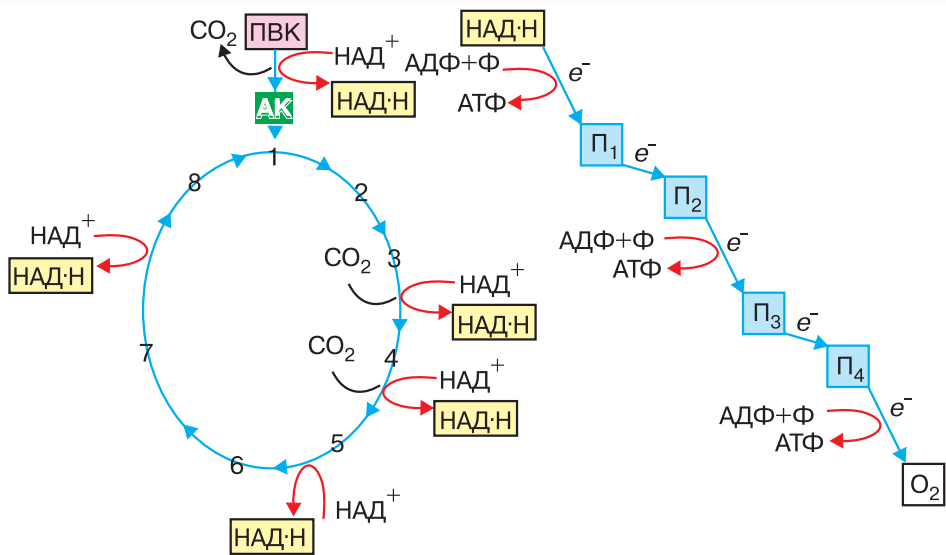
Если в клетку поступает кислород, то ПВК, образовавшаяся в результате гликолиза, переносится в митохондрии, где окисляется до активированного производного уксусной кислоты (формула уксусной кислоты  $\text{CH}_3\text{COOH}$ ). При этом одна молекула  $\text{НАД}^+$  восстанавливается до  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ , а один атом углерода окисляется до  $\text{CO}_2$  (рис. 20, слева). Таким образом, из *трёхуглеродной* молекулы ПВК ( $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ ) образуется *двухуглеродная* молекула активированной уксусной кислоты. Состав этого сложного соединения, называемого ацетилкоферментом А или сокращённо ацетил-КоА (от лат. *acetum* — уксус), можно в упрощённом виде выразить формулой  $\text{C}_2\text{H}_3\text{O}-\text{SKoA}$ .

В цикле Кребса остаток уксусной кислоты окисляется до двух молекул  $\text{CO}_2$ . Это происходит следующим образом. Ацетил-КоА, вступая в цикл Кребса, соединяется с четырёхуглеродной органической кислотой (на рис. 20 это 8). Образуется шестиуглеродная лимонная кислота (на рис. 20 это 1), которая окисляется в ходе ферментативных реакций и, теряя две молекулы  $\text{CO}_2$ , превращается в четырёхуглеродную кислоту (на рис. 20 это 8), замыкающую цикл. При этом восстанавливается четыре молекулы  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ . Все восемь ферментов биохимического конвейера цикла Кребса (на рисунке 20 они обозначены стрелками на кольце) располагаются в матриксе митохондрии. В каждой митохондрии тысячи таких конвейеров.

**Цикл Кребса** — это ферментативное окисление органических кислот с образованием  $\text{CO}_2$  и восстановленных молекул  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ , происходящее в митохондриях.

Самый важный результат процессов, происходящих в цикле Кребса, — образование богатых энергией молекул  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ . На заключительном этапе аэробного окисления энергия молекул  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$  служит для синтеза универсального «аккумулятора» энергии — молекул АТФ.

**Цепь переноса электронов. Окислительное фосфорилирование.** На этом этапе высокоэнергетические электроны  $\text{НАД}\cdot\text{Н}$  перемещают-



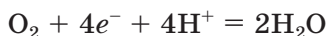
**Рис. 20.** Биологическое окисление с участием кислорода: *слева* — цикл Кребса, *справа* — цепь переноса электронов. ПВК — пировиноградная кислота; АК — ацетил-КоА; 1—8 — органические кислоты; П<sub>1</sub>—П<sub>4</sub> — переносчики электронов в цепи

ся по многоступенчатой цепи переносчиков, как по лестнице, ведущей вниз. При переходе с высшей ступени на низшую электрон теряет энергию, которая используется для образования высокоэнергетической связи в АТФ. Цепь переноса электронов расположена на внутренней мембране митохондрии.

Переносчик электронов на высшей ступени способен передать электрон более сильному акцептору электронов на низшей ступени. Переносчик-акцептор становится донором электрона, когда передаёт его ещё более сильному акцептору. Самый сильный акцептор электрона — кислород (рис. 20, *справа*).

При прохождении высокоэнергетических электронов двух молекул НАД·Н по «ступенькам» этой цепи до кислорода за счёт их энергии пять молекул АДФ фосфорилируются (присоединяют остаток фосфорной кислоты) с образованием пяти молекул АТФ.

В результате присоединения к кислороду четырёх электронов (e<sup>-</sup>) и четырёх протонов (H<sup>+</sup>) молекула кислорода восстанавливается до двух молекул воды:





Так происходит полное окисление глюкозы до  $\text{CO}_2$  (в цикле Кребса) и  $\text{H}_2\text{O}$  (в цепи переноса электронов), подобное обычному горению глюкозы, при котором её энергия превращается в тепло. Однако при биологическом окислении только часть химической энергии превращается в тепловую. Остальная энергия запасается в виде энергии химических связей органических молекул: при гликолизе образуются две молекулы НАД $\cdot$ Н, в цикле Кребса — ещё 10 молекул НАД $\cdot$ Н (по 5 на каждую молекулу ПВК). В цепи переноса электронов энергия 12 молекул НАД $\cdot$ Н идёт на образование 30 молекул АТФ.



За счёт полного окисления одной молекулы глюкозы (гликолиз плюс цикл Кребса) образуется 32 молекулы АТФ<sup>1</sup>.

Молекулы АТФ используются в клетках и в организме во всех случаях, когда требуется энергия: для движения, транспорта веществ, синтеза нуклеиновых кислот, белков, углеводов и многого другого (в том числе и для умственной работы, на которую затрачивается много АТФ).

Фосфорилирование АДФ с образованием АТФ сопряжено с окислением НАД $\cdot$ Н и потреблением кислорода, поэтому его называют *окислительным фосфорилированием*. Открыл окислительное фосфорилирование в 1930 г. Владимир Александрович Энгельгардт (1894—1984), отечественный биохимик, создатель Института молекулярной биологии в Москве.

В клетках окислению подвергаются не только глюкоза, но и другие сахара, а также жиры и некоторые аминокислоты. В большинстве случаев в результате многочисленных ферментативных превращений из этих соединений образуются ацетил-КоА или органические кислоты (на рис. 20 — АК, ПВК и 4), которые поступают в цикл Кребса.

Таким образом, цикл Кребса вместе с цепью переноса электронов выступает в роли энергетической «топки», в которой «сгорают» различные пищевые вещества. В цикле Кребса они передают свою энергию НАД $\cdot$ Н, а в цепи переноса электронов за счёт окисления НАД $\cdot$ Н образуется АТФ.

<sup>1</sup> До недавнего времени считалось, что при полном окислении одной молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ (эта цифра встречается во многих учебниках). Уточнённая в результате новых исследований цифра меньше — 32 молекулы АТФ на одну окисленную молекулу глюкозы (см. *Эллиот В., Эллиот Д. Биохимия и молекулярная биология.* — М. : МАИК «Наука / Интерпериодика», 2002).

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Часть аминокислот вовлекается в цикл Кребса благодаря ферментативным реакциям превращения их в молекулы, являющиеся промежуточными продуктами окисления глюкозы. Поскольку все эти реакции обратимы, то избыток глюкозы может быть превращён в аминокислоты. Как вы думаете, это заменимые или незаменимые аминокислоты?

**Митохондрии — энергетические станции клетки.** Более миллиарда лет тому назад митохондрии были самостоятельными организмами. Эти аэробные прокариотические микроорганизмы внедрились в анаэробные клетки и стали их симбионтами. Внутренняя митохондриальная мембрана, митохондриальные рибосомы и ряд ферментов митохондрий близки по структуре и свойствам к бактериальным. Они отличаются от сходных по функциям структур клетки-хозяина.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



В эритроцитах млекопитающих отсутствуют митохондрии. Каким образом эти клетки получают энергию?

#### Вопросы и упражнения

1. Какова роль ферментативного конвейера цикла Кребса?
2. В чём суть цикла Кребса?
3. Что такое фосфорилирование? окислительное фосфорилирование?
4. Каков энергетический эффект полного окисления глюкозы?
5. В каких случаях организм расходует энергию, запасённую в молекулах АТФ?
6. Растительная клетка на синтез одной молекулы глюкозы в ходе фотосинтеза затратила энергию, эквивалентную энергии 54 молекул АТФ. При окислении этой молекулы глюкозы в митохондрии той же самой клетки образовалось всего 32 молекулы АТФ. Как вы думаете, куда девалась остальная энергия?

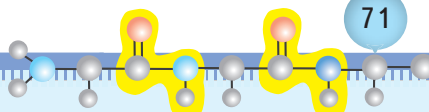
#### Работа с информацией

7. За изучение различных этапов энергетического обмена и связи между ними было присуждено несколько Нобелевских премий. Используя Интернет и дополнительную литературу, узнайте, какие учёные и когда были удостоены этих премий.

#### Работа с текстом

8. Найдите в тексте ошибочные высказывания и исправьте их.

В рационе человека должны быть белки, углеводы и жиры. Отсутствие в пище жиров приводит к истощению. Белки необходимы, потому что они самые калорийные. Белки содержат незаменимые аминокислоты.





Человек толстеет, если употребляет в пищу много углеводов. На сое и рисе можно благополучно прожить.

9. Прочитайте заключение к данной главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.

10. Напишите собственное заключение к данной главе.

### Тестовые задания

1. Универсальным аккумулятором энергии в клетке является

- 1) АМФ      2) НАД·Н      3) АТФ      4) НАДФ·Н

2. Совокупность ферментативных реакций обмена веществ, протекающих в организме, называют

- 1) гликолизом      3) фотосинтезом  
2) метаболизмом      4) фотолизом

3. К гетеротрофам относят

- 1) бегемота      3) серобактерию  
2) вирус оспы      4) папоротник

4. В процессе фотосинтеза молекулярный кислород образуется

- 1) из  $\text{CO}_2$       3) из  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$   
2) из  $\text{H}_2\text{O}$       4) из  $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$

5. Установите соответствие между органоидами и протекающими в них биохимическими процессами.

#### ОРГАНОИДЫ

- А. митохондрии  
Б. хлоропласты

#### ПРОЦЕССЫ

- 1) образование АТФ  
2) образование  $\text{CO}_2$   
3) образование НАД·Н  
4) образование НАДФ·Н  
5) фотолиз воды  
6) превращение АТФ в АДФ  
7) окисление НАД·Н  
8) окисление НАДФ·Н  
9) окисление органических кислот  
10) окислительное фосфорилирование  
11) синтез глюкозы

6. В процессе гликолиза глюкоза окисляется

- 1) до молочной кислоты  
2) до уксусной кислоты  
3) до пировиноградной кислоты  
4) до углекислого газа и воды

7. Установите последовательность событий при полном окислении глюкозы.

- 1) образование  $\text{CO}_2$
- 2) образование  $\text{H}_2\text{O}$
- 3) образование пировиноградной кислоты
- 4) окисление органических кислот
- 5) гликолиз
- 6) образование лимонной кислоты
- 7) образование ацетил-КоА
- 8) окислительное фосфорилирование

*К следующему уроку*

Вспомните строение нерегулярных биополимеров — нуклеиновых кислот. Какие соединения являются мономерами нуклеиновых кислот? Какую структуру имеют молекулы ДНК? Что такое принцип комплементарности? (§ 5.) Как образуются водородные связи? (§ 1.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**О**сновным источником энергии для всех живых существ служит Солнце. В клетках зелёных растений происходит фотосинтез — синтез органических веществ с использованием энергии солнечного света, преобразованной в химическую энергию молекул АТФ и НАДФ·Н. Световая и темновая фазы фотосинтеза протекают в хлоропластах.

Гетеротрофные организмы получают энергию за счёт окисления органических веществ, поступающих с пищей. Первый этап окисления происходит в цитозоле без участия кислорода. Пировиноградная кислота, образующаяся в результате бескислородного окисления глюкозы, поступает в митохондрии, где «сгорает» до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  в ферментативном цикле Кребса. Богатые энергией электроны НАД·Н поступают в цепь переноса и по пути к конечному акцептору — кислороду отдают свою энергию на синтез молекул АТФ, которые являются универсальной энергетической «валютой» живых организмов.

Все этапы окисления органических веществ протекают и в растительных клетках. Но в отличие от гетеротрофов, растения получают органические вещества не из внешней среды, а в ходе фотосинтеза.

Жить в кислородной среде и использовать энергию солнечного света для синтеза органических веществ эукариотные организмы способны благодаря митохондриям и хлоропластам.



## ГЛАВА 4 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И РЕАЛИЗАЦИЯ ЕЁ В КЛЕТКЕ

**О**рганизмы обладают способностью передавать следующим поколениям свои признаки и особенности, т. е. воспроизводить себе подобных. Это явление наследования признаков основано на передаче из поколения в поколение *наследственной информации*. Материальным носителем этой информации являются молекулы ДНК.

Передача наследственной информации от одного поколения клеток к другому, от одного поколения организмов к последующему обеспечивается некоторыми фундаментальными свойствами ДНК. Она удваивается в каждом поколении клеток и может неопределённо долго воспроизводиться без каких-либо изменений. Относительно редкие изменения наследственной информации также могут воспроизводиться и передаваться от поколения к поколению.

### § 15 Генетическая информация. Удвоение ДНК

• Ген • Генетическая информация • Геном • Репликация ДНК

Одна из самых замечательных особенностей жизни состоит в том, что все живые существа характеризуются общностью строения клеток и происходящих в них процессов (см. § 7). Однако они имеют и много различий. Даже особи одного вида различаются по многим свойствам и признакам: морфологическим, физиологическим, биохимическим.

Известно, что в своей основе сходство и различия организмов определяются в конечном счёте набором белков. Чем ближе организмы друг к другу в систематическом положении, тем более сходны их белки. Некоторые белки, выполняющие одинаковые функции, могут иметь сходное строение в клетках не только разных видов, но даже более далёких групп организмов. Например, инсулин (гормон поджелудочной железы), регулирующий уровень сахара в крови, близок по строению у собаки и человека. Однако большинство белков, выполняя одну и ту же функцию, несколько различаются по строению у разных представителей одного и того же вида. Примером могут служить белки-ферменты, определяющие группы крови у человека (см. § 31).

Такое разнообразие белков лежит в основе индивидуальности каждого организма.

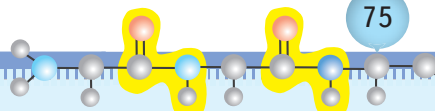
Известно, что в эритроцитах (красных кровяных клетках дисковидной формы) содержится белок гемоглобин, который доставляет кислород ко всем клеткам тела. Это сложный белок. Каждая его молекула состоит из четырёх полипептидных цепей. У людей, страдающих тяжёлым наследственным заболеванием — серповидноклеточной анемией, эритроциты похожи не на диски, как обычно, а на серпы. Причина изменения формы клетки — в различии первичной структуры гемоглобина у больных и здоровых людей. В чём же это различие? В двух из четырёх цепей нормального гемоглобина на шестом месте от одного из концов стоит отрицательно заряженная глутаминовая кислота. При серповидноклеточной анемии она заменена на гидрофобную аминокислоту валин. Из 574 аминокислот, входящих в состав гемоглобина, заменены только две (по одной в двух полипептидных цепях). Но это приводит к существенному изменению третичной и четвертичной структуры белка и, как следствие, к изменению формы и нарушению функции эритроцита. Серповидные эритроциты плохо справляются со своей задачей — переносом кислорода и углекислого газа.

**Генетическая информация.** Каким же образом в эритроцитах здорового человека образуются миллионы идентичных молекул гемоглобина, как правило, без единой ошибки в последовательности аминокислот? Почему в эритроцитах больных серповидноклеточной анемией все молекулы гемоглобина имеют одну и ту же ошибку в одном и том же месте?

Для ответа на эти вопросы обратимся к такому примеру. В каждом учреждении (в том числе в вашей школе) имеется печать, с помощью которой заверяют официальный документ. Она является *матрицей* (образцом, шаблоном) для получения отпечатков. На всех аттестатах одноклассников будет стоять одинаковый отпечаток с номером школы и названием населённого пункта. Если на самой печати имеется ошибка, то она одинаково воспроизведётся на всех аттестатах.

Роль матрицы для синтеза белков в клетках живых организмов выполняют молекулы мРНК (см. § 5). Образцом же для изготовления РНК-матриц служит молекула ДНК. ДНК каждой клетки несёт информацию не только о структурных белках, определяющих форму клетки, но и обо всех белках-ферментах, белках-гормонах и др.

Углеводы и липиды образуются в клетке в результате сложных биохимических реакций, каждая из которых катализируется своим белком-ферментом. Информация о ферментах содержится в ДНК; таким образом, ДНК программирует структуру не только белков, но и других





органических соединений, а также управляет процессами их синтеза и расщепления. Это означает, что в ДНК заключена информация о структуре и деятельности клеток, обо всех признаках каждой клетки и организма в целом.

Каждый белок представлен одной или несколькими полипептидными цепями. Участок молекулы ДНК, несущий информацию об одной полипептидной цепи, называют *геном*. К генам также относят участки ДНК, служащие матрицей для синтеза одной рРНК или одной тРНК.



**Ген** — это участок ДНК, в котором закодирована одна полипептидная цепь или одна молекула РНК.

Каждая молекула ДНК содержит множество разных генов.



Информацию, заключённую в молекулах ДНК, называют **генетической информацией**.

Совокупность всех участков ДНК гаплоидного набора хромосом называют *геномом* (см. § 34).

Идея о том, что генетическая информация записана на молекулярном уровне и что синтез белков идёт по матричному принципу, впервые была сформулирована ещё в 20-х гг. XX в. Н. К. Кольцовым.

**Николай Константинович Кольцов (1872—1940)** — выдающийся русский биолог, впервые предложивший идею матричного синтеза. Он основал Институт экспериментальной биологии и был инициатором создания Института экспериментальной медицины, на основе которого была образована Академия медицинских наук.

**Удвоение ДНК.** Молекулы ДНК обладают поразительным свойством, не присущим ни одной другой из известных молекул, — способностью к удвоению. Что представляет собой этот процесс?

Вы помните, что двойная спираль ДНК построена по принципу комплементарности (см. рис. 7). Этот же принцип лежит в основе удвоения молекул ДНК. С помощью специальных ферментов водородные связи, удерживающие вместе цепи ДНК, разрываются, цепи расходятся, и к каждому нуклеотиду каждой из них последовательно пристраиваются комплементарные нуклеотиды. Разошедшиеся цепи исходной (материнской) молекулы ДНК являются матричными — они задают порядок расположения нуклеотидов во вновь синтезируемых цепях. В результате действия сложного набора ферментов (их назы-

вают ДНК-полимеразами) происходит соединение нуклеотидов друг с другом. При этом образуются новые цепи ДНК, комплементарные каждой из разошедшихся цепей (рис. 21). Таким образом, в результате удвоения создаются две двойные спирали ДНК (дочерние молекулы), каждая из них содержит одну цепь материнской молекулы и одну цепь, синтезированную вновь.

Процесс матричного синтеза ДНК, осуществляемый ферментами ДНК-полимеразами, называют **репликацией** (от лат. *replicatio* — повторение).

Дочерние молекулы ДНК ничем не отличаются друг от друга и от материнской молекулы. При делении клетки дочерние молекулы расходятся по двум образующимся клеткам, каждая из которых вследствие этого будет иметь ту же информацию, которая содержалась в материнской клетке. Так как гены — это участки молекул ДНК, то две дочерние клетки, образующиеся при делении, получают одинаковые гены.

Каждая клетка многоклеточного организма возникает из одной зародышевой клетки в результате многократных делений, поэтому все клетки организма имеют одинаковый набор генов. Случайно возникшая ошибка в гене зародышевой клетки будет воспроизведена в генах миллионов её потомков. Вот почему все эритроциты больного серповидноклеточной анемией имеют одинаково «испорченный» гемоглобин. Дети, больные анемией, получают «испорченные» гены от родителей через их половые клетки. Информация, заключённая в ДНК клеток (генетическая информация), передаётся не только из клетки в клетку, но и от родителей к детям (см. главу 7).

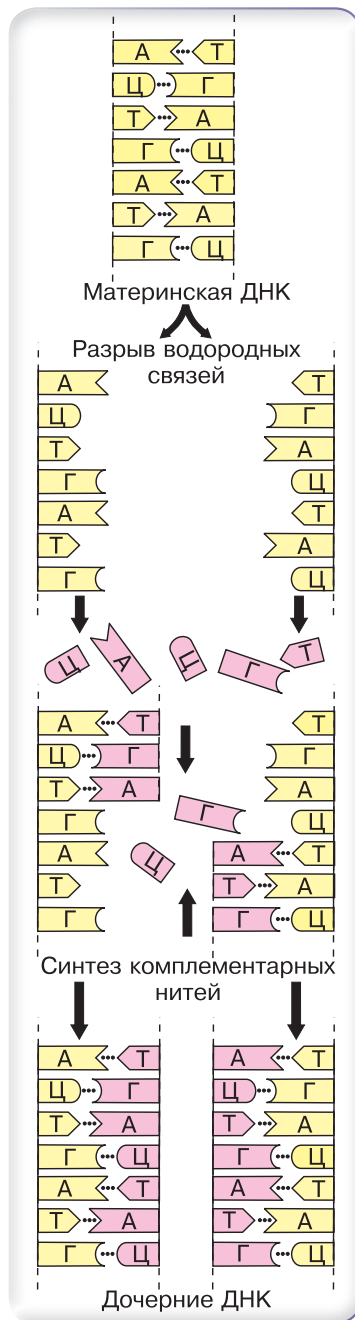


Рис. 21. Схема удвоения ДНК

### Вопросы и упражнения

1. Какие вещества обуславливают индивидуальные различия организмов?
2. Может ли замена одной аминокислоты в длинной полипептидной цепи сказаться на функции белка?
3. Как вы понимаете фразу: «Молекулы РНК — матрицы для синтеза белков»?
4. Какой принцип лежит в основе удвоения молекул ДНК?

### Работа с текстом

5. Первая часть параграфа не имеет названия. Прочитайте и озаглавьте её.

### К следующему уроку

Какие органоиды клетки осуществляют синтез белка? Где они находятся в клетке? (§ 8, 9.) Какое строение имеют молекулы РНК? Какие виды РНК вам известны и какие функции они выполняют? (§ 5.) Что называют первичной структурой белка? (§ 3.)

## § 16

## Синтез РНК по матрице ДНК. Генетический код

- Транскрипция • Оперон • Промотор • Матричная РНК
- Генетический код • Кодон

**Транскрипция.** У эукариот синтез белка осуществляется в цитоплазме на рибосомах, а информация о структуре белков, закодированная в ДНК, находится в ядре. Транспортировать громоздкие хромосомы из ядра в цитоплазму каждый раз, как возникает потребность в синтезе того или иного белка, для клетки, с одной стороны, невыгодно, а с другой — просто невозможно: поры ядерной оболочки слишком малы. По этой причине к рибосомам из ядра поступает несущий информацию посредник, способный пройти через поры ядерной оболочки. Таким посредником является *информационная*, или *матричная*, РНК (мРНК).

Это одноцепочечная молекула, комплементарная одной из нитей ДНК (см. § 5). Специальный фермент — РНК-полимераза, двигаясь по ДНК, подбирает по принципу комплементарности нуклеотиды и соединяет их в единую цепочку (рис. 22). Если в нити ДНК стоит тимин, то полимераза включает в цепь мРНК аденин, если стоит гуанин — включает цитозин, если в ДНК стоит аденин — включает урацил (тимин в состав РНК не входит).



Процесс синтеза всех видов РНК (матричной, транспортной, рибосомной) по матрице ДНК называют **транскрипцией** (от лат. *transcriptio* — переписывание).

По длине каждая из молекул мРНК в сотни раз короче молекулы ДНК. Матричная РНК — копия не всей молекулы ДНК, а только части её: одного гена (у эукариот) или группы рядом лежащих генов, несущих информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции (у прокариот). Такую группу генов прокариот называют *оперо́ном*.

В начале оперона находится своего рода посадочная площадка для РНК-полимеразы — *промо́тор*. Это специфическая последовательность нуклеотидов ДНК, которую фермент «узнаёт» благодаря химическому родству. Только присоединившись к промотору, РНК-полимераза способна начать синтез мРНК. В конце оперона фермент встречает сигнал (определённую последовательность нуклеотидов), означающий конец переписывания.

У эукариот промотор находится перед каждым геном, а в конце гена имеется сигнал завершения транскрипции. Готовая мРНК отходит от ДНК, покидает ядро и направляется в цитоплазму к месту синтеза белков — рибосоме.

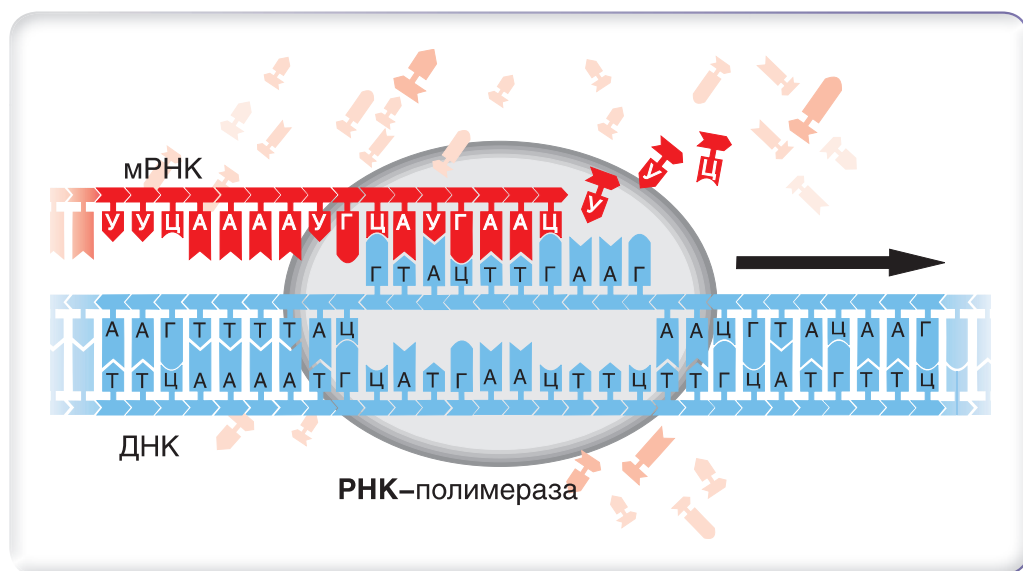


Рис. 22. Схема образования мРНК по матрице ДНК



Так благодаря транскрипции генетическая информация передаётся от ДНК к РНК и реализуется в белке:



**Генетический код и его свойства.** Генетическая информация, содержащаяся в ДНК и в мРНК, записана в последовательности расположения нуклеотидов в молекулах. Каким же образом мРНК кодирует (шифрует) первичную структуру белков, т. е. порядок аминокислот в них? Суть кода заключается в том, что последовательность нуклеотидов в мРНК определяет последовательность расположения аминокислот в белках. Этот код называют *генетическим*, его расшифровка в 1965 г. — одно из величайших достижений науки.



**Генетический код** — это система записи информации о последовательности аминокислот в белках с помощью последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах.

Носителем генетической информации является ДНК, но так как непосредственное участие в синтезе белка принимает мРНК — копия участка одной из нитей ДНК, то *генетический код записывается на «языке» РНК*.

*Код триплетен.* В состав РНК входят четыре нуклеотида: А, Г, Ц, У. Если обозначить одну аминокислоту одним нуклеотидом, то можно зашифровать лишь четыре аминокислоты, тогда как их 20, и все они используются в синтезе белков. Двухбуквенный код позволил бы зашифровать 16 аминокислот (из четырёх нуклеотидов можно составить 16 различных комбинаций, по два нуклеотида в каждой).

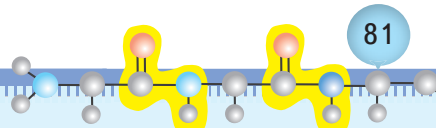
В природе же существует трёхбуквенный, или *триплетный*, код. Это означает, что каждая из 20 аминокислот зашифрована последовательностью из трёх нуклеотидов, т. е. триплетом, который получил название *кодона*. Из четырёх нуклеотидов можно создать 64 различные комбинации, по три нуклеотида в каждой ( $4^3 = 64$ ). Этого с избытком хватает для кодирования 20 аминокислот, и, казалось бы, 44 триплета являются лишними. Однако это не так. Почти *каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном* (от двух до шести). Это видно из таблицы генетического кода.

*Код однозначен.* Каждый триплет шифрует только одну аминокислоту. У всех здоровых людей в гене, несущем информацию об одной из цепей гемоглобина, триплет ГАА или ГАГ кодирует глутаминовую кислоту. У больных серповидноклеточной анемией второй нуклеотид в этом триплете заменён на У. Как видно из таблицы

Таблица генетического кода (по мРНК)

| Первая буква в кодоне | Вторая буква в кодоне |         |                       |           | Третья буква в кодоне |
|-----------------------|-----------------------|---------|-----------------------|-----------|-----------------------|
|                       | У                     | Ц       | А                     | Г         |                       |
| У                     | Фенилаланин           | Серин   | Тирозин               | Цистеин   | У                     |
|                       | Фенилаланин           | Серин   | Тирозин               | Цистеин   | Ц                     |
|                       | Лейцин                | Серин   | Стоп                  | Стоп      | А                     |
|                       | Лейцин                | Серин   | Стоп                  | Триптофан | Г                     |
| Ц                     | Лейцин                | Пролин  | Гистидин              | Аргинин   | У                     |
|                       | Лейцин                | Пролин  | Гистидин              | Аргинин   | Ц                     |
|                       | Лейцин                | Пролин  | Глутамин              | Аргинин   | А                     |
|                       | Лейцин                | Пролин  | Глутамин              | Аргинин   | Г                     |
| А                     | Изолейцин             | Треонин | Аспарагин             | Серин     | У                     |
|                       | Изолейцин             | Треонин | Аспарагин             | Серин     | Ц                     |
|                       | Изолейцин             | Треонин | Лизин                 | Аргинин   | А                     |
|                       | Метионин<br>старт     | Треонин | Лизин                 | Аргинин   | Г                     |
| Г                     | Валин                 | Аланин  | Аспарагиновая кислота | Глицин    | У                     |
|                       | Валин                 | Аланин  | Аспарагиновая кислота | Глицин    | Ц                     |
|                       | Валин                 | Аланин  | Глутаминовая кислота  | Глицин    | А                     |
|                       | Валин                 | Аланин  | Глутаминовая кислота  | Глицин    | Г                     |

генетического кода, триплеты **ГУА** или **ГУГ**, которые в этом случае образуются, кодируют аминокислоту валин. К чему приводит такая замена, вы знаете из предыдущего параграфа.





Между генами имеются знаки препинания. Каждый ген кодирует одну полипептидную цепочку. Поскольку в ряде случаев мРНК является копией нескольких генов, они должны быть отделены друг от друга. Поэтому в генетическом коде существует три специальных триплета (УАА, УАГ, УГА), каждый из которых обозначает прекращение синтеза одной полипептидной цепи. Эти триплеты — *стоп-кодона* — находятся в конце каждого гена и выполняют функции знаков препинания. В начале каждого гена стоит *старт-кодон АУГ*. В любой другой позиции, кроме первой, он кодирует аминокислоту метионин.

Внутри гена нет знаков препинания. Поскольку генетический код подобен языку, разберём это его свойство на примере такой, составленной из триплетов, фразы:

жил был кот тих был сер мил мне тот кот

Несмотря на отсутствие знаков препинания, смысл написанного понятен. Если же мы уберём в первом слове одну букву (один нуклеотид в гене), но читать будем также тройками букв, то получится бессмыслица:

илб ылк отг ихб ылс ерм илм нет отк от

Бессмыслица возникает и при выпадении двух нуклеотидов из гена. Белок, который считывается с такого «испорченного» гена, не будет иметь ничего общего с тем белком, который кодировался нормальным геном. Поэтому ген в цепи ДНК имеет строго фиксированное начало считывания.

Код универсален, т. е. един для всех живущих на Земле существ. У бактерий и грибов, злаков и мхов, муравья и лягушки, лошади и человека одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты.

#### Вопросы и упражнения

1. Какой принцип лежит в основе процесса синтеза мРНК?
2. Что называют генетическим кодом? Перечислите основные свойства генетического кода.
3. Используя таблицу генетического кода, изобразите участок ДНК, в котором закодирована информация о следующей последовательности аминокислот в белке:  
— аргинин — триптофан — тирозин — гистидин — фенилаланин —

#### Работа с текстом

4. Прочитайте текст параграфа и дайте определения понятиям «кодон», «оперон», «промотор».

#### К следующему уроку

Вспомните виды РНК (§ 5).

## § 17 Биосинтез белков

### • Транспортная РНК • Трансляция

Сведения о первичной структуре белковых молекул несёт матричная (информационная) РНК, которая синтезируется в ядре (см. § 16). Расшифровка генетической информации — её перевод с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот — происходит на рибосомах.

Синтез белка на рибосоме по матрице мРНК называют **трансляцией** (от лат. *translatio* — перевод).

Пройдя через поры ядерной оболочки, мРНК направляется к рибосомам и присоединяется к ним.

Аминокислоты, из которых синтезируются белки, доставляются к рибосомам с помощью специальных *транспортных РНК* (тРНК). Эти небольшие молекулы, состоящие из 70—90 нуклеотидов, способны сворачиваться и образовывать структуры, напоминающие лист клевера. На вершине каждого «листа» тРНК имеется *антикодон* — последовательность из трёх нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам кодона в мРНК. Специальный фермент узнаёт антикодон и присоединяет к «черешку листа» тРНК только «свою» аминокислоту.

**Первый этап синтеза белка.** Рибосома имеет два участка: в первом антикодон тРНК присоединяется к кодону мРНК, во втором аминокислота отрывается от тРНК, чтобы включиться в полипептидную цепь. Стартовую позицию во втором участке занимает тРНК с аминокислотой, кодируемой старт-кодоном АУГ. Эта аминокислота отрывается от тРНК и переносится в первый участок, где образует пептидную связь с аминокислотой, висящей на следующей тРНК. Таким образом, на этом этапе образуется первая пептидная связь.

**Второй этап синтеза белка** заключается в том, что входящий в состав рибосомы фермент присоединяет очередную аминокислоту к растущей полипептидной цепи. Матричная РНК непрерывно скользит по рибосоме, каждый триплет сначала попадает в первый участок, где узнаётся антикодоном тРНК, затем во второй участок. Туда же переходит тРНК с растущей полипептидной цепью. Фермент отрывает



полипептид от тРНК и переносит в первый участок, где присоединяет его к аминокислоте, связанной со следующей тРНК. В результате аминокислоты соединяются друг с другом в той последовательности, в которой триплеты следуют один за другим (рис. 23).

Когда на рибосоме в первом участке оказывается один из знаков препинания между генами — триплет **УАА**, **УАГ** или **УГА**, это означает, что синтез белка завершён. Готовая полипептидная цепь отходит от рибосомы.

Прокариотические рибосомы отличаются от эукариотических. На этом основано действие некоторых антибиотиков. Например, эритромицин и другие антибиотики группы макролидов блокируют синтез белка в клетках бактерий — возбудителей инфекционных заболеваний, но не влияют на ход трансляции у человека.

*Процесс синтеза белковой молекулы требует больших затрат энергии.* На соединение каждой аминокислоты с тРНК расходуется энергия одной молекулы АТФ. Средний по размерам белок состоит из 500 аминокислот, следовательно, столько же молекул АТФ расщепляется в процессе его синтеза. Кроме того, энергия нескольких молекул АТФ нужна для движения мРНК по рибосоме.

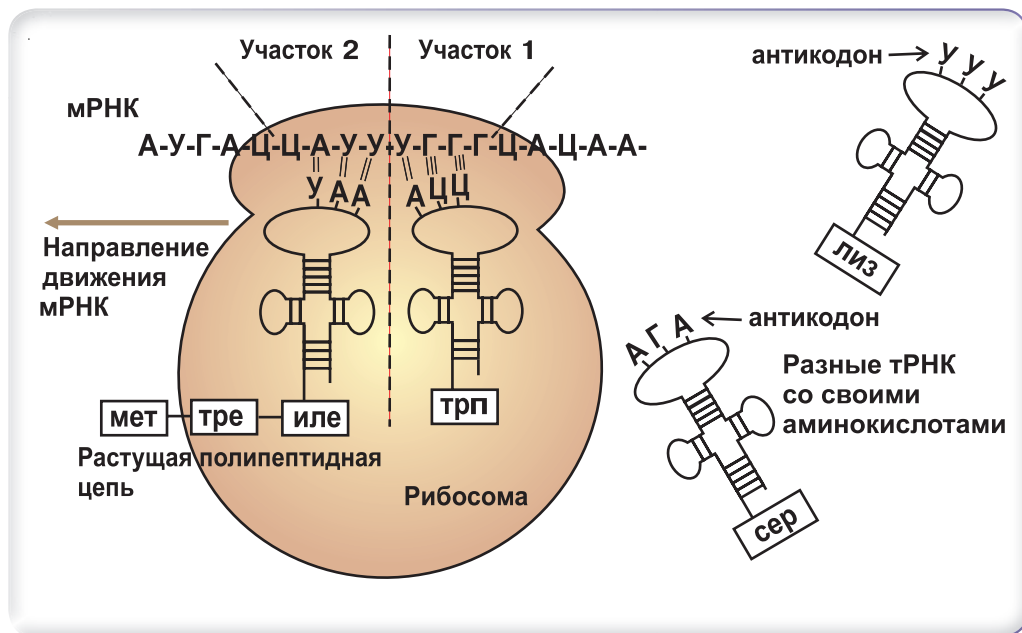


Рис. 23. Схема биосинтеза белка

Для увеличения производства белков мРНК часто одновременно проходит не через одну, а через несколько рибосом последовательно. Такую структуру, объединённую одной молекулой мРНК, называют *полисомой*. На каждой рибосоме в этом похожем на нитку бус конвейере синтезируется одна молекула нужного белка (рис. 24).

Аминокислоты бесперебойно поставляются к рибосомам с помощью тРНК. Отдав аминокислоту, молекула тРНК тут же соединяется

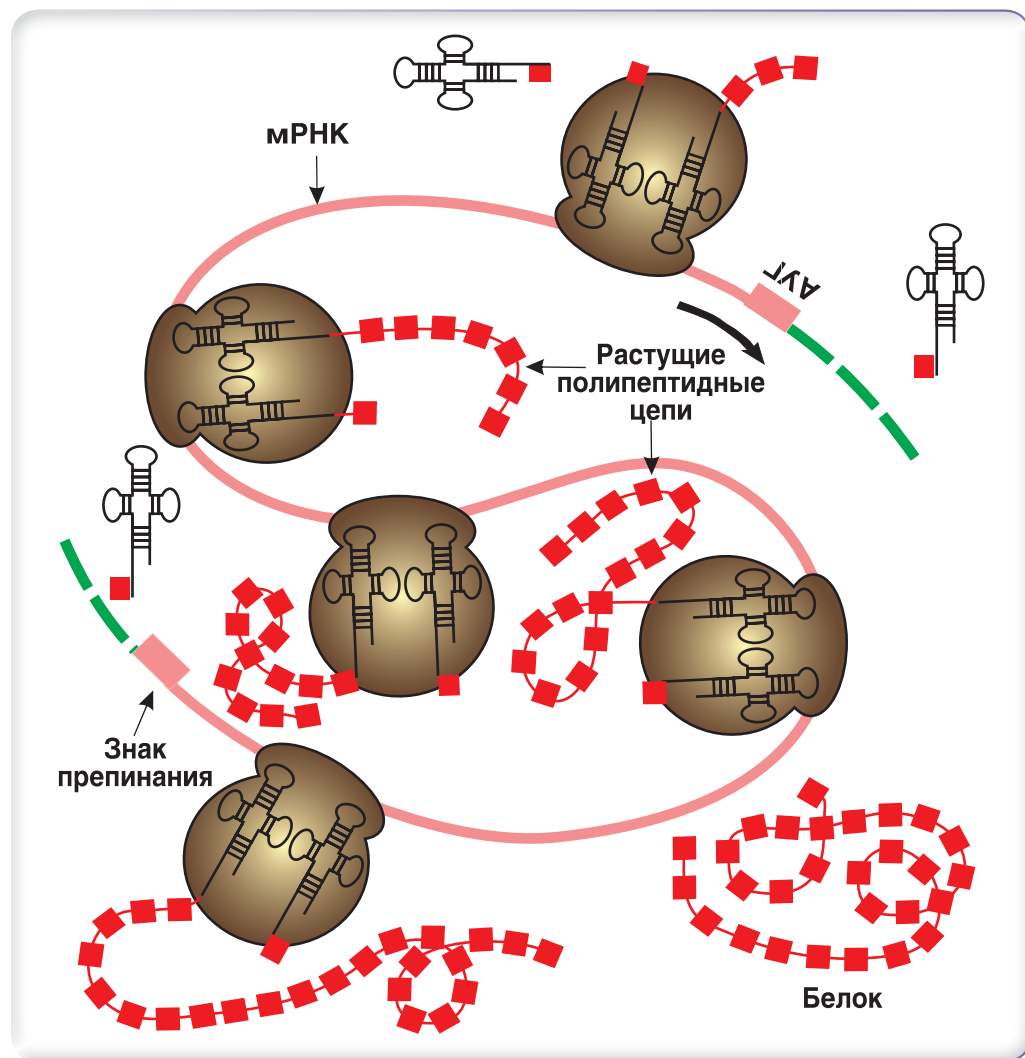


Рис. 24. Синтез белков на полисоме



с другой такой же аминокислотой. Высокая слаженность всех «служб комбината» по производству белков позволяет в течение нескольких минут синтезировать молекулы, состоящие из сотен аминокислот.

#### Вопросы и упражнения

1. Почему у каждого вида тРНК имеется свой фермент для присоединения аминокислоты?
2. Представьте себе, что в клетке изменился один из нуклеотидов антикодона тРНК. Как это может повлиять на синтез белка?
3. Какая последовательность аминокислот зашифрована следующей последовательностью нуклеотидов в мРНК:  
—А—У—Г—Ц—У—У—У—У—А—Г—У—У—А—Г—А—Г—У—Г—?
4. Почему синтез белка называют трансляцией? Как переводится этот термин?

#### Работа с текстом

5. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «антикодон» и «полисома».

#### К следующему уроку

Вспомните, какие функции выполняют белки. (§ 4.) Что называют опероном? промотором? (§ 16.)

## § 18 Регуляция работы генов у бактерий

• Оператор • Репрессор • Структурные гены • Субстрат • Активатор

Жизнедеятельность любого организма определяется тем, какие белки, когда и в каком количестве производятся клетками. Потребности в тех или иных белках постоянно меняются. Это означает, что связанные с синтезом белков процессы должны регулироваться.

Как осуществляется регуляция синтеза отдельных белков, мы рассмотрим на примере относительно просто устроенной бактериальной клетки. Известно, что пока в питательную среду, в которой живёт бактерия, не добавлен сахар, в клетке нет ферментов, необходимых для его расщепления. Бактерия не тратит энергию АТФ на синтез белков, ненужных ей в данный момент. Однако через несколько секунд после добавления сахара в клетке синтезируются все ферменты, последовательно превращающие его в продукт, необходимый для жизнедеятельности бактерий. На месте сахара может быть другое соединение, появление которого в клетке «включает» синтез ферментов, расщепляющих его до конечного продукта.



Соединения, которые в клетке подвергаются действию ферментов, называют **субстратами**.

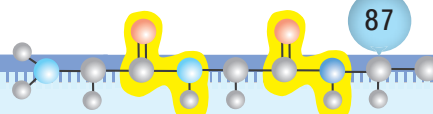
Ферменты, участвующие в одной биохимической цепи превращения субстрата в конечный продукт, закодированы в расположенных друг за другом генах одного оперона. Между этими генами, называемыми *структурными* (так как они определяют структуру белков), и промотором (посадочной площадкой для РНК-полимеразы) есть особый участок ДНК — *оператор*. Он так называется потому, что именно с него начинается операция — синтез мРНК. С оператором взаимодействует специальный белок — *репрессор*. Пока репрессор «сидит» на операторе, полимеразы не может сдвинуться с места и начать синтез мРНК (рис. 25).

Когда в клетку попадает субстрат, для расщепления которого нужны ферменты Ф1, Ф2, Ф3, закодированные в структурных генах оперона А, одна из молекул субстрата связывается с репрессором, мешающим считывать информацию об этих ферментах. Репрессор, связанный молекулой субстрата, теряет способность взаимодействовать с оператором, отходит от него и освобождает дорогу РНК-полимеразе. Полимераза синтезирует мРНК, по которой синтезируются белки-ферменты, расщепляющие субстрат А. Как только последняя молекула субстрата А будет преобразована в конечный продукт, освобождённый репрессор возвратится на оператор и закроет путь полимеразе. Транскрипция и трансляция прекращаются; мРНК и ферменты, выполнив свои функции, расщепляются соответственно до нуклеотидов и аминокислот.

Другой оперон (оперон В), содержащий группу генов, в которых закодированы ферменты для расщепления другого субстрата, остаётся закрытым до поступления в клетку молекул этого субстрата (см. рис. 25). В ряде случаев конечные продукты одних цепей превращений могут служить субстратами для новых биохимических конвейеров.

Не каждый оперон имеет несколько структурных генов, есть опероны, содержащие лишь один ген. Число структурных генов в опероне зависит от сложности биохимических превращений того или иного субстрата.

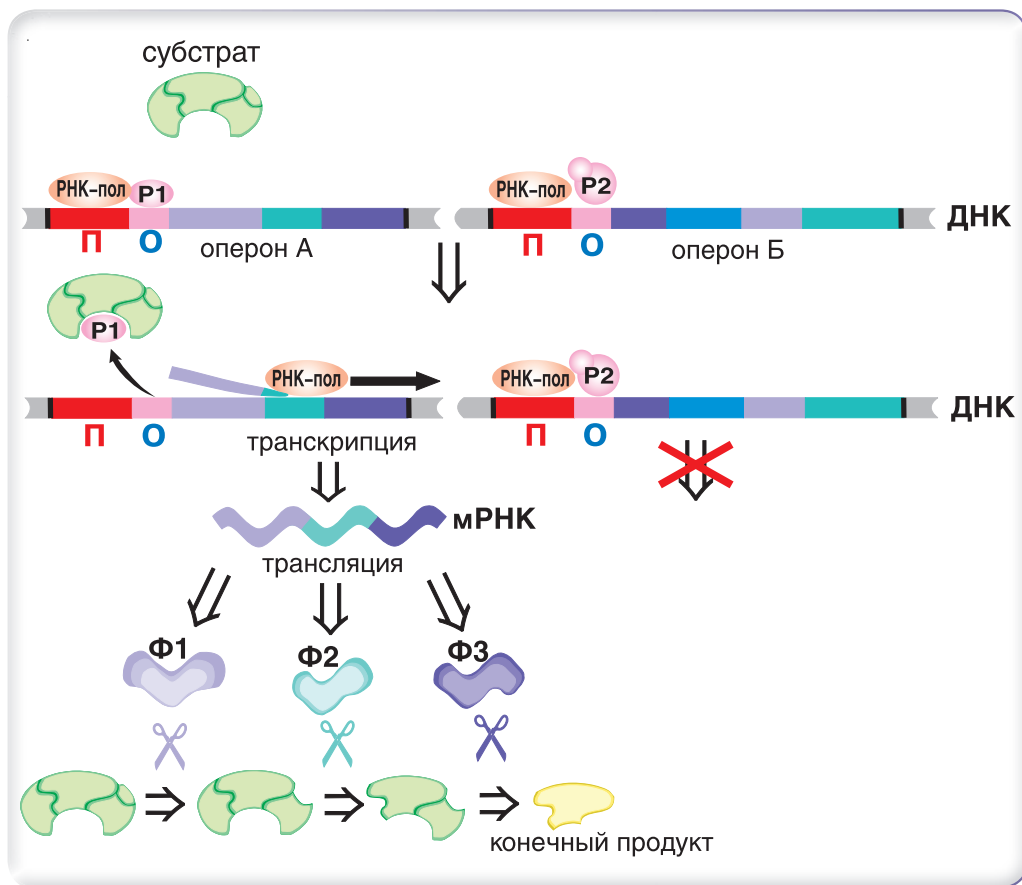
Не все опероны имеют оператор. Опероны без оператора транскрибируются постоянно. Так, например, образуются рибосомные РНК. В некоторых оперонах промоторы плохо узнаются полимеразой, для её посадки на ДНК и начала движения нужен специальный белок — *активатор*. В отличие от негативной регуляции с помощью репрессора, активаторы осуществляют регуляцию позитивную.





Когда определённый оперон включается, т. е. начинается транскрипция, то клетка не ждёт, пока молекула мРНК будет полностью синтезирована, а начинает трансляцию сразу же, как только размер синтезированного участка будет достаточен для посадки рибосомы. Чем дальше продвигается полимераза по оперону, тем длиннее оказывается молекула мРНК и тем больше рибосом ведут трансляцию.

Для того чтобы синтез белка прекратился, когда потребность в нём минует, прекращения транскрипции недостаточно, должна быть ликвидирована сама мРНК, чтобы рибосомы не имели возможности продолжать трансляцию. Разрушение мРНК происходит с помощью



**Рис. 25.** Схема регуляции транскрипции и трансляции у бактерий:

**РНК-пол** — РНК-полимераза; **П** — промотор; **О** — оператор;  
**P1** и **P2** — разные белки-репрессоры; **Ф1, Ф2, Ф3** — ферменты

РНКа́зы — фермента, «откусывающего» нуклеотиды по одному с конца мРНК, освободившегося от рибосомы. Нередко полимераза ещё не дошла до конца оперона, рибосомы ещё не закончили синтез закодированного в гене белка, а части мРНК, соответствующей началу гена, уже нет. Это позволяет синтезировать столько молекул белка, сколько нужно клетке в данный момент, не тратя ресурсов на производство лишних молекул.

### Вопросы и упражнения

1. Почему у прокариот процессы транскрипции и трансляции не разобщены во времени и пространстве?
2. Когда и каким образом в клетке бактерий разрушается мРНК?
3. Как вы думаете, может ли один и тот же белок блокировать работу одного оперона и активировать транскрипцию другого оперона?

### Работа с текстом

4. На основании текста параграфа сформулируйте определения понятий «оператор», «активатор», «репрессор», «структурный ген».
5. Найдите в тексте ошибочные высказывания и исправьте их. Каждый оперон содержит оператор. Белок-репрессор связывается с промотором и подавляет транскрипцию. Некоторые опероны не содержат оператора; они транскрибируются постоянно. В операторе закодирован белок-активатор. Активатор ускоряет посадку РНК-полимеразы на промотор.

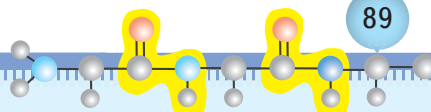
### К следующему уроку

Вспомните разнообразие форм и функций клеток про- и эукариот (§ 7, 10). Какие регуляторные вещества есть в организмах эукариот? (§ 6.) В чём заключаются функции белковых рецепторов? (§ 4.) Как нервная система координирует работу клеток разных тканей? (Биология, 8—9 кл.)

## § 19 Регуляция работы генов у эукариот

### • Факторы транскрипции • Регуляторные РНК

Клетки разных тканей одного организма различаются набором ферментов и других белков. Например, амилаза — фермент, расщепляющий крахмал, образуется только клетками слюнных желёз и поджелудочной железы человека, в которой синтезируется и белковый





гормон инсулин. Только в эритроцитах образуется гемоглобин, только в клетках гипофиза синтезируется гормон роста. Но все эти разные клетки произошли от одной оплодотворённой яйцеклетки в результате множества делений, следующих одно за другим. Перед каждым делением в клетке происходит удвоение ДНК. Следовательно, во всех клетках тела имеется одинаковый набор молекул ДНК — одна и та же генетическая информация о составе и структуре белков.

Почему же клетки, содержащие в своём ядре одинаковую генетическую информацию, производят различные белки? Дело в том, что в разных клетках информация считывается с разных участков ДНК, т. е. образуются разные мРНК, по которым синтезируются разные белки. Специализация клетки определяется не всеми имеющимися генами, а только теми, с которых информация была прочтена и реализована в виде белков. *В каждой клетке реализуется не вся, а только часть имеющейся генетической информации.* Кроме того, даже специфичные для данной клетки белки не образуются в ней одновременно. В разное время в зависимости от нужд клетки в ней синтезируются разные белки. Сложные механизмы регулируют «включение» и «выключение» генов на разных этапах жизни клетки.

Регуляция генной активности у высших организмов намного сложнее, чем у бактерий. У эукариот наряду с регуляторными процессами, влияющими на функционирование отдельной клетки, существуют системы регуляции организма как целого. Это системы нервной и гормональной регуляции. Нервная регуляция осуществляется с помощью особых веществ — нейромедиаторов, выделяемых нервными окончаниями и воздействующих на контактирующие с ними нервные, мышечные или секреторные клетки. Гормоны образуются в специализированных клетках желёз внутренней секреции и с кровью

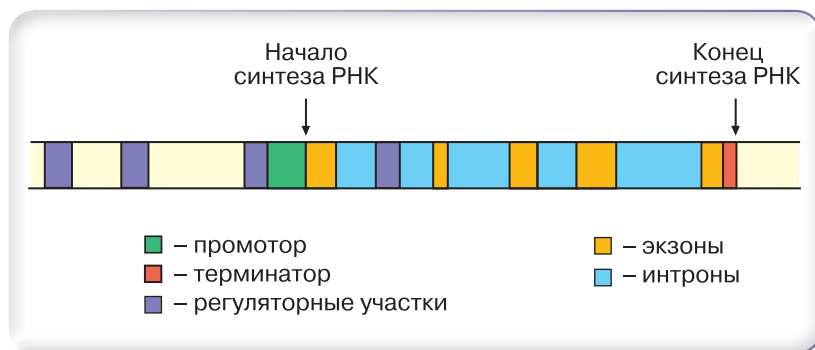


Рис. 26. Структура гена эукариот

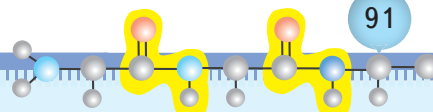
разносятся по всему телу. Но регулируют они процессы синтеза РНК и белков лишь в так называемых *клетках-мишенях*. Гормоны связываются с белками-рецепторами, расположенными в мембранах таких клеток, и включают механизмы изменения структуры клеточных белков. Те, в свою очередь, могут влиять как на синтез белков на рибосомах, так и на транскрипцию определённых генов.

В отличие от генов прокариот, в эукариотических генах отсутствует оператор. Каждый ген эукариот, помимо кодирующей области, имеет некодирующие *регуляторные участки*, которые находятся и перед геном, и после гена, и даже внутри гена (рис. 26). С ними могут взаимодействовать многочисленные регуляторные белки, которые у эукариот называют *факторами транскрипции*. Они способны активировать или подавлять процесс транскрипции. Будет ли тот или иной ген прочитан в клетке определённого органа, зависит от наличия соответствующих факторов транскрипции.

Большинство генов эукариот состоит из *экзонов*, в которых записана информация о последовательности аминокислот, и чередующихся с ними некодирующих участков — *интронов* (см. рис. 26). Транскрибированная по гену РНК является копией всех экзонов и интронов. Из неё вырезаются интроны и некоторые экзоны, а оставшиеся экзоны сшиваются с образованием мРНК. Какие именно экзоны окажутся в мРНК, зависит от наличия в клетке определённых регуляторных белков. В разных клетках один и тот же ген используется для образования нескольких разных белков.

В отличие от прокариот, у которых процессы транскрипции и трансляции происходят в цитоплазме, у эукариот синтез мРНК происходит в ядре клетки, а синтез белков — в цитоплазме. Образующиеся в ядре матричные РНК подвергаются там целому ряду изменений под действием ферментов и в комплексе с различными белками проходят через ядерную оболочку. Разные мРНК транслируются в разное время после их образования. Это зависит от того, с какими белками они связаны в цитоплазме. В отсутствие гормонального сигнала некоторые мРНК остаются нетранслированными долгое время (в яйцеклетках — до трёх недель).

В процессе «созревания» мРНК принимают участие небольшие (менее 100 нуклеотидов) *регуляторные РНК*. У человека 400 разных микроРНК регулируют действие не менее 10 тыс. генов (одна регуляторная РНК имеет несколько мишеней). В цитоплазме другие регуляторные РНК могут блокировать процесс трансляции. Регуляция с помощью малых РНК характерна для всех живых организмов.





Гены, работающие во всех клетках многоклеточного организма, называют генами «домашнего хозяйства». В них закодированы белки рибосом и цитоскелета, гистоны, многочисленные ферменты матричного синтеза и энергетического обмена, тРНК и рРНК. Продукция генов «домашнего хозяйства» необходима каждой клетке. Остальные гены, называемые генами тканевой специфичности, транскрибируются и транслируются лишь ограниченное время и (или) не во всех клетках. Их продукция определяет специализацию клетки. Большая часть тканеспецифичных генов кодирует регуляторные белки и регуляторные РНК, гормоны и ферменты, катализирующие образование регуляторных соединений.

Разнообразие форм и функций клеток разных органов обусловлено сложным взаимодействием различных генов и сигналами, поступающими в клетку извне.

#### Вопросы и упражнения

1. Объясните особенности регуляции работы генов у высших организмов.
2. Какова роль гормонов в регуляции транскрипции и трансляции?
3. Чем различаются гены прокариот и эукариот?

#### Работа с текстом

4. Прочитайте текст параграфа, разделите его на смысловые части и озаглавьте каждую часть.

#### К следующему уроку

Какое строение имеют вирусы? (Биология, 9 кл.) Что называют геномом? (§ 15.)

## § 20 Вирусы

• Вирус • Фаг • Вирион • Капсид • Провирус • Ретровирус • Обратная транскрипция

Вирусы — это *неклеточные формы жизни*. Они являются облигатными (обязательными) внутриклеточными паразитами, т. е. вирусы могут функционировать, только попав внутрь бактериальной или эукариотической клетки.

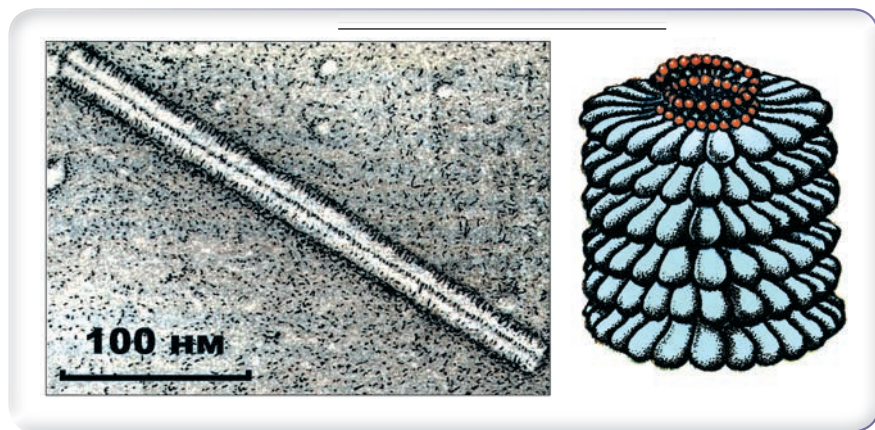
Первооткрыватель вирусов Д. И. Ивановский (1863—1920) ещё в 1892 г. выявил два их основных свойства — они столь малы, что проходят через фильтры, задерживающие бактерии, и их невозможно в отличие от клеток выращивать на искусственных питательных средах. Вирусы (их размеры от 20 нм до 1 мкм) удалось увидеть лишь с помощью электронного микроскопа в 30-х гг. XX в.

По остроумному определению нобелевского лауреата Питера Медавара, вирусы — «это плохие новости в упаковке из белка». В значительной степени это действительно так: ведь попавшие в клетку вирусные гены — «плохие новости» — приводят к нарушению нормальных процессов в клетке и в ряде случаев к её гибели. Недаром своё название вирусы получили от латинского слова *virus* — яд.

Ни один из известных вирусов не способен к самостоятельному существованию. Лишь попав в клетку, генетический материал вируса воспроизводится, переключая работу клеточных биохимических конвейеров на производство вирусных белков: как ферментов, необходимых для репликации *вирусного генома* — всей совокупности его генов, так и белков оболочки вируса. В клетке же происходит и сборка из нуклеиновых кислот и белков многочисленных потомков одного попавшего в неё вируса.

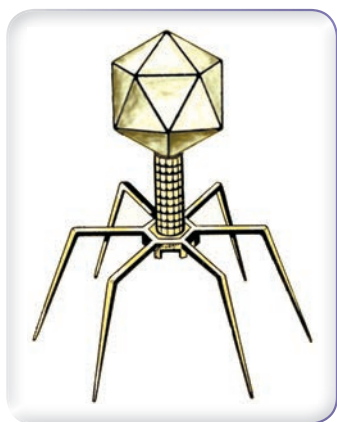
Отдельные вирусные частицы — *вирионы* представляют собой симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов. Внутри каждого вириона находится генетический материал, представленный молекулами ДНК или РНК (рис. 27). Есть вирусы, содержащие одну молекулу двуцепочечной ДНК в кольцевой или линейной форме; вирусы с одноцепочечной кольцевой ДНК; одноцепочечной или двуцепочечной РНК; содержащие две идентичные одноцепочечные РНК; несколько разных молекул РНК.

Генетический материал вируса окружён *капсидом* — белковой оболочкой, защищающей его как от нуклеаз — ферментов, разрушающих



**Рис. 27.** Вирус табачной мозаики:

*слева* — электронно-микроскопическая фотография вириона; *справа* — модель, на которой показана спиральная укладка белковых субъединиц капсида вокруг молекулы РНК



**Рис. 28.** Схематическое изображение фага

нуклеиновые кислоты, так и от воздействия ультрафиолетового излучения. Кроме того, капсид обеспечивает прикрепление вируса к поверхности клеточной мембраны, так как содержит молекулы, с которыми взаимодействуют рецепторы мембран клетки. Капсиды состоят из многократно повторённых полипептидных цепей одного или нескольких типов белков.

Большинство вирионов имеет форму палочек или правильных многогранников. У вирионов в форме палочек в центре находится спирально закрученная нуклеиновая кислота. Их капсид состоит из идентичных субъединиц белка, расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. Такое строе-

ние имеет большинство вирусов, поражающих растения, и некоторые вирусы бактерий, так называемые *бактериофаги* (или просто *фаги*). Например, первый из описанных вирусов, вирус табачной мозаики (ВТМ), содержит спиральную молекулу РНК, заключённую в белковый капсид, состоящий из 2130 идентичных полипептидных субъединиц (рис. 27).

У части вирусов, вызывающих болезни человека и животных, капсид имеет форму правильного многогранника.

Существуют вирусы и с более сложным строением. У некоторых фагов, кроме головки, содержащей генетический материал, есть полый цилиндрический отросток, окружённый чехлом из сократительных белков и заканчивающийся площадкой с шестью длинными фибриллами (рис. 28). Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала внутрь бактериальной клетки.

Многие вирусы, помимо белкового капсида, имеют ещё и внешнюю оболочку. Кроме вирусных белков и гликопротеинов (белков, связанных с углеводами), она содержит ещё и липиды, позаимствованные из плазматической мембраны клетки-хозяина. Вирус гриппа — пример спирального вириона с фосфолипидной оболочкой. Его геном составляют восемь разных молекул одноцепочечной РНК.

Две одинаковые одноцепочечные молекулы РНК внутри белкового капсида содержат некоторые онкогенные (опухолеродные) вирусы. Они имеют ещё и внешнюю оболочку, состоящую из двойного фосфолипидного слоя плазматической мембраны клетки-хозяина, а также белков и гликопротеинов вирусного происхождения. Такое

же строение имеет вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), вызывающий синдром приобретённого иммунного дефицита (СПИД).

Из онкогенных вирусов первым был открыт вирус саркомы Рауса, вызывающий злокачественные опухоли у кур. Изучение механизма трансформации клетки, т. е. превращения из нормальной в раковую, привело в 1970 г. американских учёных Говарда Тёмна и Дэвида Балтимора к открытию явления *обратной транскрипции*, отмеченному Нобелевской премией. Вирус саркомы Рауса содержит фермент, называемый обратной транскриптазой. Этот фермент осуществляет синтез двуцепочечной ДНК, используя в качестве матрицы одноцепочечную вирусную РНК. Образовавшаяся молекула ДНК встраивается (интегрируется) в хромосому клетки-хозяина.



Вирусный геном, интегрированный в хромосомную ДНК клетки-хозяина, называют **провирусом**.

Провирус становится частью генетического материала клетки, реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передаётся дочерним клеткам. В скрытой форме провирус может пребывать неограниченно долгое время. Канцерогенные, т. е. приводящие к раку, факторы, такие, как рентгеновские лучи, табачный дым, асбестовая пыль, некоторые продукты переработки нефти, бензол и др., могут активировать провирус в отдельных клетках. В них образуются вирусные РНК и белки, происходит злокачественная трансформация.



РНК-содержащие вирусы, необходимым этапом размножения которых является обратная транскрипция, называют **ретровирусами** (от лат. *retro* — обратно, назад).

К ретровирусам относят и возбудитель СПИДа. Он внедряется в клетки иммунной системы — Т-лимфоциты, так как на их поверхности есть рецепторы, способные связываться с белками внешней оболочки ВИЧ. Иммунная система человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных болезней. ВИЧ передаётся при половом контакте, через заражённую кровь (совместное пользование загрязнёнными иглами для введения наркотиков, переливание непроверенной крови, случайный контакт медицинских работников с кровью больного), от матери к плоду во время беременности или новорождённому при родах.

При транскрипции вирусной ДНК, интегрированной в хромосому клетки, могут транскрибироваться и расположенные рядом гены клетки-



хозяина. Формируются новые вирионы, РНК которых несёт и гены бывшего хозяина. Если такой вирион попадёт в другого хозяина, то после обратной транскрипции вирусной РНК эти гены могут встроиться в его хромосомы и оказаться в необычном для них окружении. Тем самым *ретровирусы могут не только привносить в организмы дополнительную генетическую информацию, но и изменять работу генов хозяина*. Ретровирусы могут переносить гены между клетками одного организма, между организмами как одного, так и разных видов или классов, когда половая гибридизация исключена.



Вирусы не только возбудители инфекционных болезней, но и переносчики генетической информации между видами.

Встраиваться в хромосомы клетки-хозяина может генетический материал не только ретровирусов, но и некоторых ДНК-содержащих вирусов. Так, вирус полиомы при интеграции приводит к злокачественной трансформации клетки. Без интеграции его ДНК многократно реплицируется и полчища новых вирусов выходят из погибшей клетки и поражают соседние.

Попадание вируса в живую клетку и перестраивание её биохимических конвейеров на создание вирусного потомства если и не убивает клетку, то и не проходит для неё бесследно. Разрывы хромосом, изменения в порядке расположения генов, а также изменения в самих генах остаются в «генетической памяти» клеток, посещённых незваными пришельцами.

#### Вопросы и упражнения

#### Работа с информацией

#### Работа с текстом

#### К следующему уроку

1. Чем определяется разнообразие форм вирионов?
  2. Какое влияние оказывают вирусы на организмы, в которых они паразитируют?
  3. Чем ретровирусы отличаются от других РНК-содержащих вирусов?
  4. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Профилактика СПИДа».
  5. На основании текста параграфа сформулируйте определение понятия «обратная транскрипция».
  6. На основании описания, данного в учебнике, схематично изобразите строение вируса СПИДа.
- Вспомните строение нуклеиновых кислот (§ 5). Как происходит репликация ДНК? (§ 15.) Какую роль играет биология в современном мире? (Введение.)

## § 21 Генная и клеточная инженерия

• Генная инженерия • Интерфероны • Метод культуры клеток • Клеточная инженерия • Биотехнология

**Генная инженерия.** Развитие молекулярной биологии в конце XX в. привело к ряду открытий, имеющих большое практическое значение. К их числу принадлежит создание методов синтеза и выделения генов. Эти методы положили начало генной инженерии.

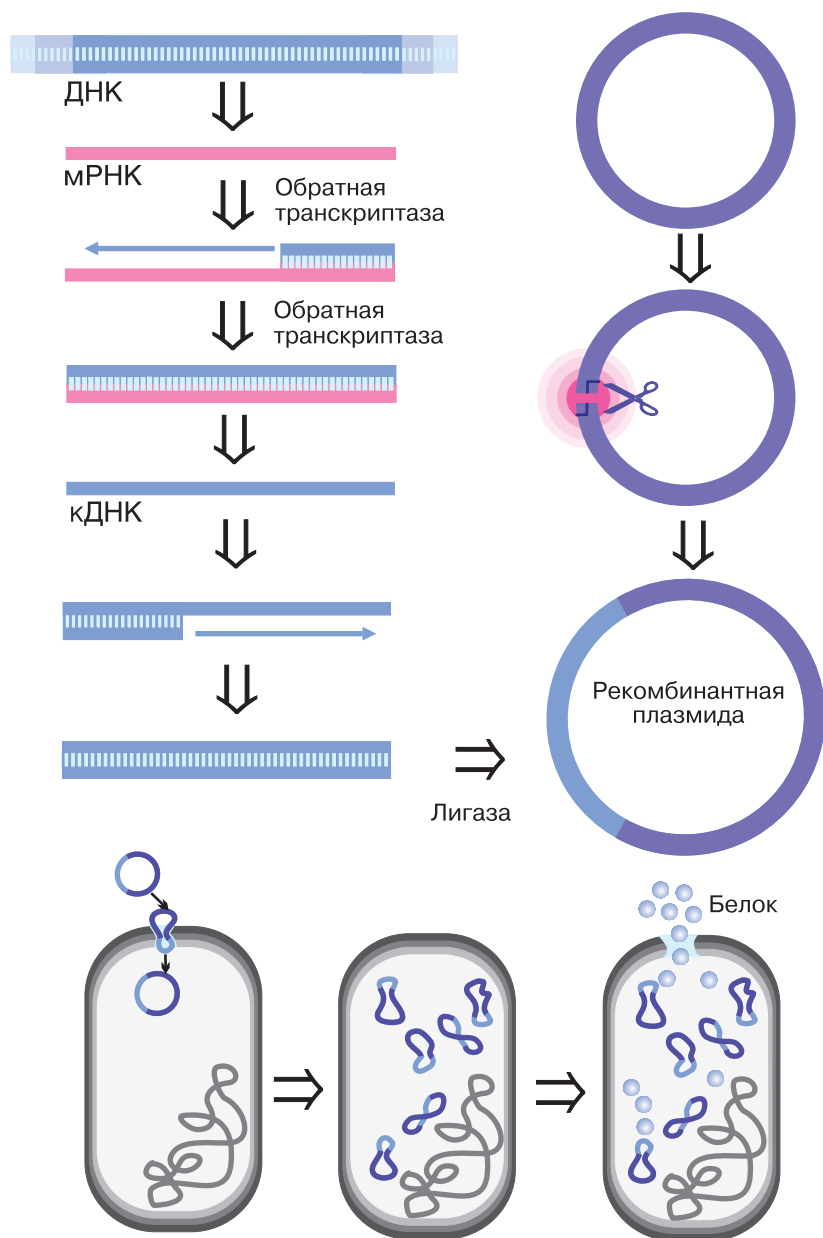
**Генная инженерия** — это совокупность технологий выделения генов и включения их в геном другого вида организмов.

Мы знаем уже, что гены представляют собой участки ДНК, которые кодируют ферменты, белковые гормоны, защитные, транспортные и иные белки (см. § 15). Многие из белков, синтезируемых в клетках бактерий, животных или растений, представляют большую практическую ценность для медицины, сельского хозяйства, промышленности. Однако чаще всего они производятся клетками в малых количествах, и поэтому широкое использование их затруднено или невозможно. Так, большое значение для медицины имеет производство белкового гормона роста. Он вырабатывается гипофизом и регулирует рост человеческого тела, его дефицит приводит к карликовости. Детям с недостатком гормона роста введение такого гормона обеспечивает нормальное развитие.

В настоящее время известно несколько способов получения генов, кодирующих необходимые белки. Так, разработаны методы химического синтеза молекул ДНК с заданной последовательностью нуклеотидов. Более того, таким способом уже синтезирован ряд генов, кодирующих белковые гормоны и *интерфероны* — белки, защищающие человека и животных от действия вирусов.

Наконец, необходимые гены можно не синтезировать, а выделять готовыми. Разработана специальная технология выделения нужных генов из всей массы ДНК, где их имеется несколько десятков тысяч.

Синтезированный или выделенный ген можно встроить в самокопирующуюся ДНК бактериофага и ввести в бактериальную клетку. Такие бактерии начинают синтезировать человеческий или животный гормон, нужный фермент или интерферон. Этим способом в бактерию можно ввести программу синтеза любого белка человека, животного или растения.



Бактерия с собственной ДНК и размноженными плазмидами

**Рис. 29.** Схема получения и размножения гена требуемого белка

Нужный ген человека или другого организма можно ввести в бактерию, не вырезая его из ДНК. На рисунке 29 показана одна из схем получения такого гена (путём обратной транскрипции) и наработки бактерией «чужого» белка.

На первом этапе из клеток выделяют мРНК, считанную с выбранного гена. Затем по ней, как по матрице, синтезируют цепь комплементарной ей ДНК (кДНК). Это осуществляют с помощью фермента обратной транскриптазы. Получается гибридная ДНК-РНК-молекула. После удаления РНК из этой молекулы на оставшейся одноцепочечной ДНК осуществляют матричный синтез второй цепи. В результате получается двуцепочечная молекула ДНК. Используя специальные ферменты, её встраивают в бактериальную плазмиду — кольцевую внехромосомную молекулу ДНК, выполняющую роль переносчика нужного гена. Плазмидную ДНК разрезают рестриктазой — ферментом, который используется бактерией для защиты от вирусной ДНК, а затем сшивают с двуцепочечной кДНК с помощью фермента лигазы. Получается кольцевая *рекомбинантная плазида*, содержащая чужеродную генетическую информацию.

Такой плазмидой «заражают» бактериальную клетку. В ней плазида реплицируется, и перенесённый ген другого микроорганизма, человека, животного или растения начинает работать. В бактериальной клетке накапливается необходимый белок, остаётся лишь выделить его из бактериальной массы. Таких бактерий размножают в промышленных масштабах и получают необходимый белок в больших количествах.

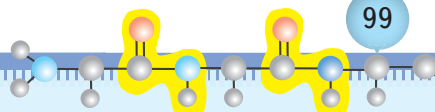
Все эти технологические приёмы основаны на успехах в познании физико-химических основ жизни. Решение практических задач с помощью методов молекулярной биологии и генетики и составляет сущность генной инженерии.

**Клеточная инженерия. Биотехнология.** К генной инженерии примыкает клеточная инженерия, основанная на успехах молекулярной биологии и цитологии. Учёные научились соединять клетки разных видов растений, объединяя их генетические программы. Такие клетки приобретают новые свойства, становятся производителями ценных лекарственных или пищевых веществ, витаминов.



**Клеточная инженерия** — это совокупность методов получения гибридных клеток, содержащих геномы разных видов.

Из подобных гибридных клеток можно выращивать целые растения с новыми свойствами, объединяющими признаки растений разных видов, которые обычно не скрещиваются между собой. В клетки





зародышей животных научились вводить новые гены и получать животных с новыми наследуемыми свойствами.

Не за горами исправление наследственной программы, полученной ребёнком от родителей, в том случае, если она содержит «испорченные» гены.

Клеточная инженерия занимается и выращиванием (культивированием) клеток какого-либо организма на искусственных питательных средах (*метод культуры клеток*), где эти клетки размножаются, растут и выделяют необходимые человеку вещества. Культивирование клеток — основа производства противовирусных вакцин.

Физико-химические принципы работы живой клетки, методы клеточной и генной инженерии широко используют для создания промышленных технологий: получения продуктов питания, производства лекарств, вакцин, очистки сточных вод и др.



Использование живых организмов и принципов биологических процессов в производстве называют **биотехнологией**.

#### Вопросы и упражнения

#### Работаем с информацией

#### Работаем с текстом

#### Тестовые задания

1. Какие задачи стоят перед клеточной и генной инженерией?
2. Что называют биотехнологией? Приведите примеры биотехнологических процессов.

3. Найдите в Интернете информацию и подготовьте компьютерную презентацию на тему «Болезни, которые лечат генно-инженерными лекарствами».

4. Используя текст параграфа и рисунок 29, опишите все этапы получения белка, необходимого человеку, с помощью бактерий.

1. Репликация ДНК — это

- 1) синтез РНК по матрице ДНК
- 2) синтез белка по матрице ДНК
- 3) синтез ДНК по матрице ДНК
- 4) синтез ДНК по матрице РНК

2. Транскрипцию осуществляет фермент

- 1) обратная транскриптаза
- 2) РНК-полимераза
- 3) лигаза
- 4) рестриктаза

3. К свойствам генетического кода относят

- 1) однозначность
- 2) неадекватность
- 3) комплементарность
- 4) адаптивность

4. Установите соответствие между процессом и его характеристикой.  
ПРОЦЕСС

А. репликация                      Б. трансляция

ХАРАКТЕРИСТИКА

- 1) нуждается в молекулах АТФ
  - 2) основан на матричном принципе
  - 3) происходит в цитоплазме клеток про- и эукариот
  - 4) происходит во всех клетках
  - 5) происходит в ядре
  - 6) участвует мРНК
  - 7) участвует тРНК
  - 8) образуется полимерная цепь
  - 9) синтезируется дочерняя молекула
  - 10) синтезируется белок
5. Расположите части оперона в правильной последовательности.
- 1) промотор
  - 2) старт-кодон второго гена
  - 3) оператор
  - 4) сигнал завершения транскрипции
  - 5) стоп-кодон первого гена
  - 6) третий ген
  - 7) второй кодон первого гена

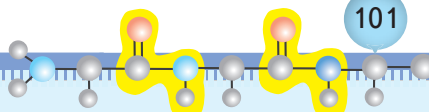
*К следующему  
уроку*

Вспомните, как размножаются растения и животные. (Биология, 5—9 кл.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**Н**осителями генетической информации являются молекулы ДНК (или РНК в случае некоторых вирусов). Передача генетической информации в поколениях клеток и организмов обеспечивается процессом репликации ДНК. Реализация генетической информации в виде белков, а также любых других органических соединений, образуемых с помощью ферментов, обеспечивается процессами транскрипции (синтеза РНК) и трансляции (синтеза белка). Репликация, транскрипция и трансляция основаны на принципе матричного синтеза. Шифром для синтеза белка по матрице РНК служит генетический код. Регуляция процессов транскрипции и трансляции осуществляется по принципу обратной связи.

Генная и клеточная инженерия, появившиеся в конце XX в., сделали биологию производительной силой, определяющей материально-технический прогресс.





## Раздел 2

## Размножение и развитие организмов

### ГЛАВА 5 РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

**К**аждую секунду на Земле гибнет от старости, болезней и хищников огромное количество живых существ, и только благодаря размножению жизнь на Земле не прекращается вот уже почти 4 млрд лет. Размножение — неотъемлемое свойство живых организмов. Столь же универсальным свойством живого является индивидуальное развитие — рост и преобразование организма в течение всей его жизни.

#### § 22 Бесполое и половое размножение

- Бесполое размножение • Клоны • Половое размножение
- Соматические клетки • Гаметы • Зигота • Партеногенез

Процессы размножения у живых существ весьма разнообразны, однако все их можно свести к двум формам: бесполому и половому. В основе полового размножения лежит процесс слияния двух половых клеток — мужской и женской. При бесполом размножении слияния клеток не происходит, а организм развивается из отделённой части материнского организма. Некоторые организмы могут использовать обе формы размножения. Например, многие растения размножаются черенками, отводками, клубнями (бесполое размножение) и семенами (половое размножение).

**Бесполое размножение.** *Бесполом* называют размножение, которое осуществляется путём отделения от материнского организма одной или нескольких клеток без полового процесса. В бесполом размножении всегда участвует только одна родительская особь.

Прокариоты размножаются только бесполом путём — делением клетки на две части. Перед делением их ДНК, оставаясь прикреплён-

ной к плазмалемме, удваивается. Затем начинается синтез липидов, которые встраиваются в плазмалемму между этими двумя молекулами ДНК. В результате молекулы «разъезжаются» в разные стороны. После этого специальные сократительные белки как бы пояском перетягивают клетку пополам.

У эукариот встречается несколько видов бесполого размножения. Многие одноклеточные организмы (амёбы, инфузории, некоторые водоросли) также могут размножаться простым делением. Однако в отличие от прокариот, у которых ядра нет и всего одна молекула ДНК, у эукариот вначале делится ядро. Затем родительская особь путём перетяжки разделяется на две одинаковые части, каждая из которых образует дочерний организм.

У многих эукариот на определённой стадии жизненного цикла образуются *споры*. Это специализированные клетки, часто покрытые плотными оболочками, защищающими их от неблагоприятных внешних воздействий (холод, высыхание, перегрев). При возникновении благоприятных условий среды оболочка споры раскрывается, клетка начинает делиться и даёт начало новому организму.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

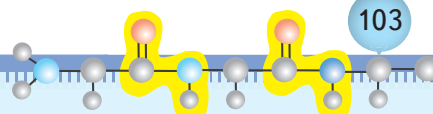
Назовите организмы, которые размножаются спорами.

У высших растений широко распространено *вегетативное размножение*. При этом новый организм образуется из группы клеток растения, поэтому дочерние особи, образовавшиеся в результате вегетативного размножения, обладают наследственными признаками материнского организма.

У некоторых грибов и животных, например гидр, у родительской особи выделяется небольшой участок тела, который начинает усиленно расти, образуя *почку*, из которой впоследствии развивается новый организм. Такой способ бесполого размножения называют *почкованием*.

Организмы, полученные в результате бесполого размножения и генетически идентичные с материнским организмом, называют *клонами*. В настоящее время разработаны сложные методы, позволяющие получать клоны тех животных, которые в природе бесполом путём не размножаются, например млекопитающих. Искусственное клонирование используют для воспроизводства большого количества генетически идентичных организмов.

**Половое размножение.** В половом размножении обычно принимают участие две родительские особи. Каждая родительская особь производит половые клетки, называемые *гаметами*. Это специализированные клетки, имеющие вдвое меньшее число хромосом, чем неполовые, т. е.



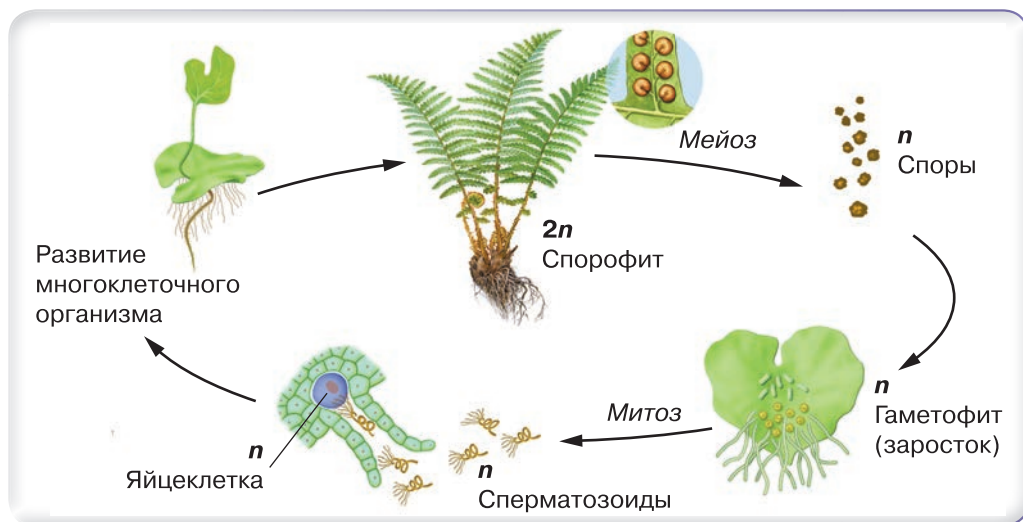


Рис. 30. Чередование поколений у папоротника

*соматические* (от греч. «сому» — тело), клетки родителей. В результате слияния двух гамет образуется оплодотворённая яйцеклетка — *зигота*. В зиготе объединяется генетический материал обоих родителей.

Многие эукариоты могут размножаться как бесполым, так и половым путём. У нитчатых водорослей одна из клеток претерпевает несколько делений, в результате чего образуются маленькие подвижные гаметы одинакового размера с уменьшенным вдвое числом хромосом. Гаметы затем попарно сливаются и образуют одну клетку, а из неё впоследствии развиваются новые особи.

У более высокоорганизованных растений и животных половые клетки неодинаковы по величине. Женские гаметы — *яйцеклетки* богаты запасными питательными веществами и неподвижны. Мужские гаметы маленькие, у животных они подвижны, их называют *сперматозоидами*. Не имеющие жгутиков мужские гаметы растений называют *спермиями*.

Гаметы образуются в специализированных органах — *половых железах*. У высших животных яйцеклетки образуются в *яичниках*, сперматозоиды — в *семенниках*.

Довольно широко распространённой разновидностью полового размножения является *партеногенез*, при котором развитие нового организма происходит из неоплодотворённой яйцеклетки. Партеногенез встречается у некоторых насекомых, рыб, пресмыкающихся и птиц.

У организмов, размножающихся половым путём, в жизненном цикле происходит *чередование диплоидного и гаплоидного поколений*.

При этом поколения различаются способами размножения. Например, у папоротников основной жизненной формой (по размеру и длительности) является диплоидный *спорофит* (рис. 30). Он размножается бесполом путём (спорами). Прорастая, спора даёт начало крошечному гаплоидному *гаметофиту* — заростку. Он живёт недолго (около двух недель) и размножается половым путём. На заростке формируются женские и мужские половые органы, в которых путём митоза образуются яйцеклетки и сперматозоиды (для их слияния достаточно капель росы). Образовавшаяся зигота начинает делиться прямо на заростке, который погибает. У мхов обычно основной жизненной формой является гаплоидный гаметофит. У высших животных гаплоидное поколение представлено одной клеткой — гаметой (мужской или женской).

У прокариот полового размножения нет. Однако у них есть аналог полового размножения — половой процесс — *конъюгация*, в ходе которой две клетки соединяются цитоплазматическим мостиком, по которому происходит обмен участками ДНК. Затем клетки расходятся. Увеличения количества клеток при этом не происходит, однако осуществляется важная функция полового процесса — обмен генетическим материалом.

#### Вопросы и упражнения

1. Есть ли принципиальные различия между бесполом и половым размножением?
2. Какие формы бесполого размножения используют в сельском хозяйстве? Приведите примеры.
3. Как называют женские и мужские гаметы?
4. Приведите примеры чередования поколений.

#### Работа с информацией

5. Работая в паре, подготовьте компьютерную презентацию на тему «Партеногенетическое размножение».
6. Работая в группе из 3—4 человек, создайте постер или компьютерную презентацию, изображающие разнообразие способов бесполого размножения в виде схемы. Проиллюстрируйте схему фотографиями организмов, размножающихся таким способом.

#### Работа с текстом

7. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «клон», «гамета», «зигота», «соматические клетки», «чередование поколений», «партеногенез».

#### К следующему уроку

Повторите строение клеточного ядра, вспомните, что такое микротрубочки и центриоль. Какой процесс называют репликацией? Что такое хромосома? Что входит в её состав? Какой участок хромосомы называют центромерой? (§ 8, 10 и 15.)



## § 23 Деление клетки. Митоз

### • Клеточный цикл • Интерфаза • Митоз

В основе размножения любого живого существа, а также в основе индивидуального развития многоклеточных организмов лежит способность к размножению клеток. Размножение клеток называют *делением*.

**Клеточный цикл. Интерфаза.** В жизни клеток обычно чередуются деление и промежуток времени между делениями.



Период жизни клетки от конца одного деления до конца следующего называют **клеточным циклом**.

В клеточном цикле различают собственно деление и промежуток между делениями клетки, называемый *интерфазой*. Именно в период интерфазы клетка растёт, в ней происходит синтез белков и других макромолекул. В интерфазе в ходе репликации ДНК происходит удвоение хромосом (см. § 10). В клетках животных удваиваются центриоли.

Клеточные деления происходят только в клетках растущих или обновляющихся тканей. Когда клетки приобретают специфические тканевые черты, например становятся мышечными или нервными, они перестают синтезировать ДНК и делиться. Про такие клетки говорят, что они вышли из клеточного цикла.

Интерфаза в клетках растений и животных в среднем продолжается 10—20 ч.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Когда в конце XIX в. был описан митоз, интервал между делениями (интерфазу) называли фазой покоя. Как сейчас ясно, слово «покой» плохо подходит для характеристики интерфазы. Как вы думаете, почему?

**Митоз.** Делению клетки эукариот предшествует деление ядра. Это сложный процесс, который носит название *митоз*. Различают четыре фазы митоза — профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Ход митоза схематически показан на рисунке 31.

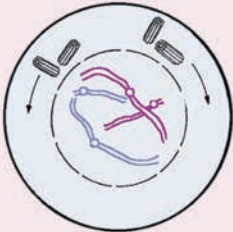
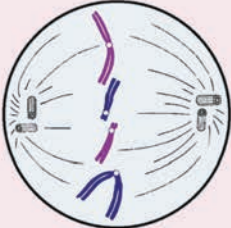
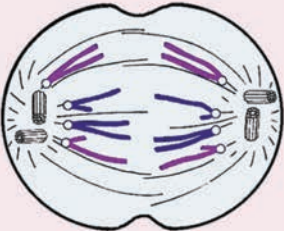
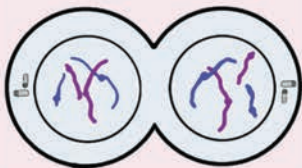
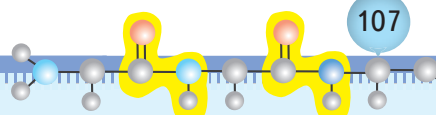
| ХОД МИТОЗА                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                       |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| ФАЗА                                                                                                   | ПРОЦЕССЫ                                                                                                                                                                                                              |
| <b>ПРОФАЗА</b><br>    | <p>Хромосомы компактизируются, в результате чего становятся видимыми. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Ядерная оболочка и ядрышко разрушаются. В клетках животных центриоли расходятся к полюсам клетки</p> |
| <b>МЕТАФАЗА</b><br>   | <p>Хромосомы располагаются по экватору клетки, образуется двухполюсное веретено деления</p>                                                                                                                           |
| <b>АНАФАЗА</b><br>   | <p>Центромеры делятся, и хроматиды (дочерние хромосомы) расходятся с помощью нитей веретена деления к полюсам клетки</p>                                                                                              |
| <b>ТЕЛОФАЗА</b><br> | <p>Исчезает веретено деления. Вокруг разошедшихся хромосом образуются новые ядерные оболочки. Образуются две дочерние клетки</p>                                                                                      |

Рис. 31. Схема митоза



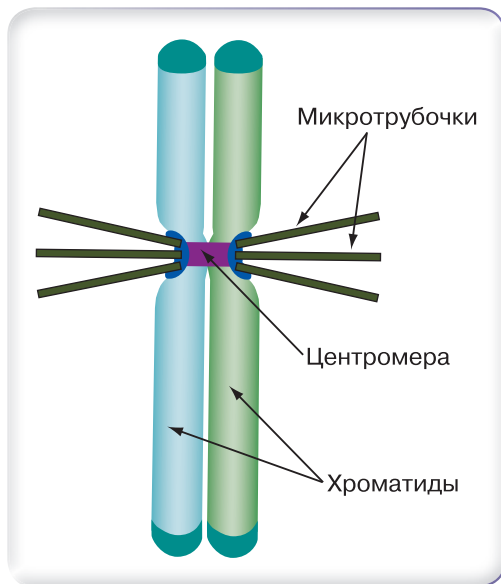


Рис. 32. Схема строения хромосомы

В *профазе* ядерная оболочка распадается, ядрышко постепенно исчезает, хромосомы плотно упаковываются, и в результате этого их уже можно наблюдать в световой микроскоп. В клетках животных центриоли расходятся к разным полюсам клетки. (Напомним, что у высших растений центриолей нет.) От центриолей протягиваются микротрубочки, образующие нити *веретена деления*.

В *метафазе* хорошо видно строение удвоенных хромосом (рис. 32). Каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединённых в центромере — перетяжке, к которой с двух сторон прикрепляются микротрубочки

к веретена деления. Так как хроматиды каждой хромосомы скреплены друг с другом, а микротрубочки их тянут в разные стороны, хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки на равном расстоянии от полюсов.

#### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте метафазу митоза, считая, что в диплоидном наборе четыре хромосомы.

Затем наступает следующая стадия митоза — *анафаза*, во время которой происходит разделение центромеры и хроматиды перестают держаться друг за друга.

#### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте анафазу митоза, считая, что в диплоидном наборе четыре хромосомы.

После деления центромеры каждая хроматида становится самостоятельной *дочерней хромосомой*. Микротрубочки растаскивают дочерние хромосомы к разным полюсам клетки.

Следующая стадия деления клетки — *телофаза*. Она начинается после того, как дочерние хромосомы достигают полюсов клетки. На этой стадии хромосомы вновь приобретают вид тонких нитей.

Вокруг них формируется ядерная оболочка, а в ядре образуется ядрышко. Цитоплазма перетяжкой делится на две части; при этом все органоиды распределяются между дочерними клетками более или менее равномерно.



В результате **митоза** получаются две клетки, идентичные друг другу и материнской клетке.

Весь процесс митоза занимает в среднем 1—2 ч. Продолжительность его несколько различна для разных видов клеток.

Клетки разных тканей делятся с разной частотой. Так, например, у человека клетки скелетной мускулатуры не делятся совсем, клетки печени делятся один раз в несколько месяцев, а эпителиальные клетки кишечника делятся 1—2 раза в сутки. Чаще всего (каждые 10—12 ч) делятся клетки на ранних стадиях эмбрионального развития. А у аквариумной золотой рыбки деления во время развития икринки происходят каждые 20 мин!

Биологическое значение митоза заключается в том, что он обеспечивает точную и полную передачу генетической информации в ряду клеточных поколений.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Клетки бактерий делятся простой перетяжкой. Как вы думаете, почему эукариотам пришлось «изобретать» сложный и энергозатратный процесс митоза, а не делиться, просто перетягивая клетку и ядро сократительными белками?

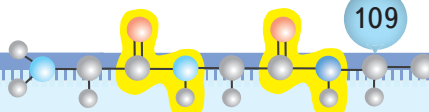
#### Вопросы и упражнения

#### Работа с текстом

#### К следующему уроку

1. Всегда ли в хромосоме две хроматиды?
2. Что такое центромера? Какую роль она играет в процессе митоза?
3. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «интерфаза», «митоз», «веретено деления», «центромера», «хроматида».

Вспомните из курсов ботаники и зоологии, как происходит половое размножение у растений и животных. Какие клетки называют гаметамы? соматическими клетками? Как возникает зигота? (§ 22.)





## § 24 Мейоз

- Диплоидные и гаплоидные клетки • Мейоз • Гомологичные хромосомы
- Перекрёст хромосом

Половое размножение связано со слиянием гамет, которые при оплодотворении объединяют свои ядра. Естественно, что при этом в зиготе оказывается в два раза больше хромосом, чем в каждой из гамет. Такой же двойной набор хромосом будут иметь и клетки всего организма, выросшего из зиготы. Действительно, соматические клетки большинства многоклеточных организмов имеют двойной набор хромосом, где каждая хромосома имеет парную хромосому. Такой набор хромосом называют *диплоидным* и обозначают  $2n$ .

Одна из хромосом каждой пары была получена от отца, а другая — от матери. Такие парные хромосомы называют *гомологичными*. Гомологичные хромосомы имеют одинаковый размер, одинаковое положение центромеры и, самое главное, одинаковые гены, расположенные в одних и тех же участках хромосом. Гаметы же имеют одинарный, *гаплоидный* ( $n$ ), набор хромосом, в котором все хромосомы уникальны и не имеют гомологов.



Особый тип деления клеток, в результате которого образуются гаплоидные половые клетки, называют **мейозом**.

При мейозе число хромосом в дочерних клетках уменьшается вдвое. Процесс мейоза состоит из двух последовательных клеточных делений — I и II делений мейоза. Важнейшее отличие мейоза от митоза состоит в том, что перед II делением не происходит репликации ДНК и удвоения хромосом (рис. 33).

**Фазы мейоза.** Во время *профазы I* мейоза двойные хромосомы хорошо видны в световой микроскоп. Важнейшее событие этой стадии — *конъюгация* хромосом. Она состоит в том, что гомологичные хромосомы продольно, хроматида к хроматиде, тесно соединяются друг с другом с помощью специальных белков. При этом хроматиды нередко перекрещиваются или перекручиваются одна вокруг другой. Затем гомологичные хромосомы начинают как бы отталкиваться друг от друга. При этом в местах, где хроматиды перекрещены, в них происходят поперечные разрывы, и хроматиды могут обмениваться участками. Это явление называют *перекрёстом хромосом* (рис. 34, А). Одновременно,

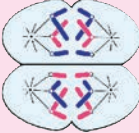
| ХОД МЕЙОЗА                                                                                                                        |                                                                                                                                                            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| ФАЗА                                                                                                                              | ПРОЦЕССЫ                                                                                                                                                   |
| <b>I ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА</b>                                                                                                           |                                                                                                                                                            |
| <b>ПРОФАЗА I</b><br>                             | Конъюгация гомологичных хромосом (одна из них материнская, другая – отцовская)                                                                             |
| <b>МЕТАФАЗА I</b><br>                            | Расположение гомологичных хромосом по экватору клетки                                                                                                      |
| <b>АНАФАЗА I, ТЕЛОФАЗА I</b><br>                 | Разделение пар хромосом (состоящих из двух хроматид) и перемещение их к полюсам. Образование дочерних клеток                                               |
| <b>II ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА</b>                                                                                                          |                                                                                                                                                            |
| <b>ПРОФАЗА II, МЕТАФАЗА II, АНАФАЗА II</b><br> | Возникшие в телофазе I дочерние клетки проходят митотическое деление. Центромеры делятся, хроматиды хромосом обеих дочерних клеток расходятся к их полюсам |
| <b>ТЕЛОФАЗА II</b><br>                         | Образование четырёх гаплоидных клеток                                                                                                                      |

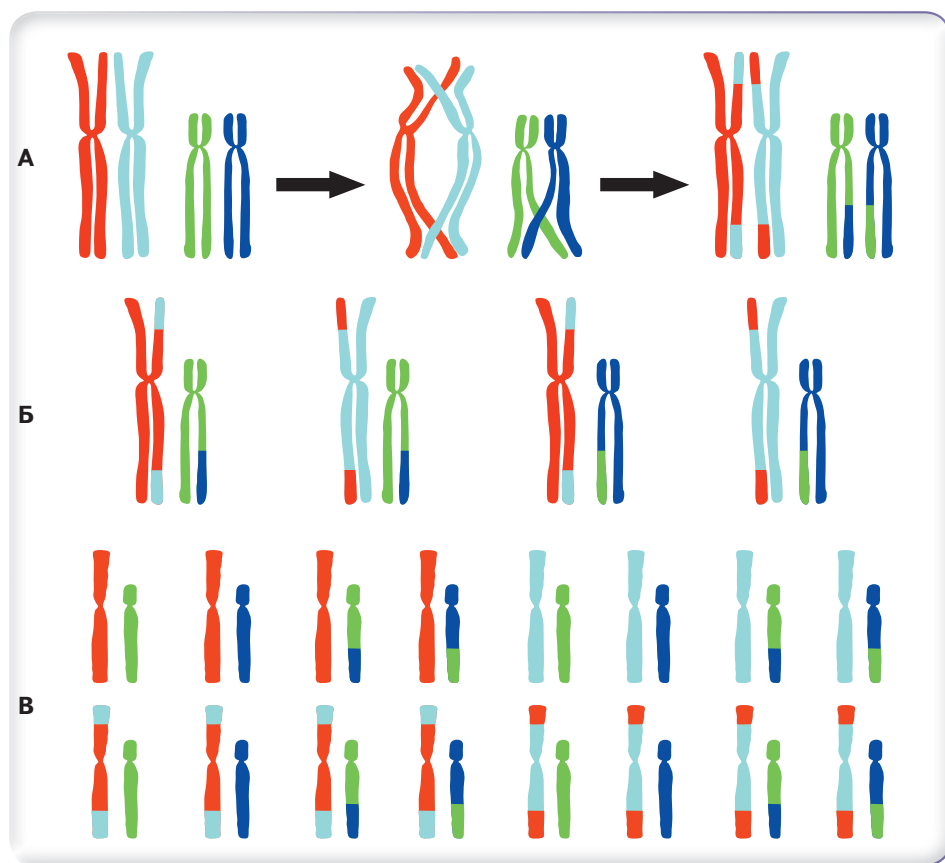
Рис. 33. Схема мейоза



как и при митозе, распадается ядерная оболочка, исчезает ядрышко, из клеточного центра к хромосомам протягиваются микротрубочки. Профаза I мейоза продолжается гораздо дольше, чем профазы митоза, так как в ней происходят важнейшие процессы — конъюгация гомологичных хромосом и взаимный обмен участками в процессе их перекрёста. У многих животных профазы I может продолжаться несколько недель.

В отличие от митоза в *метафазе I* мейоза в экваториальной плоскости клетки располагаются не отдельные хромосомы, а пары гомологичных хромосом, тесно прилежащих друг к другу.

Вслед за этим наступает *анафаза I*, во время которой к противоположным полюсам клетки отходят целые гомологичные хромосомы,



**Рис 34.** Перекрёст хромосом и разнообразие гамет:

*A* — конъюгация и перекрёст хромосом; *Б* — возможные варианты наборов хромосом в клетке во время метафазы II мейоза после перекрёста; *В* — возможные варианты гамет

каждая из которых состоит из двух хроматид (при митозе к полюсам деления расходились хроматиды). Поэтому в результате первого деления мейоза и образуются клетки с уменьшенным вдвое числом хромосом. Очень важно, что гомологичные хромосомы каждой пары расходятся в стороны случайным образом, независимо от хромосом других пар. Другими словами, если к одному полюсу попадает из одной пары «мамина» хромосома, то из другой пары к этому же полюсу может попасть как «мамина», так и «папина» хромосома.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте метафазу I мейоза для организма, у которого три пары хромосом ( $2n = 6$ ).

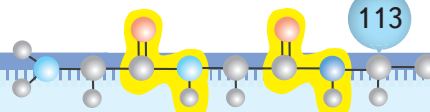
Затем наступает *телофаза I*, во время которой образуются две клетки с уменьшенным вдвое числом хромосом. Следующая за ней интерфаза очень короткая, так как синтез ДНК не происходит.

Далее следует второе мейотическое деление. Оно отличается от митоза только тем, что число хромосом в клетках вдвое меньше, чем число хромосом в митозе у того же организма (рис. 34, B). Поскольку каждая хромосома состоит из двух хроматид, то в метафазе II центромеры хромосом делятся и к полюсам расходятся хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами. Только теперь наступает настоящая интерфаза. Из каждой исходной клетки образовалось четыре клетки с гаплоидным набором хромосом.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте анафазу II мейоза для организма, у которого три пары хромосом ( $2n = 6$ ).

**Разнообразие гамет.** Рассмотрим мейоз клетки, имеющей две пары хромосом ( $2n = 4$ ). После двух мейотических делений образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом ( $n = 2$ ). Поскольку хромосомы каждой пары расходятся в дочерние клетки независимо от хромосом других пар, с равной вероятностью может образоваться четыре типа гамет с различным сочетанием отцовских и материнских хромосом. Ещё большее разнообразие гамет обеспечивается конъюгацией и перекрёстом гомологичных хромосом в профазе мейоза. Из каждой пары гомологичных хромосом (материнской и отцовской) в гамету попадает лишь одна хромосома. Она может быть: 1) отцовской; 2) материнской; 3) отцовской с участком материнской; 4) материнской с участком отцовской. Таким образом, если произойдёт перекрёст (он происходит не всегда), организм, имеющий в диплоидном наборе 4 хромосомы ( $2n = 4$ ), образует 16 типов гамет (см. рис. 34, B).





Споры — специализированные клетки организмов, размножающихся бесполом путём (см. § 22), также обычно образуются в результате мейоза. Поэтому они также гаплоидны. В отличие от гамет споры никогда не сливаются, а прорастают, давая начало гаплоидному поколению. Поэтому, несмотря на наличие мейоза, спорообразование относят к бесполому размножению.

**Биологическое значение мейоза.** Происходящие в мейозе перекрёст хромосом, обмен участками, а также независимое расхождение каждой пары гомологичных хромосом определяют закономерности наследственной передачи признаков от родителей потомству. Эти процессы приводят к образованию новых, отсутствовавших у родителей, сочетаний разных признаков. Возникновение большого количества качественно различных половых клеток является причиной наследственной изменчивости, которая представляет собой материал для естественного отбора\* и эволюции (об этом будет рассказано в учебнике для 11 класса).



#### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Очень многие растения, образующие и мужские и женские половые клетки, выработали специальные приспособления, чтобы избежать самооплодотворения. Это, безусловно, осложняет размножение — ведь не всегда поблизости есть другое растение того же вида. Как вы думаете, в чём может быть выгода таких приспособлений?

Если бы в процессе мейоза не происходило уменьшения числа хромосом, то в каждом следующем поколении при слиянии ядер яйцеклетки и сперматозоида число хромосом увеличивалось бы вдвое. Благодаря мейозу зрелые половые клетки получают гаплоидное ( $n$ ) число хромосом, при оплодотворении же восстанавливается свойственное данному виду диплоидное ( $2n$ ) число. При мейозе гомологичные хромосомы попадают в разные половые клетки, а при оплодотворении парность гомологичных хромосом восстанавливается. Следовательно, обеспечивается сохранение постоянного для каждого вида полного диплоидного набора хромосом и постоянство количества ДНК.

Диплоидность — важное эволюционное приобретение, так как наличие двух копий каждой хромосомы и каждого гена повышает надёжность хранения генетической информации. Кроме того, при повреждении гена в одной из гомологичных хромосом генетическая информация, сохранившаяся в другой хромосоме, даёт возможность организму нормально жить и размножаться.

### Вопросы и упражнения

1. Какое биологическое значение имеет конъюгация хромосом в мейозе?
2. Сравните митоз и мейоз, выделите черты сходства и различий.

### Задачи

3. Общее число молекул ДНК гаплоидной клетки принято обозначать латинской буквой  $c$ . Определите, сколько ДНК находится в клетке во время метафазы митоза, метафазы I мейоза, метафазы II мейоза.
4. Определите, сколько типов гамет образуется у организма с  $2n = 6$ , если не произойдёт перекрёста хромосом. А если  $2n = 8$ ? Попробуйте вывести общую формулу расчёта числа типов гамет для организма с  $2n = m$ .

### Работа с текстом

5. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «гомологичные хромосомы», «конъюгация хромосом», «перекрёст хромосом».

### К следующему уроку

Вспомните из курса зоологии, как осуществляется оплодотворение у животных.

## § 25

## Образование половых клеток. Оплодотворение

### • Сперматогенез • Овогенез • Оплодотворение

**Образование половых клеток.** Образование половых клеток у большинства организмов происходит в половых железах. Там находятся диплоидные клетки-предшественницы половых клеток, размножающиеся с помощью митоза.

**Сперматогенез** — образование мужских гамет — начинается с того, что такая клетка увеличивается в размерах и вступает в мейоз. В результате двух мейотических делений из каждой клетки-предшественницы образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом ( $n$ ). Но чтобы эти гаплоидные клетки стали зрелыми сперматозоидами, необходим сложный процесс созревания, который связан со значительными преобразованиями структуры клеток (рис. 35).

Образование женских гамет — **овогенез** — идёт по той же схеме, но с некоторыми существенными отличиями. Как при первом,



так и при втором делении мейоза клетки разделяются на две неравные части — одна клетка получает почти всю цитоплазму родительской клетки, а второй достаётся лишь её малая часть. Следовательно, из одной клетки-предшественницы образуется только одна зрелая яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом ( $n$ ) и большим объёмом цитоплазмы и три маленькие клеточки (их называют *полярными тельцами*), которые впоследствии погибают (см. рис. 35). После завершения мейоза происходит окончательное формирование яйцеклетки, во время которого её объём увеличивается во много раз. Это происходит в результате накопления большого запаса питательных веществ, необходимых для развития будущего зародыша.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

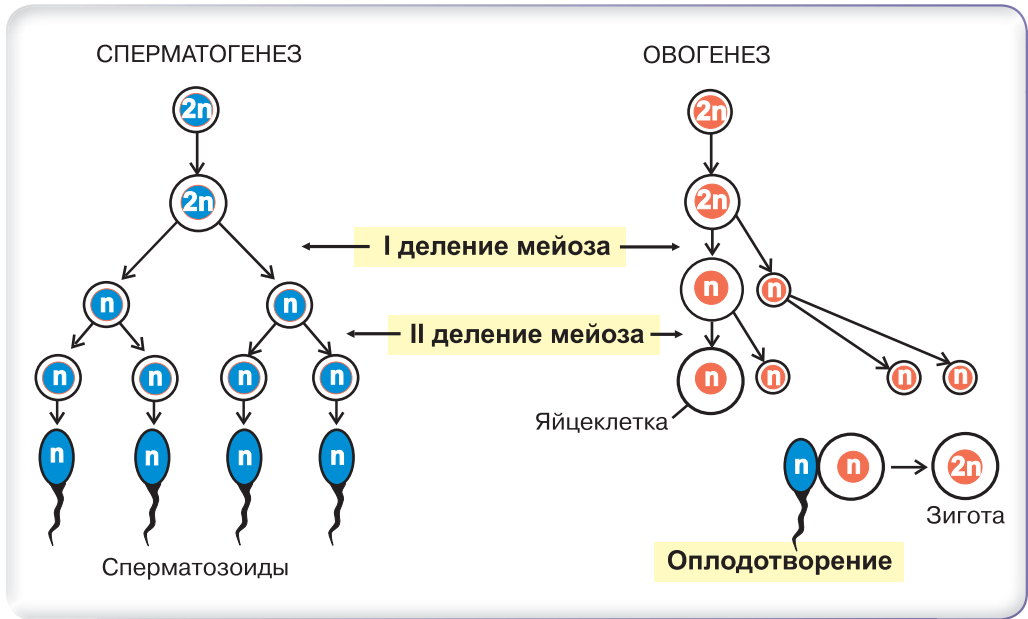


Мейоз и гаметогенез очень сложные процессы, требующие от организма значительных затрат. Тем не менее в процессе овогенеза три четверти образующихся гаплоидных клеток погибает. Как вы думаете, чем объясняется такая расточительность?

**Строение половых клеток.** Яйцеклетки значительно крупнее большинства соматических клеток. Так, яйцеклетка человека имеет диаметр 150—200 мкм, т. е. её можно различить невооружённым глазом. Форма яйцеклетки обычно округлая, в её цитоплазме находятся митохондрии, рибосомы и большое количество запасных питательных веществ — белков, углеводов и липидов. Как правило, яйцеклетка имеет толстые оболочки из полисахаридов, соединённых с белками. Эти оболочки защищают её от неблагоприятных условий и препятствуют бесконтрольному проникновению сперматозоидов.

Сперматозоиды намного мельче яйцеклеток. У разных животных они разной формы, но большинство из них имеет головку и хвостик. В отличие от яйцеклетки при созревании сперматозоидов происходит уменьшение их размеров. Ядро сильно уплотняется и вместе с комплексом Гольджи, содержащим ферменты, формирует головку сперматозоида. Митохондрии сосредоточены у основания хвостика, они поставляют энергию для его движения. Зрелые сперматозоиды активно движутся в окружающей их среде.

**Оплодотворение.** Количество образующихся половых клеток различно у разных животных и растений. Обычно, чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру (яйцеклетки) и сперму прямо в воду. Количество икринок у некоторых из них огромно (треска вымётывает около 10 млн икринок). У высших расте-



**Рис. 35.** Образование половых клеток:

$2n$  — диплоидный набор хромосом;  $n$  — гаплоидный набор хромосом

ний и животных образуется обычно небольшое количество яйцеклеток (до нескольких десятков), так как у них вероятность оплодотворения при значительно большем количестве сперматозоидов (или пыльцы) очень велика.

**Оплодотворение** — это слияние женской и мужской гамет, приводящее к объединению генетического материала разных организмов в одной зиготе.

Процесс оплодотворения состоит из нескольких этапов:

- проникновение сперматозоида в яйцеклетку;
- слияние гаплоидных ядер обеих гамет с образованием диплоидной клетки — зиготы;
- активация зиготы к делению и дальнейшему развитию.

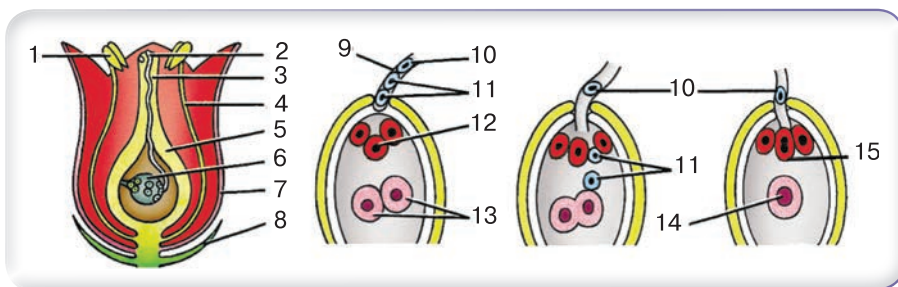
У животных неоплодотворённая яйцеклетка покрыта полисахаридной оболочкой. При контакте головки сперматозоида с оболочкой яйцеклетки ферменты комплекса Гольджи выделяются в среду и «пробуравливают» оболочку яйцеклетки. Как только сперматозоид проник в яйцеклетку, полисахариды её оболочки меняют свои свойства, что



препятствует доступу других сперматозоидов. Это обеспечивает слияние ядра яйцеклетки с ядром только одного сперматозоида. В результате образуется зигота, содержащая двойной (диплоидный) набор хромосом.

Оплодотворение у растений принципиально сходно с таковым у животных, так как в его основе всегда лежит слияние гаплоидных клеток. Однако у разных классов растений процессы образования половых клеток и оплодотворения различаются. У многих водорослей, папоротников, мхов мужские гаметы (а у некоторых и женские тоже) имеют жгутики и активно передвигаются. У таких растений оплодотворение происходит в воде. У семенных растений оплодотворение происходит только после опыления, причём гаплоидные пыльцевые зёрна защищены от высыхания плотными оболочками. Таким растениям для оплодотворения водная среда не нужна, их половые клетки неподвижны.

У цветковых растений после попадания пыльцевого зерна на рыльце пестика оно прорастает по направлению к завязи. Ядро пыльцевого зерна делится митозом на два ядра: вегетативное и генеративное. Затем генеративное ядро делится ещё раз, образуя два спермия. В завязи пестика находится *зародышевый мешок* с несколькими гаплоидными клетками, одна из которых — яйцеклетка. Один спермий сливается с ядром яйцеклетки, образуя диплоидную зиготу. Ядро другого спермия сливается с двумя гаплоидными ядрами центральных клеток. Образуется триплоидная ( $3n$ ) клетка. Она даёт начало *эндосперму* — запасавшей ткани семени (рис. 36). Этот процесс называют *двойным оплодотворением*.



**Рис. 36.** Двойное оплодотворение у цветковых растений.

*Слева* — продольный разрез цветка; *справа* — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 1 — пыльник; 2 — прорастающее пыльцевое зерно; 3 — рыльце; 4 — тычиночная нить; 5 — завязь; 6 — зародышевый мешок; 7 — венчик; 8 — чашечка; 9 — пыльцевая трубка; 10 — вегетативное ядро; 11 — спермии; 12 — яйцеклетка; 13 — центральные клетки; 14 — зачаток эндосперма; 15 — зигота

### Вопросы и упражнения

1. Какие существенные различия имеются в строении женских и мужских половых клеток?
2. Вспомните, что такое внутреннее и наружное оплодотворение. В чём, на ваш взгляд, состоит преимущество внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным?
3. Яйцеклетка и сперматозоид по размеру различаются во много раз. Почему?
4. И мужские, и женские половые клетки после мейоза должны окончательно сформироваться. Чем у них различается этот процесс?
5. В чём биологическое значение оплодотворения?
6. Как вы думаете, можно ли назвать потомство дождевого червя, полученное в результате самооплодотворения, клонами? Ответ обоснуйте.
7. Подумайте, в чём может быть преимущество бесполого размножения перед половым. А полового перед бесполом?

### Работа с текстом

8. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «овогенез», «сперматогенез», «полярные тельца».
9. Прочитайте заключение к главе 5. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
10. Напишите собственное заключение к данной главе.

### Тестовые задания

1. Размножение картофеля клубнями называют
  - 1) семенным
  - 2) почкованием
  - 3) вегетативным
  - 4) партеногенезом
2. Клон — это совокупность клеток,
  - 1) образовавшихся от общего предка путём бесполого размножения
  - 2) образовавшихся от общего предка путём полового размножения
  - 3) присущая организмам одного вида
  - 4) присущая одному организму
3. Перекрёст хромосом происходит
  - 1) в профазе митоза
  - 2) в профазе I мейоза
  - 3) в профазе II мейоза
  - 4) в метафазе I мейоза
4. При формировании женских половых клеток
  - 1) исчезают микротрубочки
  - 2) не происходит перекрёста хромосом
  - 3) три четверти образующихся клеток погибают
  - 4) четверть образующихся клеток погибает
5. Для метафазы I мейоза, в отличие от метафазы митоза, характерно
  - 1) расположение пар гомологичных хромосом в плоскости экватора клетки
  - 2) расположение удвоенных хромосом в плоскости экватора клетки
  - 3) прикрепление хромосом к нитям веретена деления
  - 4) конъюгация гомологичных хромосом



6. Биологическое значение мейоза заключается

- 1) в увеличении количества клеток в организме
- 2) в предотвращении межвидового скрещивания
- 3) в предотвращении увеличения числа хромосом у организмов следующего поколения
- 4) в уменьшении энергетических затрат на размножение
- 5) в образовании половых клеток
- 6) в обмене генетической информацией между разными особями
- 7) в увеличении запаса питательных веществ в половых клетках

7. В соматической клетке томата содержится 24 хромосомы. Укажите число хромосом в данной клетке в анафазе митоза.

- 1) 12      2) 24      3) 36      4) 48

*К следующему уроку*

Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека, как протекает развитие зародыша человека. Каких животных называют хордовыми и почему? (Биология, 7 кл.; Словарь.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**П**оловое размножение требует от организмов значительно бóльших затрат, чем бесполое, ведь в нём участвуют, как правило, две особи. При бесполом же размножении дать начало новому организму может каждый взрослый член популяции. Тем не менее половое размножение было закреплено эволюцией.

Важнейшим преимуществом полового размножения является то, что при слиянии женской и мужской половых клеток (происходящих, как правило, от двух разных особей) происходит объединение генетической информации разных индивидуумов. В ряду поколений наследственные задатки разных индивидуумов постоянно перемешиваются и распределяются между новыми организмами в самых разных сочетаниях. В случае возникновения какого-либо новшества (мутации) оно через некоторое время становится достоянием всего данного вида организмов. Это преимущество настолько велико, что не имеющие полового размножения бактерии также приобрели способ обмена генетической информацией — передачу друг другу частичной копии своей ДНК.

Хотя эукариотам для полового размножения потребовались сложные и затратные процессы митоза и мейоза, все затраты были оправданы тем, что возникновение полового размножения значительно ускорило их эволюцию.

## ГЛАВА 6 ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

**И**ндивидуальное развитие организма называют **онтогенезом**. В ходе онтогенеза происходит реализация генетической информации, полученной зиготой при оплодотворении. Это очень сложный процесс, протекающий в тесном взаимодействии наследственных задатков организма и внешней среды. В результате из одной клетки — зиготы развивается новый организм, состоящий из непохожих друг на друга органов и тканей.

### § 26 *Зародышевое развитие организмов*

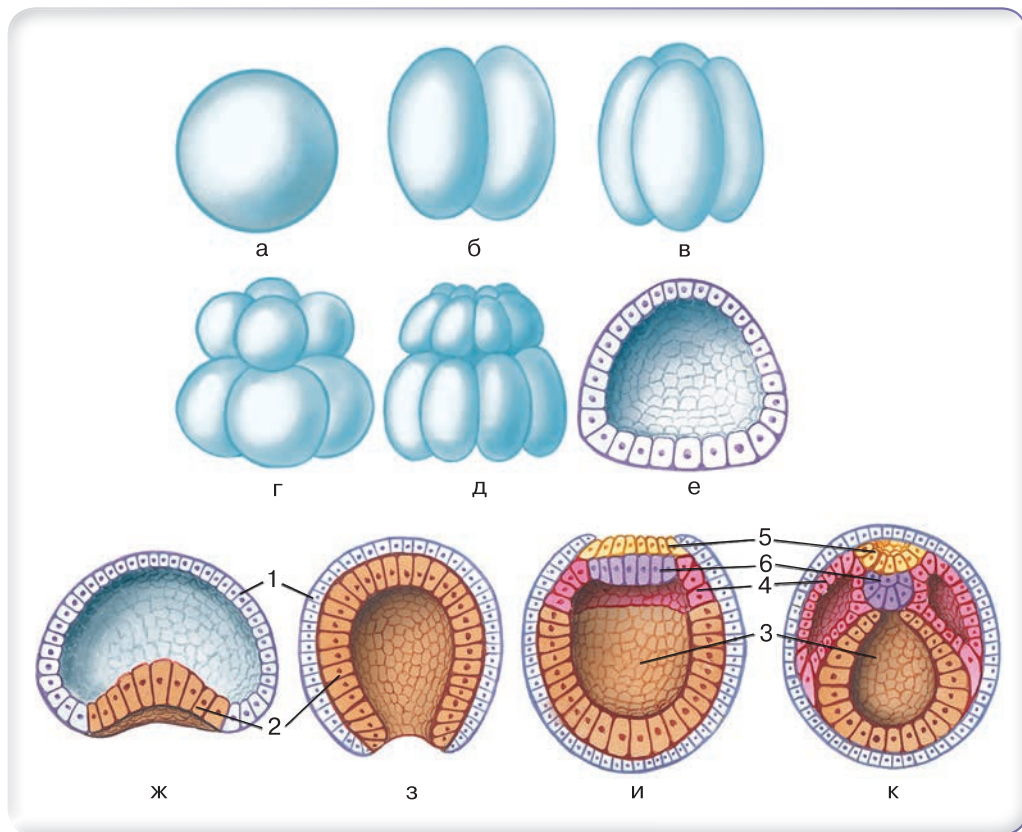
- Эмбриогенез • Дробление • Бластула • Гастроула • Нейрула • Бластоциста
- Энтодерма • Эктодерма • Мезодерма

**Дробление зиготы.** Через несколько часов после оплодотворения начинается первая стадия *зародышевого развития (эмбриогенеза)*, называемая *дроблением*. Она заключается в том, что зигота, а затем и все образующиеся клетки многократно делятся митозом. В результате получается зародыш, состоящий из четырёх, восьми и т. д. клеток (рис. 37, а—д). Деления следуют одно за другим, количество клеток растёт, они становятся всё мельче и мельче, а общий объём зародыша почти не меняется.

**Дробление** — первая стадия зародышевого развития, во время которой клетки многократно делятся, но не растут.

Клетки в процессе дробления образуют сферу, внутри которой возникает заполненная жидкостью полость; с момента возникновения полости зародыш называют *бластулой* (рис. 37, е). Бластула состоит уже из нескольких сотен мелких клеток.

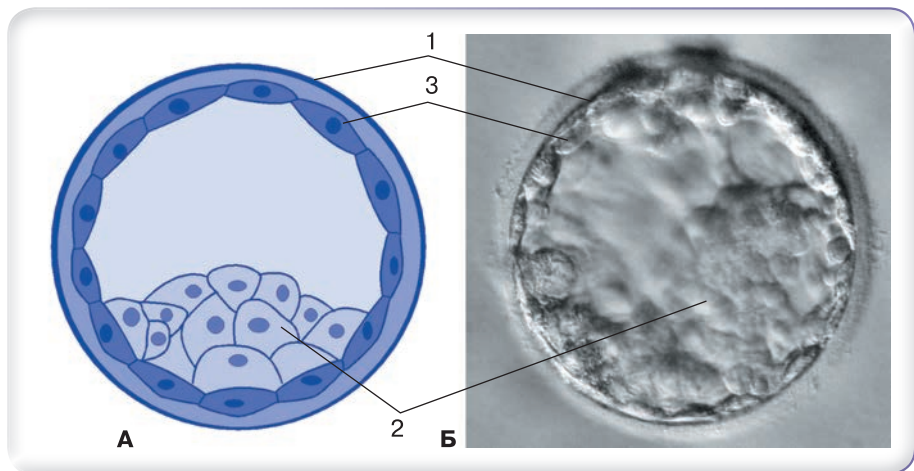
**Бластула** — многоклеточный зародыш, представляющий собой пузырёк из одного слоя клеток с полостью внутри.



**Рис. 37.** Дробление и начало развития оплодотворённого яйца ланцетника.  
а — оплодотворённое яйцо; б — стадия 2 клеток; в — стадия 4 клеток;  
г — стадия 8 клеток; д — стадия 16 клеток; е — бластула в разрезе;  
ж — начало образования гастрюлы; з — гастрюла; и — ранняя нейрула;  
к — нейрула; 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — полость первичной кишки;  
4 — мезодерма; 5 — нервная пластинка; 6 — хорда

У человека и других млекопитающих к концу дробления зародыш состоит из нескольких сотен клеток. Но он ещё не является бластулой, так как между концом дробления и образованием бластулы «добавлена» ещё одна стадия — *бластоцисты* (рис. 38). Из всех клеток бластоцисты только две-три клетки дадут начало будущему организму. Остальные клетки образуют внезародышевые органы — плаценту\*, хорион\*, пуповину\* и будут отброшены после рождения.

Развивающийся эмбрион млекопитающих получает питательные вещества и кислород из материнского организма. Для того чтобы это



**Рис. 38.** Бластоциста млекопитающего (А — схема; Б — микрофотография):

1 — оболочка; 2 — клетки будущего зародыша;

3 — клетки, дающие начало внезародышевым органам

стало возможным, происходит имплантация — бластоциста внедряется в стенку матки, и начинается развитие собственно зародыша. У человека это соответствует примерно 5—7-му дню после оплодотворения. В большинстве развитых стран, где проводятся различные исследования на полученных в искусственных условиях зародышах человека, все манипуляции на бластоцистах старше двух недель запрещены законодательством. Это связано с тем, что после этого срока зародыш — это уже не одна клетка, а организм.

#### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Бластула лягушки и бластоциста млекопитающего внешне очень похожи. Однако эмбриологи считают, что это совершенно разные стадии эмбриогенеза. Как вы думаете, почему?

**Гаструла. Образование трёх зародышевых слоёв.** Вскоре после образования бластулы наступает следующая стадия развития зародыша — *гаструла* (рис. 37, ж, з). В процессе образования гаструлы продолжают митотические деления клеток и происходят существенные изменения в строении зародыша. Наиболее распространённым способом образования гаструлы является впячивание внутрь участка стенки бластулы. В отличие от бластулы гаструла представляет собой двухслойный мешок, наружный слой клеток которого



называют *эктодермой*. Внутренний слой гастролы, выстилающий её полость, называют *энтодермой*.

У зародышей многоклеточных животных, за исключением губок и кишечнополостных, закладывается ещё и третий зародышевый слой — *мезодерма*. Мезодерма образуется в результате перемещения клеток в пространство между эктодермой и энтодермой.



На стадии **гастролы** многоклеточный зародыш имеет сначала двухслойную, а затем трёхслойную стенку.

Зародышевые слои — эктодерму, мезодерму и энтодерму — нередко называют *зародышевыми листками*.

**Образование органов.** Деление клеток и их перемещение продолжают и на следующей стадии, называемой *нейрулой* (рис. 37, и, к). Главная особенность этой стадии заключается в том, что происходит закладка отдельных систем органов будущей личинки или взрослого организма.

На стадии нейрулы из эктодермы образуется нервная пластинка, которая позднее замыкается в нервную трубку (из неё впоследствии развивается головной и спинной мозг). Остальная эктодерма даёт начало наружному слою кожного покрова, органам зрения и слуха. В это же время энтодерма образует трубку — будущий кишечник, выросты которого впоследствии превращаются в лёгкие, печень и поджелудочную железу. Мезодерма даёт начало хорде\*, мышцам, почкам, хрящевому и костному скелету, а также кровеносным сосудам будущего организма.

У цветковых растений развитие зародыша происходит внутри материнского организма — в зародышевом мешке\* (см. § 25). После оплодотворения зигота делится митозом, образуются собственно зародыш и *подвесок*, который служит для прикрепления зародыша к стенке зародышевого мешка и для снабжения его питательными веществами из окружающих тканей. В зародыше закладываются ткани и органы растения. Для защиты зародыша от неблагоприятных условий формируется *семя*, покрытое специальными оболочками.

#### Вопросы и упражнения

1. Используя рисунок 37, объясните, что означают понятия «бластула», «гастрола» и «нейрула».
2. С какого момента начинается и когда заканчивается эмбриональное развитие у животных и растений? Что означает термин «эмбрион»?
3. Какие органы образуются из каждого зародышевого листка?

**Работа  
с текстом**

**4. Прочитайте следующий текст.**

Эмбрионы птиц развиваются в яйце. Организм матери не может снабжать их питательными веществами, поэтому в яйце запасено всё необходимое. Из-за этого яйцеклетки птиц имеют огромные размеры. Однако отложенное птицей яйцо не является зиготой. Оплодотворение у птиц внутреннее, и дробление зиготы начинается внутри материнского организма, когда яйца как такового ещё нет. За время продвижения яйцеклетки по яйцеводу её диаметр увеличивается в десятки раз. Это связано с накоплением желтка. В ходе дробления огромная клетка не делится вся полностью. Дробится примерно 0,002 всего объёма яйцеклетки. В результате зародыш приобретает вид диска на одном из полюсов яйца. Постепенно накапливается белок, образуется скорлупа. К моменту откладывания яйца зародыш находится на стадии бластулы или гастролы.

*По ходу чтения наклеивайте на поля учебника стикеры и делайте на них пометки: «√» — уже знал; «+» — новое; «-» — думал иначе; «?» — не понял, есть вопросы.*

*По результатам чтения заполните таблицу (сначала целиком первый столбец, потом второй и т. д.):*

| √ | + | - | ? |
|---|---|---|---|
|   |   |   |   |

*В классе обсудите записи, внесённые в таблицу.*

**К следующему  
уроку**

Как регулируется работа генов у эукариот? (§ 19.)

**§ 27**

**Постэмбриональное развитие**

• Прямое и непрямое развитие • Апоптоз

**Постэмбриональное развитие.** Стадия эмбрионального развития заканчивается у животных рождением или вылуплением из яйца детёныша, у растений — прорастанием семени. Следующую стадию — развитие организма до наступления половой зрелости — называют *постэмбриональным развитием*. У различных видов организмов этот период протекает по-разному.

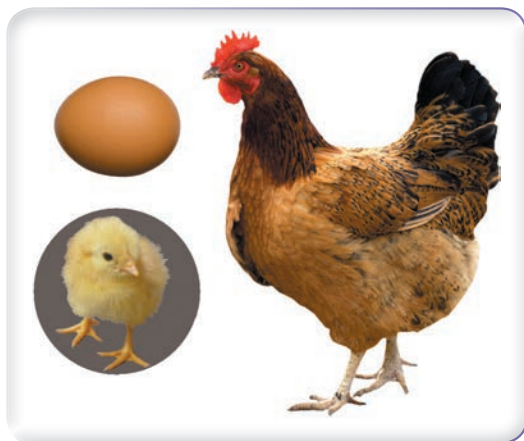


Рис. 39. Прямое развитие

**Постэмбриональное развитие животных.** У многих животных, включая человека, детёныши появляются на свет хотя и беспомощными, неспособными к самостоятельной жизни, но похожими на взрослый организм. В постэмбриональный период у таких животных происходит рост и созревание многих органов и систем — нервной, пищеварительной, половой, иммунной\*. В этом случае говорят о *прямом постэмбриональном развитии* (рис. 39).



**Прямое постэмбриональное развитие** — это развитие, при котором рождающийся организм морфологически похож на взрослый организм.



Рис. 40. Непрямое развитие:  
А — головастик; Б — взрослая лягушка

У многих животных, таких, как членистоногие\* и амфибии\*, вылупившиеся из яиц детёныши зачастую совсем не похожи на взрослые организмы. Например, гусеница — личинка бабочки — очень сильно отличается от взрослого насекомого и строением, и способом питания, и местом обитания. Головастик похож скорее на рыбу, чем на взрослую лягушку (рис. 40). Постэмбриональное развитие таких животных включает в себя одно или несколько превращений, когда строение животного изменяется — исчезают одни органы, появляются другие. Например, у головастика исчезают жабры и хвост, образуются лёгкие и конечности.



**Непрямое постэмбриональное развитие (развитие с превращением)** включает глубокие морфологические и физиологические преобразования организма, в том числе образование или исчезновение органов, изменение способа питания и среды обитания.

У многих насекомых постэмбриональное развитие включает ещё одну стадию — куколку, во время которой практически полностью исчезают личиночные внутренние органы, заменяясь новыми, характерными для взрослого насекомого.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



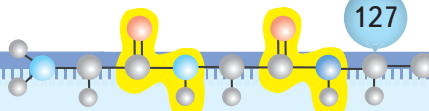
По сравнению с прямым постэмбриональным развитием развитие с превращением представляет собой значительное усложнение. При этом приходится уничтожать целые органы и создавать новые. Это требует значительных затрат ресурсов, во время смены стадий организмы очень уязвимы. Как вы думаете, почему всё-таки такой способ развития закрепился в эволюции? Почему млекопитающие и птицы «предпочли» прямое развитие?

В ходе индивидуального развития любого многоклеточного организма время от времени возникает необходимость избавиться от клеток, ставших ненужными или представляющими опасность для организма. Например, у человека в ходе эмбриогенеза закладываются плавательные перепонки между пальцами. Так как они не нужны, они «кончают жизнь самоубийством», подчиняясь определённым сигналам. Такой же механизм заставляет гибнуть клетки, ставшие злокачественными, клетки с повреждённой ДНК, которую не удаётся исправить. Такая смерть клеток — не «несчастный случай», а так называемая запрограммированная клеточная гибель — *апоптоз*.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Назовите насекомых, для которых характерно непрямое постэмбриональное развитие, включающее стадии личинки и куколки.

**Постэмбриональное развитие растений.** У растений между периодами эмбриогенеза и дальнейшим развитием организма может проходить немало времени. Семена, защищённые оболочками, могут сохранять жизнеспособность в течение многих лет. Для прорастания им нужны особые условия, прежде всего влажность и определённая температура. При прорастании в клетках зародыша активируются ферменты, начинается использование запасных питательных веществ, деление клеток, рост и развитие органов, появляется *проросток*, дальнейший рост и развитие которого приводят к образованию взрослого растения.





Вопросы  
и упражнения

Работа  
с информацией

К следующему  
уроку

1. Какой период онтогенеза называют постэмбриональным? Какие существуют варианты постэмбрионального развития?
2. Что такое апоптоз? В каких случаях его наблюдают?

3. Создайте компьютерную презентацию по теме «Развитие с превращением у животных». Иллюстрации подберите в Интернете.

Что такое мейоз? Как он протекает? (§ 24.) Как регулируется работа генов у многоклеточных организмов? (§ 19.)

## § 28 Дифференцировка клеток

• Дифференцированная клетка • Половые хромосомы • Аутосомы

**Дифференцировка клеток.** Все клетки зародыша, а затем и взрослого организма образуются из зиготы путём многократных митотических делений и имеют одинаковые гены. Каким же образом клетки разных органов и тканей оказываются разными по своему строению и функциям, т. е. *дифференцированными* (от лат. *differentia* — различие)? Дело в том, что специфические свойства клеток определяются белками, которые синтезируются в этих клетках. Разные типы дифференцированных клеток синтезируют разные белки. Это объясняется тем, что в клетках многоклеточных организмов никогда не работают все имеющиеся в них гены, а работает только небольшая их часть. Дифференцировка и происходит в результате включения одних генов и выключения других. В ходе индивидуального развития именно эти работающие в определённом органе или ткани гены и создают специфичность строения и функционирования клеток разных органов (вспомните § 7 и рис. 10).



**Дифференцировка** — это приобретение клетками специфических особенностей строения, характерных для определённой ткани, и способности выполнять тканевые функции.

Специфичность работы клеток зачатков органов возникает не сразу, а лишь на определённой стадии развития зародыша. На ранних стадиях дробления отдельные клетки многоклеточного зародыша ещё

не дифференцированы и, если их пересадить на другое место, могут изменить ход своего развития.

В процессе развития эмбриона клетки мезодермы, которые дают начало хорде, инициируют формирование нервной пластинки из расположенной над ними спинной эктодермы. Если на стадии гастрюлы пересадить этот участок мезодермы от одного зародыша под брюшную эктодерму другого зародыша, то пересаженный участок даст начало второй хорде и инициирует развитие второй нервной трубки, а затем второго головного и спинного мозга. Таким образом, пересаженный участок является *организатором* — он направляет развитие других клеток.

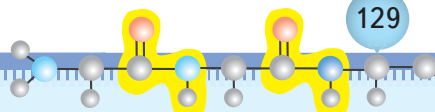
Клетки некоторых участков эмбриона дифференцируются раньше других и могут влиять на развитие соседних органов, «выключая» или «включая» транскрипцию определённых генов. Регуляторами активности генов служат синтезируемые этими клетками различные молекулы — белки и вещества небелковой природы (вспомните § 19).

Дифференцировка клеток может происходить и во взрослом организме. Например, клетки крови постоянно образуются в организме в ходе дифференцировки из недифференцированных клеток-предшественников.

**Определение пола.** Особым типом дифференцировки является определение половой принадлежности организма. У большинства эукариотических организмов существует два пола — мужской и женский. Существует несколько механизмов определения пола, характерных для разных групп организмов.

Для большинства животных характерно *хромосомное определение пола*. Рассмотрим его на примере плодовой мушки дрозофилы, на которой проведено множество генетических исследований. В соматических клетках дрозофилы четыре пары хромосом. В их число входят три пары *аутосом*, т. е. хромосом, одинаковых у самца и самки, и одна пара хромосом, различных у особей мужского и женского пола. Эти хромосомы, как было установлено, отвечают за определение пола и поэтому были названы *половыми хромосомами*.

В клетках самок мух дрозофил имеются две одинаковые половые хромосомы, которые условно обозначают как X-хромосомы. Следовательно, в диплоидных соматических клетках самки набор половых хромосом — XX. В соматических клетках самца мухи дрозофилы X-хромосома только одна, но зато есть ещё хромосома, которой не бывает у самок. Её называли Y-хромосомой. Набор половых хромосом самца обозначают XY.



Нарисуйте схему мейоза у организма мужского пола с одной парой аутосом и с парой половых хромосом.

Следовательно, все женские гаметы у дрозофилы имеют по одному набору аутосом и одной  $X$ -хромосоме. Организмы, производящие один тип гамет, называют *гомогаметными*; значит, самки дрозофилы гомогаметны. Самцы дрозофилы *гетерогаметны*, так как производят два типа гамет: половина сперматозоидов имеет набор аутосом и  $X$ -хромосому, а другая половина — набор аутосом и  $Y$ -хромосому (рис. 41).  $X$ -хромосома и  $Y$ -хромосома сильно различаются по строению. Различаются они и по набору генов, который в них содержится.

В целом  $X$ - и  $Y$ -хромосома негомологичны. Для правильного расхождения хромосом в мейозе необходима конъюгация гомологичных хромосом. Чтобы не попасть в одну и ту же гамету,  $X$ -хромосома и  $Y$ -хромосома тоже должны конъюгировать. Поэтому у них есть небольшие гомологичные участки, содержащие одни и те же гены. Эти участки очень невелики, но достаточны для обеспечения конъюгации.

Поскольку гаметы с  $X$ - и  $Y$ -хромосомой в результате мейоза образуются у самцов в равных количествах, то ожидаемое отношение полов составляет  $1 : 1$ , что и совпадает с фактически наблюдаемым. Сходный способ определения пола присущ многим животным, всем млекопитающим, в том числе и человеку.

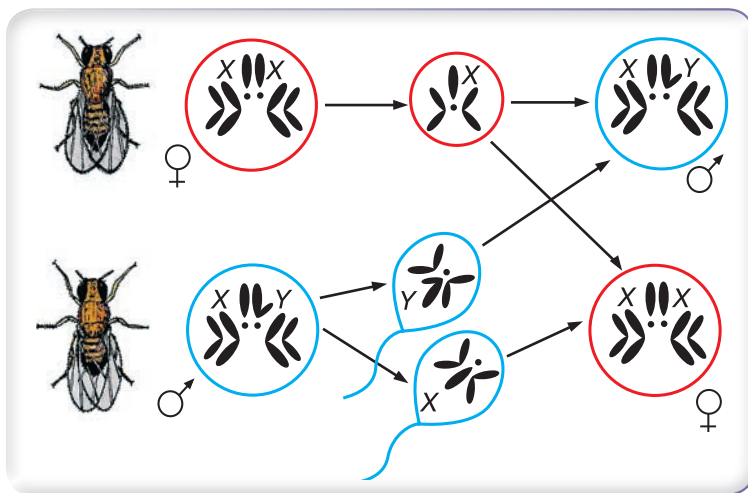


Рис. 41. Хромосомные комплексы самца и самки дрозофилы

У птиц и некоторых бабочек пол определяется по такому же принципу, однако у них одинаковые половые хромосомы (их обозначают буквой Z) имеют самцы, а у самок половые хромосомы разные — ZW. А у австралийского примитивного млекопитающего утконоса целых 10 половых хромосом — пять X-хромосом и пять Y-хромосом!

У некоторых животных пол особи определяется другими способами. Например, у крокодилов пол детёныша зависит от того, при какой температуре развивалось яйцо. В прохладных условиях (на краю гнезда) зародыш развивается как самка, при более высокой температуре (в центре гнезда) — как самец.

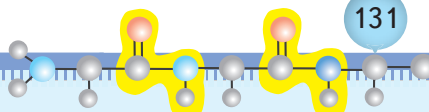
### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



У некоторых насекомых, таких, как пчёлы и муравьи, половых хромосом нет. У них самки развиваются из оплодотворённых диплоидных зигот, а самцы — из гаплоидных неоплодотворённых яиц. Таким образом, появление самцов зависит от того, произойдёт оплодотворение или нет. В связи с этим у таких насекомых количество самцов не равно количеству самок, а значительно меньше. Как вы думаете, почему такой способ определения пола свойствен только общественным насекомым, а у остальных насекомых пол определяется половыми хромосомами?

Определение принадлежности к тому или другому полу в ходе индивидуального развития — очень сложный процесс, зависящий не только от половых хромосом. Ведь функционирование особей одного пола не ограничивается производством гамет. Важнейшую роль играет и выполнение других обязанностей — ритуалов ухаживания, построения гнезда, выкармливания потомства, а для человека ещё и осознания себя принадлежащим к определённому полу.

У человека известен так называемый синдром Морриса. У таких людей имеется мутация гена, кодирующего рецептор основного мужского полового гормона — тестостерона. В результате, несмотря на наличие Y-хромосомы и нормальный синтез тестостерона, клетки развивающегося эмбриона не реагируют на сигналы тестостерона и развиваются по женскому типу. Рождаются женщины с мужским генотипом XY. Как правило, для таких женщин характерны красивая внешность и высокий интеллект. Они нередко предпочитают традиционно «мужские» занятия, например, военное дело. Учёные предполагают, что синдром Морриса был у французской героини Жанны д'Арк.



### Вопросы и упражнения

1. Какие из перечисленных клеток являются дифференцированными?

*Клетка печени, нейрон, лейкоцит, клетка обонятельного эпителия, клетка бластоцисты, зигота.*

2. Являются ли яйцеклетка и сперматозоид дифференцированными клетками?

### Работа с информацией

3. Создайте компьютерную презентацию по теме «Хромосомное и нехромосомное определение пола у животных». Иллюстрации подберите в Интернете.

### Работа с текстом

4. На основании материала сформулируйте определения понятий «половая хромосома», «аутосома».

### К следующему уроку

Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека, как осуществляется нервная и гуморальная регуляция жизнедеятельности. Какие системы называют открытыми?

(Введение.) Что такое иммунитет? Какой механизм иммунитета вам известен? (§ 4.)

## § 29 Развитие взрослого организма

• Гомеостаз • Саморегуляция • Иммунная система • Стволовые клетки

**Гомеостаз.** Любой организм, даже одноклеточный, представляет собой очень сложную многоуровневую систему из огромного множества элементов. Все эти элементы связаны между собой прямыми и обратными связями. Это означает, что они обмениваются *информацией*. Например, у одноклеточных дрожжей более 6000 генов, около 1500 разных белков, которые связаны друг с другом почти 2000 взаимодействий. А в организме взрослого человека около 100 триллионов клеток, которые организованы примерно в 350 типов тканей. Все эти элементы взаимодействуют друг с другом, обмениваясь сигналами, которые тоже могут быть разными. Для живых систем характерно возникновение, хранение, передача и реализация гигантских массивов информации.

Все живые организмы являются открытыми системами, т. е. они обмениваются энергией, веществом и информацией с окружающей средой. Важнейшим свойством сложных открытых систем является способность к поддержанию относительного постоянства своих параметров. В применении к живым системам это поддержание постоянства внутренней среды — химического, ионного и газового состава,

постоянный синтез нужных веществ и выведение или разрушение ненужных или вредных.



Способность биологических систем поддерживать постоянство своего состава и свойств называют **гомеостазом**.

**Саморегуляция.** Условия, в которых живут организмы, постоянно меняются. Часто эти изменения носят резко выраженный характер. Изменяется температура, освещённость, влажность, количество корма, появляются и исчезают инфекционные агенты, паразиты и т. д. Для поддержания гомеостаза в таких условиях любой организм должен адекватно реагировать на все изменения внешних факторов, соответствующим образом меняя своё функционирование, т. е. осуществляя *саморегуляцию*.

#### ТРЕНИРУЕМСЯ

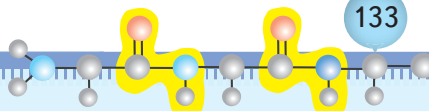
Когда человеку становится холодно, он начинает непроизвольно дрожать. Каков биологический смысл этого явления?

Саморегуляция позволяет организму эффективно приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Процессы приспособления организма происходят постоянно и не прекращаются вплоть до его гибели.

**Уровни приспособления организма к изменяющимся условиям.** Один из важнейших уровней приспособления организма — *клеточный*. Он свойствен всем организмам — и одноклеточным, и многоклеточным. Во всех клетках происходят самые разные процессы, причём происходить они должны только в то время, когда это необходимо. Например, ферменты для расщепления того или иного вещества нужны только тогда, когда это вещество в клетке есть. Только в это время и включается синтез этих ферментов. Когда вещества нет, синтез прекращается, на него не тратятся ресурсы (см. § 18, 19).

Другой уровень, на котором происходит приспособление организма к условиям окружающей среды, — *тканевый*. Всем хорошо известно, что занятия спортом приводят к мощному развитию мышечной ткани. Не менее важна тренировка и для мозга — при обучении клетки головного мозга образуют новые отростки, возникают новые межнейронные связи. С возрастом эта способность нервных клеток снижается. Именно поэтому интенсивное обучение в детском возрасте является условием максимального умственного развития.

**Иммунитет.** Особую роль в поддержании постоянства внутренней среды играет *иммунная (защитная) система\**. Как вы помните, особые белки — антитела в силу своего строения способны узнавать антигены — молекулы (или их части), которые являются чужими для данного





организма. Важнейшим свойством иммунной системы является способность сохранять память обо всех встреченных антигенах. Благодаря этому человек или животное (иммунная система есть у всех позвоночных), переболев инфекционным заболеванием, приобретает иммунитет — невосприимчивость именно к этой инфекции (см. § 4). Это происходит потому, что специальные клетки иммунной системы (*клетки памяти*) сохраняют на многие годы информацию о встрече с этим антигеном.

Пользуясь этим свойством организма, врачи проводят *вакцинацию* — вводят в организм убитый или ослабленный инфекционный агент (вирус или бактерию), а иногда только фрагмент его оболочки. Этот чужеродный агент вызывает иммунную реакцию — вырабатывается иммунитет. При повторной встрече с этим антигеном клетки памяти очень быстро запускают синтез антител и заболевание не развивается или протекает в более лёгкой форме, без осложнений.

Иммунитет охраняет «генетический суверенитет» организма, не допуская проникновения и реализации чужой генетической информации. «Чужими» могут стать и собственные клетки организма, если их генетическая информация изменится — например, они станут раковыми. Одна из функций иммунитета — предотвращать развитие злокачественных заболеваний.

**Стволовые клетки.** В течение жизни организм постоянно встречается с различными неблагоприятными воздействиями. Это может быть несчастный случай — ожог, рана, заболевание. При этом, хотя жизнедеятельность самого организма сохраняется, многие его клетки погибают.

Клетки многих тканей имеют относительно небольшую продолжительность жизни, так как в ходе выполнения их функций в них накапливаются различные повреждения.

Клетки печени человека живут в среднем около пяти месяцев, эритроциты — около трёх месяцев, клетки кожи — около 30 дней. Нейроны могут жить много лет, в течение всей жизни индивидуума.

Одно из проявлений гомеостаза — приблизительно постоянное количество клеток организма в течение жизни. Дифференцированные клетки, т. е. клетки, выполняющие тканевые функции, теряют способность делиться, поэтому для поддержания постоянства количества клеток в организме существует специальный резерв — *стволовые клетки*. Эти недифференцированные клетки сохраняют способность к делению. Стволовыми клетками являются клетки зародышей на самых ранних стадиях развития, например внутренние клетки бластоцисты.

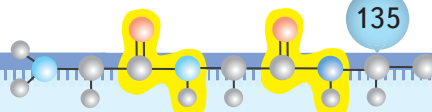
Во взрослом организме такие клетки есть во всех тканях, даже в нервной (хотя и говорят, что нервные клетки не восстанавливаются, в очень ограниченной степени это возможно).

Обычно стволовые клетки определённой ткани уже частично дифференцированы — они способны дифференцироваться в клетки только этой ткани. Например, стволовая клетка нервной системы (нейробласт) может дифференцироваться в разные виды нервных клеток, но не в лейкоциты. Но некоторые виды стволовых клеток, например стволовые клетки костного мозга или жировой ткани, способны дифференцироваться в самые разные клетки — мышечные, костные, клетки печени и т. д.

В случае необходимости стволовая клетка делится. Из двух получившихся клеток одна остаётся стволовой, а другая начинает дифференцироваться. Направление дифференцировки зависит от того, какой сигнал эти клетки получают от соседних клеток. Некоторые из этих сигналов уже расшифрованы. Когда учёные полностью поймут, как «объяснить» стволовым клеткам, в каком направлении им нужно дифференцироваться, станет возможным выращивание «запасных частей» для человека — тканей и органов, которые в результате заболевания или травмы перестали работать. Некоторые успехи в этой области уже достигнуты — с помощью стволовых клеток взрослого организма лечат последствия инфарктов и инсультов, травм спинного мозга, злокачественные заболевания крови. Использование в медицинских целях эмбриональных стволовых клеток человека, которые можно получить, разрушив бластоцисту, в большинстве развитых стран запрещено законодательством.

**Влияние внешних условий на раннее развитие организмов.** Способность к саморегуляции и к эффективному поддержанию гомеостаза возникает у организмов не сразу. В течение эмбрионального и постэмбрионального развития, когда многие защитные системы ещё не сформировались, организмы особенно уязвимы для действия повреждающих факторов. Поэтому и у животных, и у растений зародыш защищён специальными оболочками или самим организмом матери. Питательные вещества зародыш получает непосредственно от материнского организма либо из специальной питающей ткани.

Употребление будущей матерью алкоголя, наркотиков\*, курение табака, злоупотребление лекарствами часто приводят к необратимому повреждению эмбриона и последующему рождению детей с умственной отсталостью или врождёнными уродствами. Это связано с тем, что, например, алкоголь и никотин угнетают клеточное дыхание.





Недостаточное снабжение кислородом приводит к тому, что в формирующихся органах образуется меньшее количество клеток, органы оказываются недоразвитыми. Особенно чувствительна к недостатку кислорода нервная ткань.

В постэмбриональном периоде развивающиеся организмы также очень чувствительны к вредным воздействиям среды. Это объясняется тем, что формирование систем поддержания гомеостаза продолжается и после рождения. Поэтому алкоголь, никотин, наркотики, являющиеся ядами и для взрослого организма, особенно опасны для детей.

### Вопросы и упражнения

1. Приведите примеры поддержания гомеостаза растениями и теплокровными животными. Какие параметры их внутренней среды поддерживаются наиболее строго?
2. Почему для вакцинации можно использовать не вирус или бактерию, а только некоторые молекулы, входящие в их состав?
3. Обсудите в классе проблему использования стволовых клеток человека для лечения различных заболеваний. Какие стволовые клетки предпочтительнее использовать — эмбриональные, донорские или собственные клетки больного? Почему?

### Работа с информацией

4. Найдите в Интернете информацию об анабиозе животных. Каким животным он свойствен? В чём смысл этого явления? Можно ли способность впадать в анабиоз рассматривать как пример саморегуляции?

### Работа с текстом

5. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «вакцинация», «клетки памяти», «стволовые клетки».
6. Прочитайте заключение к главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
7. Напишите собственное заключение к данной главе.

### Тестовые задания

1. В ходе эмбрионального развития из мезодермы образуются
  - 1) нервная система
  - 2) клетки крови, кости и хрящи
  - 3) эпителий желудка
  - 4) печень
2. Непрямое развитие свойственно
  - 1) амёбам
  - 2) земноводным
  - 3) рептилиям
  - 4) прокариотам
3. Выберите верные утверждения.
  - 1) Пол будущего организма может определяться условиями внешней среды во время эмбрионального развития.
  - 2) Дифференцировка клеток связана с выключением одних генов и включением других.

- 3) В каждой дифференцированной клетке в каждый момент времени работает только один ген.
  - 4) Во взрослом организме есть недифференцированные клетки.
  - 5) Дифференцировка клеток свойственна только животным.
  - 6) Дифференцировка клеток происходит только во время эмбриогенеза.
  - 7) Эмбриональное развитие внутри материнского организма свойственно только позвоночным животным.
4. Установите соответствие между объектами и стадией онтогенеза.

**ОБЪЕКТ**

**СТАДИЯ ОНТОГЕНЕЗА**

А. гаурула

1) эмбриональное развитие

Б. личинка

2) постэмбриональное развитие

В. нервная трубка

Г. метаморфоз

Д. проросток

Е. бластоциста

Ж. энтодерма

З. гусеница

*К следующему уроку*

Повторите § 24 (мейоз, разнообразие гамет).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**О**нтогенез — это развитие организма от его зарождения до смерти. В ходе онтогенеза взаимодействие генома и внешних условий приводит к росту и развитию индивидуумов, каждый из которых является уникальным. Именно в ходе онтогенеза осуществляется сохранение, передача и реализация наследственной информации. Онтогенез включает в себя дифференцировку клеток, которая и представляет собой реализацию множества генетических программ. Способность клеток к дифференцировке сделала возможным возникновение огромного разнообразия многоклеточных организмов, приспособление их к условиям среды, выработку сложных механизмов иммунитета, многоуровневой регуляции процессов, протекающих в организме. Способность к поддержанию гомеостаза обеспечила устойчивость организмов в условиях меняющейся среды. Однако эта способность безгранична. Многие природные и антропогенные воздействия могут привести к серьёзным нарушениям работы организма.

### ГЛАВА 7 ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

**Л**юдей всегда волновал вопрос о причинах сходства родителей и потомков, о природе вновь возникающих наследственных изменений. Важнейшие закономерности наследственности выявил выдающийся чешский исследователь Грегор Мендель. Он показал, что признаки организмов определяются *дискретными* (отдельными) наследственными факторами. Работа Г. Менделя опередила своё время и поэтому оставалась неизвестной почти 35 лет — с 1865 до 1900 г.

Переоткрытие законов Менделя вызвало стремительное развитие науки о наследственности и изменчивости организмов, получившей название **генетики**. Элементарные единицы наследственности стали называть генами. Было доказано, что гены находятся в хромосомах.

В настоящее время установлено, что ген представляет собой участок молекулы ДНК. Гены определяют строение биополимеров живой клетки и тем самым участвуют в формировании признаков или свойств организма (см. § 15).

§ 30

### *Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя*

• Гибриды • Доминантный и рецессивный признаки • Расщепление • Чистые линии • Аллели • Гомозиготный и гетерозиготный организмы

**Гибридологический метод.** Основной метод, который Г. Мендель разработал и положил в основу своих опытов, называют *гибридологическим*. Суть его заключается в скрещивании организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам (*гибридизации*). Поскольку потомков от таких скрещиваний называют *гибридами*, то и метод получил название гибридологического.

Г. Мендель проводил опыты с горохом. Одна из особенностей метода Менделя состояла в том, что он использовал для экспериментов

*чистые линии*, т. е. растения, в потомстве которых при самоопылении не наблюдалось разнообразия по изучаемому признаку. Другой важной особенностью гибридологического метода было то, что Г. Мендель изучал наследование *альтернативного* (взаимоисключающего, контрастного) проявления одного признака. Например, растения низкие и высокие (признак — высота растения); цветки белые и пурпурные (признак — окраска цветка); форма семян гладкая и морщинистая и т. д. Математическая обработка опытных данных позволила Менделю установить количественные закономерности в передаче изучаемых признаков. Существенным было то, что Мендель в своих опытах шёл аналитическим путём: он наблюдал наследование не всех признаков сразу, а лишь одной пары (или небольшого числа пар) альтернативных признаков.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

При разведении породистых животных, например собак или лошадей, заводчики очень тщательно подбирают родительские пары для получения потомства. Как вы думаете, чем отличается чистопородное разведение животных (или сортов растений) от тех скрещиваний, которые осуществлял Мендель?

**Единообразие первого поколения (первый закон Менделя).** Среди множества сортов гороха Мендель выбрал для первого эксперимента два, отличающиеся по одному признаку — окраске семян. Семена одного сорта гороха были жёлтые, а другого — зелёные.

В случае когда родительские организмы отличаются друг от друга по одному изучаемому признаку, скрещивание называют **моногибридным**.

Г. Мендель произвёл искусственное опыление, скрестив эти два сорта гороха. Независимо от того, к какому сорту принадлежали материнские растения, гибридные семена оказались жёлтыми.

Следовательно, у гибридов первого поколения проявился признак только одного родителя. Такие признаки Г. Мендель назвал *доминантными*. Признаки, не проявляющиеся у гибридов первого поколения, он назвал *рецессивными*.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

При скрещивании белой и чёрной мышей потомство получается чёрным. Какой признак в данном случае доминантный? Какой признак рецессивный?



В опытах с горохом признак жёлтой окраски семян доминировал над признаком зелёной окраски и все гибридные семена имели одинаковую окраску. Таким образом, в потомстве (среди гибридов) Мендель обнаружил *единообразие первого поколения*. В опытах, где скрещиваемые сорта отличались и по другим признакам, были получены такие же результаты: доминирование одного признака над другим и единообразие первого поколения.

Впоследствии генетики, изучая наследование разнообразных признаков у растений, животных, грибов, обнаружили, что в парах альтернативных признаков доминирование наблюдается не всегда. А вот единообразие первого поколения наблюдается обязательно.



### **Закон единообразия гибридов первого поколения**

При скрещивании двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все гибриды первого поколения оказываются единообразными.

В дальнейшем это явление получило название *первого закона Менделя*.

**Расщепление в потомстве гибридов (второй закон Менделя).** Из гибридных семян гороха Г. Мендель вырастил растения, которые путём самоопыления произвели семена второго поколения. Среди них оказались не только жёлтые семена, но и зелёные. Это явление Мендель назвал *расщеплением признаков*. Всего он получил 6022 жёлтых семян и 2001 зелёное. Таким образом,  $\frac{3}{4}$  семян гибридов второго поколения имели жёлтую окраску и  $\frac{1}{4}$  — зелёную. Следовательно, отношение числа потомков второго поколения с доминантным признаком к числу потомков с рецессивным признаком оказалось равным 3 : 1.

Анализ второго поколения от многочисленных скрещиваний растений, обладавших другими парами признаков, дал такие же результаты. Основываясь на этих опытах, Мендель сформулировал свой второй закон — закон расщепления.



### **Закон расщепления**

В потомстве, полученном от скрещивания гибридов первого поколения, наблюдается явление расщепления в отношении 3 : 1.

Это означает, что три четверти потомков имеют доминантный признак, а одна четверть — рецессивный.

**Гомозиготные и гетерозиготные особи.** Для того чтобы выяснить, как будет осуществляться наследование признаков при самоопылении в третьем поколении, Мендель вырастил гибридные растения второго поколения и проанализировал потомство, полученное от их самоопыления. Он выяснил, что все растения, выросшие из зелёных семян, давали только зелёные семена. А в потомстве гибридов, выросших из жёлтых семян, лишь  $\frac{1}{3}$  растений второго поколения при самоопылении производила жёлтые семена. У оставшихся  $\frac{2}{3}$  растений второго поколения, выросших из жёлтых семян, наблюдалось расщепление в отношении 3 (с жёлтыми семенами) к 1 (с зелёными семенами). Таким образом, эти растения были подобны гибридам первого поколения.

Итак, Менделем впервые был установлен факт, свидетельствующий о том, что растения, сходные по внешнему виду, могут различаться по наследственным свойствам. Особи, не дающие расщепления признаков в следующем поколении, получили название *гомозиготных* (от греч. «гомойос» — равный, «зигота» — оплодотворённая яйцеклетка). Особи, в потомстве которых обнаруживается расщепление, называли *гетерозиготными* (от греч. «гетерос» — другой). Значит, чистые линии, которые использовал Мендель, были представлены гомозиготными растениями.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

При скрещивании двух чёрных морских свинок у них родились чёрные и белые детёныши. Свинки-родители были гомо- или гетерозиготными?

**Аллельные гены.** Какова причина расщепления признаков в потомстве гибридов? Почему в первом, втором и последующих поколениях возникают особи, дающие в результате скрещивания потомство и с доминантными, и с рецессивными признаками? Вспомним, что соматические клетки большинства организмов являются диплоидными (см. § 24). Значит, у каждой хромосомы и у каждого гена в соматической клетке есть гомолог. Другими словами, каждый ген в соматической клетке находится в двух экземплярах. Эти два экземпляра гена могут быть абсолютно одинаковыми, а могут несколько отличаться друг от друга, хотя и отвечают за один и тот же признак.

Гены, находящиеся в идентичных участках гомологичных хромосом и определяющие альтернативное развитие одного и того же признака, называют **аллельными генами** (или **аллелями**).



Аллель, определяющий доминантный признак, принято называть *доминантным аллелем*, а аллель, определяющий рецессивный признак, — *рецессивным аллелем*. У гомозиготных организмов два аллеля одного гена одинаковы, а гетерозиготные организмы содержат два разных аллеля одного гена.

Не все гены существуют в виде двух аллелей. Например, гены, кодирующие белки, которые участвуют в упаковке ДНК в хромосомах, имеют только один аллель. Это объясняется тем, что эти белки жизненно важны для любой клетки и любое изменение в них для клеток смертельно. Другие гены могут существовать в нескольких аллельных состояниях. Например, I, II и III группы крови человека обусловлены тремя разными аллелями одного гена.

**Причина расщепления у гибридов.** Любой диплоидный организм, будь то растение, животное или человек, содержит в каждой клетке два аллеля любого гена. Исключение составляют половые клетки — гаметы. В результате мейоза число хромосом в них уменьшается в два раза, поэтому каждая гамета имеет лишь по одному аллельному гену.

#### Общепринятые символы записи скрещиваний

$P$  — родительское поколение;

$F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_n$  — первое, второе,  $n$ -ное поколения;

$\times$  — скрещивание;

♂ (щит и копьё Марса) — мужской пол;

♀ (зеркало Венеры) — женский пол;

Прописная латинская буква — доминантный аллель;

строчная латинская буква — рецессивный аллель.

#### Внимание!

- В записи генотипов диплоидных организмов **всегда** должно быть две буквы, обозначающие аллели одного гена ( $Aa$ ,  $Bb$  и др.).
- Одной буквой обозначают **только** генотип гамет.
- Если неизвестно, является ли организм с доминантным признаком гомо- или гетерозиготным, на втором месте **обязательно** ставится прочерк ( $A-$ ).

Исходные родительские растения в рассматриваемом опыте Менделя были гомозиготными. Следовательно, скрещивание можно записать так:

$P$      $AA$  (жёлтые)     $\times$      $aa$  (зелёные)

Очевидно, что каждый из родителей способен производить гаметы только одного сорта, причём растения, имеющие два доминантных гена  $AA$ , дают только гаметы, несущие ген  $A$ , а растения с двумя рецессивными генами  $aa$  образуют половые клетки с геном  $a$ .

В первом поколении ( $F_1$ ) всё потомство получается гетерозиготным ( $Aa$ ) и имеет семена только жёлтого цвета, так как доминантный ген  $A$  подавляет действие рецессивного гена  $a$ :

$$\begin{array}{rcccl}
 P & & \text{♀ } AA \text{ (жёлтые)} & \times & \text{♂ } aa \text{ (зелёные)} \\
 \text{Гаметы} & & A & & a \\
 & & \downarrow & & \\
 F_1 & & Aa \text{ (жёлтые)} & & 
 \end{array}$$

Такие гетерозиготные растения  $Aa$  способны производить гаметы двух сортов, несущие гены  $A$  и  $a$ . При оплодотворении возникает четыре типа зигот:

$$\begin{array}{rcccl}
 P & & \text{♀ } Aa & \times & \text{♂ } Aa \\
 \text{Гаметы} & & A, a & & A, a \\
 & & \swarrow \quad \searrow \quad \swarrow \quad \searrow & & \\
 F_2 & & AA & Aa & Aa & aa \\
 & & (AA : 2Aa : aa) & & 
 \end{array}$$

Поскольку в нашем опыте гетерозиготные семена  $Aa$  также окрашены в жёлтый цвет, полученное в  $F_2$  соотношение жёлтых и зелёных семян можно записать как  $3A- : 1aa$ . Прочерк означает, что на этом месте может находиться как доминантный, так и рецессивный аллель данного гена. Понятно, что  $\frac{1}{3}$  растений, которые выросли из жёлтых семян, имеющих гены  $AA$ , при самоопылении снова даёт только жёлтые семена. У остальных  $\frac{2}{3}$  растений с жёлтыми семенами, имеющих гены  $Aa$ , так же как у гибридных растений из  $F_1$ , будут формироваться два разных типа гамет, и в следующем поколении при самоопылении произойдёт расщепление признака окраски семян на жёлтые и зелёные в соотношении  $3 : 1$ .

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Запишите схему скрещивания морских свинок из предыдущего задания (см. с. 141).

Таким образом, расщепление в потомстве гибридных растений — это результат наличия у них двух аллелей гена, ответственного за развитие одного признака, например окраски семян.

### Вопросы и упражнения

1. В чём сущность гибридологического метода?
2. Какие гены называют аллельными?

### Работа с информацией

3. Найдите в литературе или в Интернете примеры пар доминантных и рецессивных признаков животных (например, мыши), определяемых разными аллелями одного гена. Некоторые подобные признаки человека иллюстрирует второй форзац учебника. На основании найденной вами информации и материала учебника составьте таблицу:

| Доминантный признак | Рецессивный признак |
|---------------------|---------------------|
|                     |                     |

### Работа с текстом

4. Прочитайте параграф и сформулируйте определения понятий «чистая линия», «гибрид», «гомозигота», «гетерозигота».

### К следующему уроку

Что такое мутация? (Биология, 9 кл.) Какие клетки называют гаметам? Какой набор хромосом называют гаплоидным? (§ 22.)

## § 31 Генотип и фенотип

• Генотип • Фенотип • Неполное доминирование • Кодоминирование

**Фенотип и генотип.** Рассматривая результаты самоопыления гибридов  $F_2$ , мы обнаружили, что растения, выросшие из жёлтых семян, будучи внешне сходными, обладают различной комбинацией аллелей. В генетике совокупность всех признаков организма, начиная с внешних и кончая особенностями строения и функционирования клеток и органов, принято называть *фенотипом*. Совокупность всех генов (и всех аллелей) организма составляет его *генотип*. Таким образом, явление доминирования приводит к тому, что при одинаковом фенотипе особи могут обладать различными генотипами. Фенотип формируется на основе генотипа под влиянием условий внешней среды (см. § 36).

**Генотип** — это совокупность всех генов (и всех аллелей) организма;  
**фенотип** — совокупность всех его признаков.

**Неполное доминирование.** Далеко не всегда гетерозиготные организмы по фенотипу точно соответствуют родителю, гомозиготному по доминантному гену. Часто гетерозиготные потомки имеют промежуточный фенотип, в таких случаях говорят о *неполном доминировании* (рис. 42). Например, при скрещивании растений садовой земляники с красными ягодами ( $AA$ ) с растением, у которого ягоды белые ( $aa$ ), все гибриды  $F_1$  имеют розовые ягоды ( $Aa$ ). Почему? Дело в том, что красная окраска обусловлена пигментом (красящим веществом), за синтез которого в клетках отвечает аллель  $A$ . Рecessивный аллель  $a$  не способен обеспечить синтез пигмента, поэтому ягоды у рецессивных гомозигот белые. У гетерозигот  $Aa$  только один доминантный аллель, поэтому у них синтезируется половинное количество пигмента, и окраска ягод промежуточная — розовая. При скрещивании между собой гибридов с розовой окраской ягод в  $F_2$  происходит расщепление в отношении 1 (красные ягоды) : 2 (розовые ягоды) : 1 (белые ягоды).

**Правило чистоты гамет.** У гибридов, как мы знаем, объединяются разные аллели, вносимые в зиготу родительскими гаметами. При этом разные аллели, оказавшиеся в одной зиготе и, следовательно,

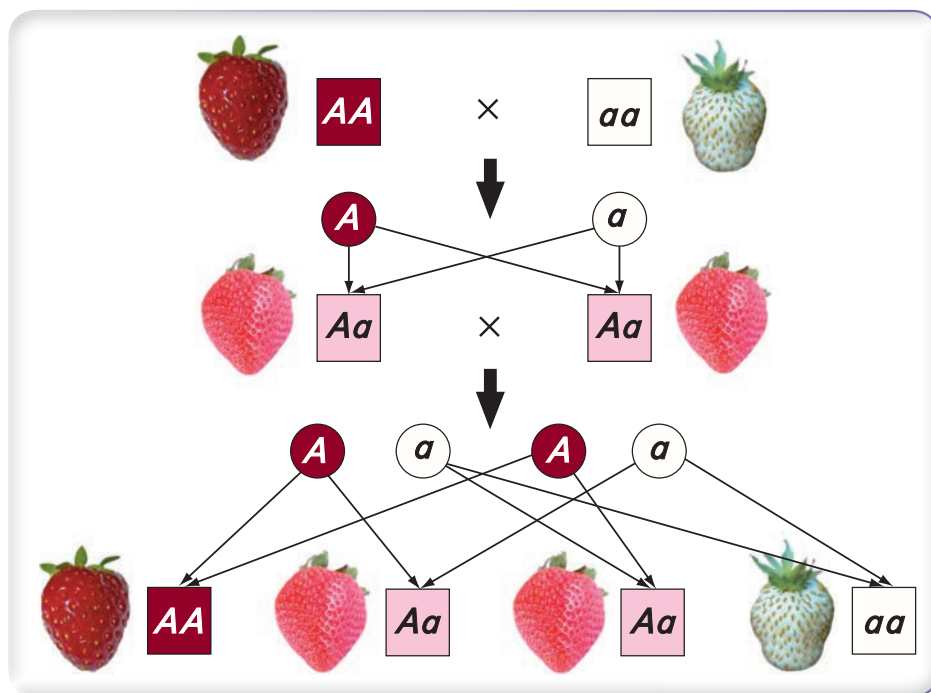


Рис. 42. Неполное доминирование у садовой земляники



в развившемся из неё организме, не влияют друг на друга. У растений земляники с розовыми ягодами есть и «белый» аллель  $a$ , и «красный» аллель  $A$ , «розовых» аллелей при этом не возникает. Свойства аллелей остаются постоянными независимо от того, в какой зиготе они побывали до этого. Каждая гамета содержит всегда только один аллель какого-либо гена. Поэтому в потомстве двух гибридов с розовыми ягодами будут растения и с розовыми, и с красными, и с белыми ягодами.

Ничего не зная о хромосомах и о мейозе, только на основе закономерностей расщепления, Мендель установил правило чистоты гамет. Оно состоит в том, что гетерозиготные организмы образуют «чистые», т. е. негибридные, гаметы. В процессах расхождения по гаметам и объединения в зиготу аллельные гены ведут себя как независимые, цельные единицы.



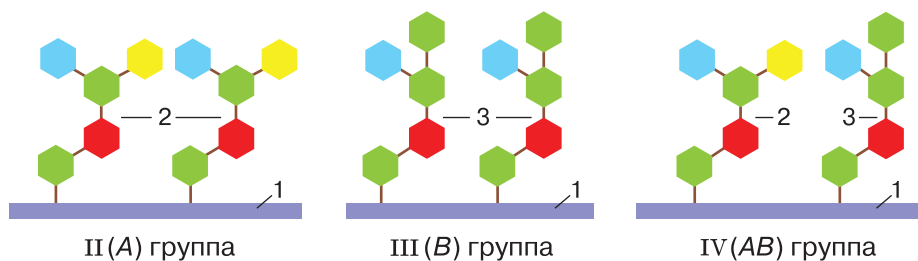
#### Правило чистоты гамет

У гетерозигот аллели одного гена не смешиваются. При образовании гамет в каждую из гамет попадает один из двух аллелей с равной вероятностью.

**Кодоминирование.** Рecessивные признаки часто являются следствием «порчи» (мутации, см. § 39) гена, который перестаёт выполнять свою функцию. Однако изменение гена не всегда приводит к его инактивации. Такой ген продолжает кодировать белок, но аминокислотный состав этого белка может измениться, результатом чего может быть изменение фенотипического проявления гена. Будет ли новый признак доминантным или рецессивным? Ясно, что по отношению к полному отсутствию функции он будет доминантным. А по отношению к исходному аллелю? Рассмотрим это на примере наследования *групп крови у человека*.

Группы крови были открыты в первой половине XX в. двумя независимыми исследователями и получили разные обозначения —  $O$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $AB$  и  $I$ ,  $II$ ,  $III$ ,  $IV$ . Так как при переливании крови безошибочное знание её группы может быть жизненно важно, в настоящее время во избежание путаницы применяют двойное обозначение:  $I(O)$ ,  $II(A)$ ,  $III(B)$ ,  $IV(AB)$ .

Группа крови у человека зависит от наличия углевода определённого состава на мембране эритроцитов. Эти углеводы служат иммунной меткой того, что эритроцит принадлежит именно этому организму, а не является чужим. За состав углевода отвечает фермент, кодируемый геном, который принято обозначать буквой  $I$ . Этот ген имеет три аллеля.



**Рис. 43.** Группы крови человека:

1 — мембрана эритроцита; 2 — углевод A; 3 — углевод B

### Внимание!

Если ген имеет несколько аллелей, у каждого индивидуума всё равно могут присутствовать **только два** из них!

Рецессивный аллель  $i$  не обеспечивает синтез этого фермента, у гомозигот этот углевод не образуется. Такие люди имеют I(0) группу крови («0» означает, что углевода нет). Два других аллеля кодируют ферменты, которые работают по-разному, и поэтому углеводы различаются своим составом (рис. 43). Эти аллели обозначают символами  $I^A$  и  $I^B$ . Понятно, что у гомозигот  $I^A I^A$  и гетерозигот  $I^A i^0$  (у буквы  $i$ , обозначающей рецессивный аллель, символ 0 ставят для единообразия обозначений) синтезируется углевод A, т. е. они имеют доминантный фенотип A (II группа крови, или группа A). У гомозигот  $I^B I^B$  и гетерозигот  $I^B i^0$  будет углевод B и III группа крови (или группа B). А гетерозиготы  $I^A I^B$  имеют IV группу крови (AB), у них на мембране есть оба углевода. Другими словами, в их фенотипе будут одновременно присутствовать два доминантных признака, определяемых разными аллелями одного и того же гена.

Это явление называют *кодоминированием* (совместным доминированием). В настоящее время установлено, что явление кодоминирования характерно для очень многих генов.

### Вопросы и упражнения

### Работа с текстом

1. Что такое группы крови? Почему знание своей группы крови может быть для человека жизненно важным?
2. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «кодоминирование» и «неполное доминирование».

### 3. Прочитайте текст.

Учёные разводили в лабораториях мышей с разной окраской шерсти — чёрной и жёлтой. Жёлтая окраска *A* доминирует над чёрной *a*. При скрещивании двух жёлтых мышей в потомстве всегда оказывались мыши жёлтой и чёрной окраски. Оказалось, что жёлтые мыши гомозиготными (*AA*) не бывают, у них всегда есть рецессивный аллель чёрной окраски *a*. Учёным так и не удалось получить мышь, клетки которой содержали бы аллели *AA*. Как вы думаете, где в этом отрывке описаны генотипы, а где фенотипы?

К следующему уроку

Какие гены называют аллельными? (§ 30.)

## § 32 Решение генетических задач

### • Анализирующее скрещивание • Генетические задачи

**Анализирующее скрещивание.** По фенотипу особи далеко не всегда можно определить её генотип. У самоопыляющихся растений генотип можно определить по фенотипу потомков следующего поколения. Для перекрёстно размножающихся видов используют так называемое анализирующее скрещивание.

Скрещивание с гомозиготной по рецессивному гену особью называют **анализирующим скрещиванием**.

Так его называли потому, что оно позволяет в первом же поколении определить генотип особи, имеющей доминантный фенотип. Ведь мы знаем, что при полном доминировании фенотип особей *AA* и *Aa* будет одинаковым. Если при скрещивании с рецессивной гомозиготой все потомки будут иметь одинаковый (доминантный) фенотип, это нам покажет, что у доминантного родителя нет рецессивного аллеля, т. е. его генотип *AA*. Если же доминантный родитель был гетерозиготным, то половина его гамет будет содержать рецессивный аллель, и среди потомков мы будем наблюдать расщепление в отношении 1 : 1.

**Как решать генетические задачи.** Зная закономерности наследования признаков, мы можем предсказать, какие потомки могут получиться при скрещивании организмов с определёнными признаками,

т. е. решить *генетическую задачу*. Рассмотрим, как можно решать простейшие задачи по генетике, на примере решения следующей задачи:

Скрестили двух лабораторных мышей, чёрную и белую. Все потомки оказались чёрными. Затем этих чёрных мышей из  $F_1$  скрестили с белыми. Какие получатся потомки в  $F_2$ ?

1. Определим генотипы родителей. Исходя из первого закона Менделя мы заключаем, что оба родителя были гомозиготными, так как в  $F_1$  нет расщепления. Поскольку все потомки чёрные, делаем вывод, что чёрная окраска доминирует над белой. Обозначив аллель чёрной окраски  $A$ , а белой  $a$ , запишем скрещивание:

$$\begin{array}{lcl} P & AA \text{ (чёрные)} & \times \quad aa \text{ (белые)} \\ \text{Гаметы} & A & a \\ & \downarrow & \\ F_1 & Aa \text{ (чёрные)} & \end{array}$$

2. Для получения второго поколения проводим скрещивание с белыми мышами, которые, как мы знаем, являются рецессивными гомозиготами:

$$\begin{array}{lcl} P & Aa & \times \quad aa \\ \text{Гаметы} & a & a \\ & \downarrow & \\ F_1 & Aa, & aa \end{array}$$

Так как гетерозиготный родитель образует два типа гамет в равном количестве, то и потомки будут чёрными (гетерозиготными) и белыми тоже в равном количестве.

Посмотрим, как можно решить более сложную задачу:

У человека карие глаза  $B$  доминируют над голубыми  $b$ . Голубоглазый мужчина (1), оба родителя (2, 3) которого имели карие глаза, женился на кареглазой женщине (4), отец (5) которой имел карие глаза, а мать (6) и брат (7) были голубоглазыми. От этого брака родился один ребёнок (8), глаза которого оказались голубыми. Каковы генотипы всех упомянутых лиц?

1. Зная, что голубые глаза — рецессивный признак, мы сразу можем определить генотипы мужчины (1), его ребёнка (8), бабушки (6) и дяди (7) ребёнка с материнской стороны. У них голубые глаза, значит, они имеют генотип  $bb$ .

2. Кареглазая женщина (4) должна иметь доминантный аллель  $B$ , а от своей голубоглазой матери она могла получить только рецессивный аллель  $b$ . Значит, её генотип может быть только  $Bb$ .

3. Бабушка и дедушка ребёнка с отцовской стороны (2, 3) были кареглазыми, но их сын имеет голубые глаза. Так как он получил



рецессивные аллели от обоих родителей, делаем вывод, что они оба гетерозиготны, их генотипы  $Bb$ .

4. Осталось определить генотип бабушки ребёнка со стороны матери (5). Он имеет карие глаза, а его сын (7) — голубые. Это возможно только в том случае, если бабушка гетерозиготен. Его генотип  $Bb$ .

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Запишите все упомянутые браки — родителей и их потомков:  $(1) \times (4)$ ,  $(2) \times (3)$ ,  $(5) \times (6)$ .

Любая генетическая задача сводится к тому, что надо определить генотипы. Поэтому, приступая к решению задачи, нужно очень внимательно прочитать условие. В условии всегда даются сведения, по которым можно определить генотипы родителей и детей, а иногда и других родственников.

При этом нужно быть готовым к тому, что точно определить все генотипы не всегда возможно. Представим себе, что в только что решённой нами задаче отсутствуют сведения о брате (7) женщины (4). Для определения её генотипа это неважно, а вот генотип её отца мы не определим, он может быть как гетерозиготным, так и гомозиготным ( $BB$ ). В таком случае в ответе задачи следует написать, что генотип (5)  $B-$ , так как для более точного его определения данных недостаточно.

В следующих параграфах вы познакомитесь с более сложными типами скрещиваний. Задачи там тоже будут несколько сложнее. Но общий принцип решения остаётся тем же: на основе данных, приведённых в условии, определить генотипы родителей и потомков, а потом, если это требуется, проводить соответствующие скрещивания.

### Вопросы и упражнения

1. Что называют анализирующим скрещиванием? С какой целью проводят такое скрещивание?
2. Используя сведения о доминантных и рецессивных генах у животных, составьте генетическую задачу.

### Задачи

3. Скрестили гомозиготных чёрного и белого кроликов. Родились чёрные крольчата. Гибридных кроликов скрестили между собой. Какое потомство у них получится?
4. У человека высота певческого голоса определяется одним геном с неполным доминированием:  $AA$  — бас у мужчин и альт у женщин,  $Aa$  — баритон у мужчин и меццо-сопрано у женщин,  $aa$  — тенор у мужчин и сопрано у женщин. Какой голос может быть у сына, если у папы бас, а у мамы меццо-сопрано? А у дочери?

5. В роддоме перепутали детей. Мальчик имеет группу крови III(*B*), а девочка — I(0). Мать одного из детей имеет группу крови IV(*AB*), отец — I(0). Оба родителя другого имеют группу крови II(*A*). Какая из этих пар — родители мальчика, а какая — девочки?

6. У кошек чёрная окраска меха *B* доминирует над шоколадной *b*. Чёрная кошка каждый год регулярно встречалась с соседским шоколадным котом. За несколько лет у них родилось 7 шоколадных котят и 8 чёрных. Определите генотипы родителей и потомков. Как называют такой тип скрещивания?

К следующему уроку

Какие гены называют аллельными? (§ 30.) Какие хромосомы называют гомологичными? Что происходит в первом делении мейоза? Чем обусловлено разнообразие гамет? (§ 24.)

§ 33

## Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

### • Дигибридное скрещивание • Решётка Пеннета

Установив закономерности наследования одного признака (моногобридное скрещивание), Мендель начал изучать одновременное наследование двух признаков, за которые отвечают две пары аллельных генов.

Скрещивание, в котором участвуют особи, отличающиеся по двум парам аллелей, называют **дигибридным скрещиванием**.

Поскольку каждый организм характеризуется очень большим числом признаков, а число хромосом ограничено, то каждая из них должна нести большое число генов. Результаты дигибридного скрещивания зависят от того, лежат ли гены, определяющие рассматриваемые признаки, в одной хромосоме или в разных. Мендель изучал наследование признаков, за которые, как это выяснилось значительно позднее, отвечают гены, находящиеся в разных хромосомах.

**Независимое наследование.** Если при дигибридном скрещивании гены, отвечающие за развитие двух пар признаков, находятся в разных парах хромосом, то эти пары признаков наследуются независимо друг от друга.



Рассмотрим, как Мендель изучал независимое наследование признаков у гороха. Одно из скрещиваемых растений имело гладкие жёлтые семена, другое — морщинистые зелёные (рис. 44). В первом поколении все гибридные растения имели гладкие жёлтые семена. Как мы помним, это означает, что оба родителя гомозиготны и что жёлтый цвет и гладкая поверхность семян — доминантные признаки. Введём обозначения:  $A$  — жёлтые семена,  $a$  — зелёные семена,  $B$  —

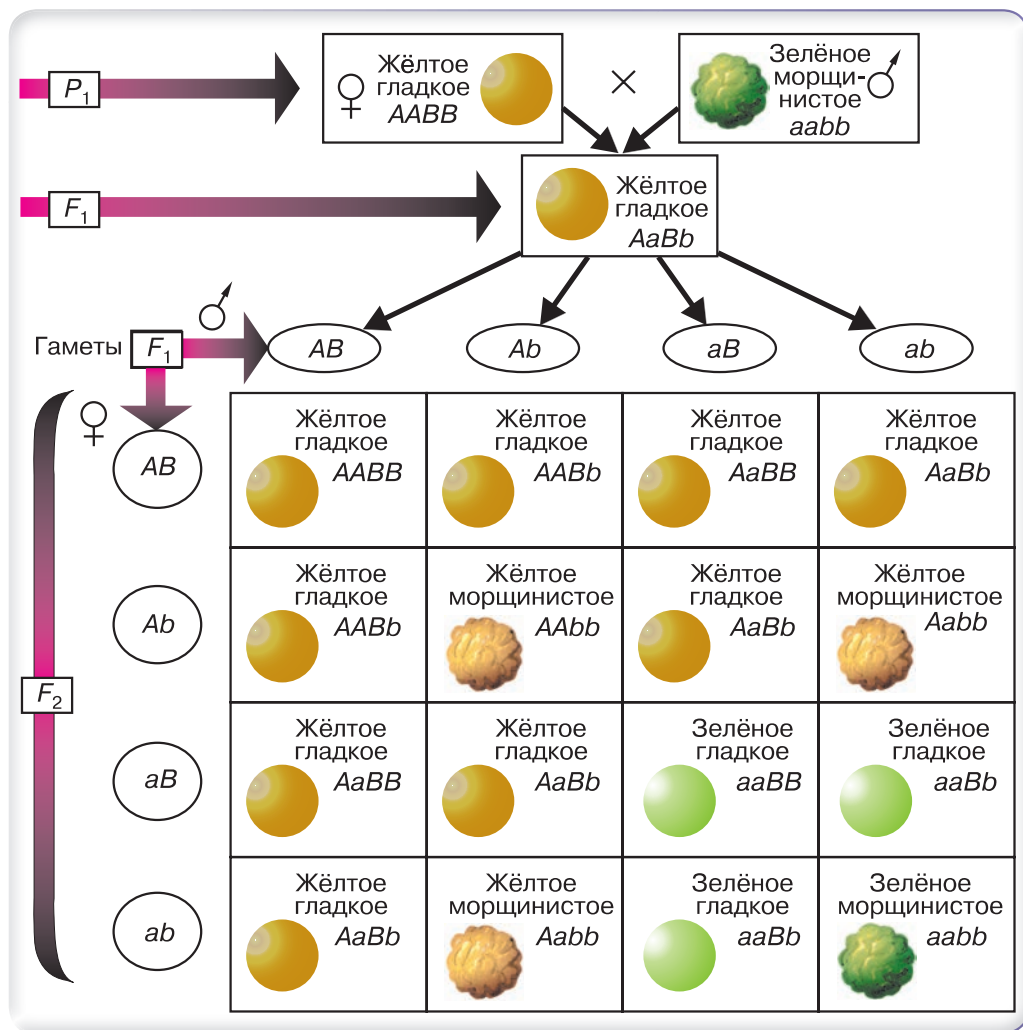


Рис. 44. Механизм наследования окраски и формы семян у гороха при дигибридном скрещивании. Решётка Пеннета

гладкие семена,  $b$  — морщинистые семена. Тогда скрещивание можно записать следующим образом:

$$\begin{array}{ccc} P & AABb \text{ (жёлтые гладкие)} & \times & aabb \text{ (зелёные морщинистые)} \\ & \downarrow & & \\ F_1 & AaBb \text{ (жёлтые гладкие)} & & \end{array}$$

Когда были скрещены гетерозиготы, Мендель получил растения не только с такими фенотипами, какие были у родителей, но и с другим сочетанием признаков. В потомстве были не только растения с жёлтыми гладкими и зелёными морщинистыми семенами, но и с жёлтыми морщинистыми и зелёными гладкими.

Для того чтобы понять, как формируются генотипы и фенотипы особей  $F_2$ , полученных при скрещивании *дигетерозигот*, вспомним, что происходит в первом делении мейоза. Удвоенные гомологичные хромосомы, содержащие разные аллели одного гена, конъюгируют и парами располагаются в цитоплазме. В анафазе гомологичные хромосомы разойдутся к разным полюсам клетки. Разные аллели одного гена попадут в разные гаметы. Расхождение аллелей, находящихся в одной паре хромосом, не влияет на расхождение аллелей, находящихся в другой паре хромосом. Если в мейозе хромосома с аллелем  $A$  отошла к одному полюсу, то к этому же полюсу, т. е. в ту же гамету, может попасть другая хромосома как с аллелем  $B$ , так и с аллелем  $b$ . Следовательно, с одинаковой вероятностью аллель  $A$  может оказаться в одной гамете и с аллелем  $B$ , и с аллелем  $b$ . Поэтому сколько будет гамет  $AB$ , столько же и гамет  $Ab$ . Такое же рассуждение справедливо и для аллеля  $a$ , т. е. число гамет  $aB$  всегда равно числу гамет  $ab$ .

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте схему стадий мейоза у гетерозиготного организма с одной парой хромосом, в которой находится ген  $A$  ( $a$ ).

В результате независимого распределения хромосом в мейозе гибрид  $AaBb$  образует четыре типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$  в равных количествах. Это явление было установлено Г. Менделем и позднее названо законом независимого расщепления или третьим законом Менделя.

### Закон независимого расщепления (третий закон Менделя)

Расщепление по каждой паре признаков идёт независимо от расщепления по другим парам признаков.

В отличие от второго закона, справедливого всегда, третий закон применим только к случаям независимого наследования,



когда изучаемые гены расположены в разных парах гомологичных хромосом.

**Решётка Пеннета.** Независимое расщепление можно изобразить в виде таблицы, где слева по вертикали в столбце написаны генотипы женских гамет, а сверху по горизонтали — генотипы мужских гамет. На пересечении столбцов и строчек написаны генотипы зигот, получающихся при встрече именно этих гамет (см. рис. 44). По имени генетика, впервые предложившего эту таблицу, она названа решёткой Пеннета. Использование такой таблицы помогает определить, в каких соотношениях будут находиться генотипы и фенотипы потомков данных родителей. Поскольку в дигибридном скрещивании при независимом наследовании образуется четыре типа гамет, число типов зигот, образующихся при случайном слиянии этих гамет, равно  $4 \times 4$ , т. е. 16. Ровно столько клеток в решётке Пеннета. Однако разных генотипов у потомков будет не 16, а 9. Из таблицы видно, что генотип  $AABB$  имеет  $1/16$  всех потомков, а, например, генотип  $AaBB$  —  $1/8$ . Фенотипов же ещё меньше — всего 4. В кратком виде расщепление по фенотипу в  $F_2$  можно записать так: 9  $A-B-$ ; 3  $A-bb$ ; 3  $aaB-$ ; 1  $aabb$ .

Нетрудно заметить, что коэффициенты 9, 3, 3 и 1 получаются при перемножении двух двучленов:  $(3A- + 1aa) \cdot (3B- + 1bb)$ . А что это за двучлены? Это фенотипы потомков от двух моногибридных скрещиваний:  $(Aa \times Aa)$  и  $(Bb \times Bb)$ . Значит, дигибридное скрещивание — это два независимо идущих моногибридных скрещивания, результаты которых накладываются друг на друга.

**Статистический характер законов Менделя.** Если бы мы могли непосредственно видеть четыре гаметы, получившиеся в результате мейоза из одной гетерозиготной зародышевой клетки, то мы бы увидели, что одна из них имеет генотип  $AA$ , одна —  $aa$  и две —  $Aa$ . Но ведь организм образует множество гамет, а участвуют в оплодотворении лишь немногие из них. Когда делается случайный выбор из множества, результат может отклоняться от теоретически ожидаемого. Это определяется законами статистики.

Законы Менделя носят статистический характер. Точное выполнение соотношений 3 : 1, 9 : 3 : 3 : 1 и других возможно лишь при большом количестве изучаемых гибридных особей.

Когда Мендель ставил свои опыты, науке ещё ничего не было известно ни о хромосомах и генах, ни о митозе и мейозе. Несмотря на это, Мендель, изучив большое число скрещиваний и обдумав результаты расщепления, понял, что каждый признак определяется

отдельным наследственным фактором (впоследствии названным геном) и факторы эти передаются из поколения в поколение по определённым законам, которые он сформулировал.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Законы Менделя, безусловно, применимы и к человеку. Однако число потомков у человека крайне редко может превысить 15—20. Поэтому при анализе расщепления в потомстве гетерозиготных по какому-либо признаку родителей ожидать выполнения соотношений 3 : 1 или 9 : 3 : 3 : 1 нереально. А если в семье всего один ребёнок, то понятие расщепления вообще теряет смысл. Как вы думаете, с помощью какого показателя можно тем не менее прогнозировать рождение ребёнка с определённым (доминантным или рецессивным) фенотипом?

### Вопросы и упражнения

1. Сопоставьте наследование генетических признаков при дигибридном скрещивании с поведением хромосом во время мейоза и оплодотворения.
2. Какое расщепление по генотипу и фенотипу возникнет, если гибриды второго поколения дигибридного скрещивания (см. рис. 44) будут размножаться самоопылением?
3. Какие возникнут расщепления по генотипу и фенотипу, если все гибриды второго поколения дигибридного скрещивания, имеющие разные генотипы, будут скрещены с рецессивной гомозиготой *aabb*?
4. Вспомните, сколько генотипов возникает в  $F_2$  при моногибридном и дигибридном скрещиваниях. Сколько генотипов будет наблюдаться в  $F_2$  при тригибридном скрещивании? Попробуйте вывести общую формулу числа генотипов в  $F_2$  для полигибридного скрещивания.

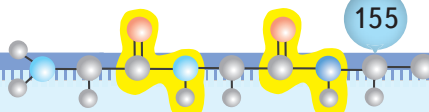
### Задача

5. У томатов округлая форма плодов (*A*) доминирует над грушевидной (*a*), красная окраска плодов (*B*) — над жёлтой (*b*). Растение с округлыми красными плодами скрещено с растением, обладающим грушевидными жёлтыми плодами. В потомстве 25 % растений дают округлые красные плоды, 25 % — грушевидные красные плоды, 25 % — округлые жёлтые плоды, 25 % — грушевидные жёлтые плоды (отношение 1 : 1 : 1 : 1). Каковы генотипы родителей и потомков?

### Работа с текстом

### К следующему уроку

6. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «полигибридное скрещивание», «дигетерозигота». Что такое конъюгация хромосом? Что происходит с хромосомами во время конъюгации? (§ 24.)



**Явление сцепления.** Число генов у каждого организма, как мы уже отмечали, гораздо больше числа хромосом. Например, у человека около 23 тыс. генов и 23 пары хромосом. А у дрозофилы, одного из любимых объектов генетиков, около 13,5 тыс. генов и всего 4 пары хромосом. Следовательно, в одной хромосоме находится несколько сотен или даже тысяч неаллельных генов. Могут ли все они наследоваться независимо друг от друга в соответствии с третьим законом Менделя? Конечно нет, ведь они находятся в одной и той же молекуле ДНК.

Американский учёный Томас Хант Морган установил, что гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно, или *сцепленно*. (Это явление иногда называют законом Моргана).

**Сцепление** — это совместное наследование неаллельных генов, находящихся в одной хромосоме.

Если два гена находятся в хромосоме очень близко друг к другу (тесно сцеплены), то при скрещивании в потомстве будет наблюдаться расщепление, характерное не для дигибридного, а для моногибридного скрещивания.

Сцепление генов, локализованных в одной хромосоме, не бывает абсолютным. Перекрёст гомологичных хромосом во время мейоза постоянно осуществляет «перетасовку» генов. Изменение набора аллелей в хромосоме называют *рекомбинацией*. Рекомбинация — мощный источник генетического разнообразия.

Огромное значение для генетики, теории эволюции и селекции имеет знание того, в какой хромосоме находится ген, с какими другими генами он сцеплен. Современные методы молекулярной биологии позволяют определять положение генов в хромосомах. Уже прочитаны геномы различных видов — человека, мыши, собаки, шимпанзе, других животных, многих растений, микроорганизмов и даже мамонтов и доисторических людей.

**Геном** — это совокупность всех участков ДНК гаплоидного набора хромосом.

**Наследование, сцепленное с X-хромосомой.** В том случае, когда гены, ответственные за формирование признака, находятся в аутосомах, наследование осуществляется независимо от того, кто из родителей является носителем изучаемого гена. Однако ситуация резко изменяется, когда признаки определяются генами, лежащими в половых хромосомах. Это связано с тем, что X- и Y-хромосомы негомологичны, в них находятся разные гены.

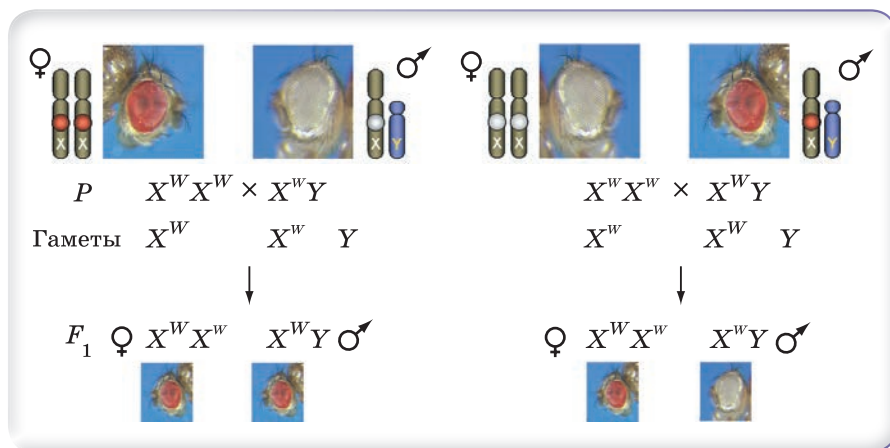
Только некоторые из генов половых хромосом связаны с развитием признака половой принадлежности. Например, в Y-хромосоме млекопитающих находится ген, продукт которого определяет «мужское направление» развития эмбриона. В X-хромосоме находится ген, кодирующий белок — рецептор половых гормонов. Остальные гены в этих хромосомах — «обычные», отвечающие за признаки, не связанные с половой принадлежностью.

Это означает, что любой ген, находящийся в половой хромосоме, наследуется сцепленно с признаком «пол». При этом особи мужского пола, имеющие одну X-хромосому, не могут быть гомо- или гетерозиготны по находящимся в ней аллелям. У них признаки, сцепленные с X-хромосомой, проявляются всегда, независимо от того, доминантные они или рецессивные.

Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называют **наследованием, сцепленным с полом**.

В качестве примера рассмотрим наследование окраски глаз у дрозофилы. Носители доминантного аллеля этого гена  $W$ , находящегося в X-хромосоме, имеют красные глаза, рецессивный аллель  $w$  определяет белую окраску глаз. Скрестим гомозиготную красноглазую самку с белоглазым самцом (рис. 45). Все потомки, как и при обычном моногибридном скрещивании, имеют красные глаза. Если же в качестве родителей мы возьмём белоглазую самку и красноглазого самца, результат будет другим. Все самки  $F_1$  будут красноглазыми, а самцы — белоглазыми. Это и понятно, ведь свою единственную X-хромосому самцы всегда получают только от матери. А X-хромосому отца могут получить только дочери, потомки же мужского пола от отца получают Y-хромосому. Поэтому при анализе расщепления признаков, сцепленных с полом, необходимо определять генотипы и фенотипы отдельно для самцов и самок.

При записи скрещиваний принято аллели, находящиеся в X-хромосоме, записывать в виде индекса при букве X —  $X^A$ . Генотип



**Рис. 45.** Наследование, сцепленное с полом, у дрозофилы

представителей мужского пола будет записываться как  $X^A Y$ . У буквы  $Y$  индекс не ставится, так как в  $Y$ -хромосоме этого гена нет.

Поскольку у самок две  $X$ -хромосомы, то по генам, находящимся в  $X$ -хромосоме, самки диплоидны. Самцы же, диплоидные по аутосомным генам, по генам, находящимся в половых хромосомах, гаплоидны. У высших животных подобные нарушения генного баланса (см. § 39) приводят к разнообразным нарушениям развития. Для того чтобы компенсировать нарушение баланса генов, находящихся в  $X$ -хромосоме, у разных полов, в соматических клетках самок млекопитающих одна из двух  $X$ -хромосом инактивируется — плотно упаковывается и оказывается недоступной для транскрипции.

Примером сцепления признака с  $X$ -хромосомой у человека может служить наследование тяжёлого наследственного заболевания — *гемофилии*, при котором кровь теряет способность свёртываться. У гемофиликов даже небольшие царапины и ссадины вызывают тяжёлые кровотечения. Это заболевание встречается, за редчайшими исключениями, только у мужчин. Было установлено, что гемофилия обусловлена рецессивным геном, находящимся в  $X$ -хромосоме, поэтому гетерозиготные по данному гену женщины обладают обычной свёртываемостью крови.

Рассмотрим, какое потомство может появиться у гетерозиготной женщины, вступающей в брак с нормальным по этому признаку мужчиной. Ген, обуславливающий нормальную свёртываемость крови, обозначим  $H$ , а аллель, при котором кровь теряет способность свёртываться, —  $h$ .

Учитывая, что в генотипе женщины присутствуют две  $X$ -хромосомы, а мужчины — одна  $X$ -хромосома и одна  $Y$ -хромосома, запишем схему наследования гемофилии:

|                                        |                                                                |   |                                |                                  |
|----------------------------------------|----------------------------------------------------------------|---|--------------------------------|----------------------------------|
| $X^H X^h$<br>носительница<br>гемофилии |                                                                | × | $X^H Y$<br>здоровый<br>мужчина |                                  |
| Гаметы $X^H$ ; $X^h$                   |                                                                | ↓ | $X^H$ ; $Y$                    |                                  |
| $X^H X^H$<br>здоровая<br>женщина       | $X^H X^h$<br>здоровая<br>женщина,<br>носительница<br>гемофилии |   | $X^H Y$<br>здоровый<br>мужчина | $X^h Y$<br>мужчина-<br>гемофилик |

Здоровая женщина, гетерозиготная по гену гемофилии, передаёт половине своих сыновей  $X$ -хромосому с геном нормальной свёртываемости крови, а половине —  $X$ -хромосому с геном гемофилии. Поэтому среди её сыновей могут быть и здоровые и гемофилики. Все её дочери в любом случае получают одну  $X$ -хромосому с геном  $H$  от своего отца, поэтому у них всегда нормальная свёртываемость крови, но половина дочерей будет гетерозиготными носительницами этого заболевания.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Обычно считается, что гемофилией болеют только мужчины. В действительности гемофиликами могут быть и женщины, только это случается крайне редко. В середине прошлого века была описана семья, в которой из трёх детей двое (мальчик и девочка) болели гемофилией, а один мальчик был здоров. Дедушка и бабушка этих детей со стороны матери были двоюродными братом и сестрой. Они сами и их дочери были здоровы. Каковы генотипы детей и родителей в этой семье?

Ген, вызывающий *дальтонизм* (неспособность различать красный и зелёный цвета), также сцеплен с  $X$ -хромосомой.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите генотипы мужчины-дальтоника, его матери, обладавшей нормальным зрением, и женщины с дальтонизмом. Какое зрение может быть у детей женщины-дальтоника?



**Рис. 46.** Окраска гуппи, сцепленная с Y-хромосомой

**Наследование, сцепленное с Y-хромосомой.** Y-хромосома у всех животных содержит очень мало генов. Это понятно, ведь этой хромосомы нет у половины особей данного вида, значит, в ней не могут содержаться гены, необходимые для нормальной жизнедеятельности обоих полов. Обычно в Y-хромосоме находятся гены, необходимые для процесса сперматогенеза или для развития специфических для мужского пола вторичных половых признаков. Например, у широко

известной аквариумной рыбки гуппи в Y-хромосоме находятся гены, которые определяют яркую разноцветную окраску самцов. Самки же имеют скромную серую окраску (рис. 46). Все гены, находящиеся в Y-хромосоме, наследуются только по отцовской линии — от отца к сыновьям.

#### Вопросы и упражнения

1. В чём причины сцепленного наследования генов?
2. Почему у женщин, имеющих в генотипе ген гемофилии, болезнь не проявляется, а у мужчин проявляется? В каком случае может родиться девочка-гемофилик?
3. Может ли быть у мужчины-дальтоника сын-дальтоник? А внук-дальтоник? В каком случае?

#### Задача

4. Определите, какие генотипы и фенотипы будут в  $F_1$  и  $F_2$ , если гладкосеменное ( $A$ ) растение гороха с усиками ( $C$ ), гомозиготное по обоим признакам, скрещивается с морщинистым ( $a$ ) растением гороха без усиков ( $c$ ). Оба гена (форма семени и наличие или отсутствие усиков) локализованы в одной хромосоме. Рассмотрите два варианта — когда есть перекрёст хромосом и когда его нет.

#### Подготовьте сообщение

5. Найдите материал в Интернете и подготовьте сообщение или компьютерную презентацию на тему «Признаки, сцепленные с полом».

#### К следующему уроку

Что такое эмбриогенез? (§ 26.) Повторите строение митохондрий и хлоропластов. (§ 9.)

- Множественное действие гена • Летальные гены • Новообразование признака
- Неаллельное подавление • Внеядерная наследственность

В примерах, которые мы до сих пор рассматривали, каждый ген определял только один признак, и развитие каждого признака зависело только от одного гена. Однако, как правило, отношения между генами и признаками гораздо сложнее.

**Множественное действие гена.** Один и тот же ген может влиять на формирование ряда признаков организма. Широко известно, что у многих животных альбиносы с голубыми глазами бывают глухими. Эти три признака (цвет шерсти, цвет глаз, глухота) обусловлены действием одного мутантного гена, который нарушает миграцию некоторых клеток нервной системы. В результате нарушается иннервация органа слуха, а клетки, синтезирующие пигмент меланин (в ходе эмбриогенеза они закладываются в нервной трубке), не доходят до волосяных фолликулов. В глазах (а они также в ходе эмбриогенеза образуются из зачатка нервной системы) меланин есть, но его оказывается мало, поэтому, в отличие от так называемого полного «красноглазого» альбинизма, при котором меланин вообще не синтезируется, глаза окрашены, но они светло-голубые (обычно у животных глаза тёмные).

**Множественное действие гена** — это влияние одного гена на развитие нескольких признаков.

Разные признаки, находящиеся под влиянием одного гена, могут быть как доминантными, так и рецессивными.

Множественное действие характерно для большинства генов, хотя обнаружить его не всегда просто. В некоторых случаях проявление множественного действия гена наблюдать легко. Например, у человека есть ген, определяющий рыжую окраску волос. Этот же ген обуславливает более светлую окраску кожи, а также появление веснушек.

Нередко множественное действие мутантных генов проявляется в снижении жизнеспособности организма. У человека такое явление называют *наследственной болезнью*. Например, мутация (замена одной аминокислоты) в гене, кодирующем синтез гемоглобина, вызывает появление серповидной формы эритроцитов, нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной и выделительной системах



и в некоторых случаях раннюю смерть людей, гомозиготных по данному гену. Это уже знакомая нам наследственная болезнь — серповидноклеточная анемия.

В некоторых случаях вредное действие гена является рецессивным, не проявляющимся у гетерозигот, но в гомозиготе оно может быть настолько значительным, что гомозиготные организмы вообще нежизнеспособны. Такие гены называют *летальными* (т. е. смертельными). Например, ген, в гетерозиготе вызывающий отсутствие хвоста (доминантный признак) у одной из пород кошек, в гомозиготном состоянии является летальным (рецессивный признак). Такой ген иногда называют доминантным геном с рецессивным летальным действием.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Доминантных генов с рецессивным летальным действием известно немало. Это, например, мутация «жёлтая мышь» — жёлтая окраска шерсти проявляется в гетерозиготе, т. е. доминирует над обычной серой, а гомозиготные по этому аллелю мыши погибают задолго до рождения. Аналогично проявляются признаки коротконогости у некоторых пород кур, бесхвостость у некоторых млекопитающих. Как вы думаете, какое расщепление будет наблюдаться в потомстве двух особей, обладающих таким доминантным признаком?

**Новообразование признаков.** Далеко не всегда за развитие одного признака отвечает один ген. Очень многие признаки зависят от влияния разных генов. Как это может быть?

Приведём пример. У растения душистый горошек есть сорта с белыми и фиолетовыми цветками. Биохимический анализ показал, что фиолетовый пигмент образуется из неокрашенного предшественника в результате последовательного действия двух ферментов. Каждый из этих ферментов кодируется своим геном. Оба гена имеют по два аллеля —  $C$ ,  $c$  и  $P$ ,  $p$ . Когда в клетках есть доминантный аллель, соответствующий фермент работает, у рецессивных гомозигот работающего фермента нет. Отсюда понятно, что фиолетовый пигмент может образоваться только в том случае, когда в генотипе присутствуют доминантные аллели обоих генов:  $C-P$ . Поэтому при скрещивании в результате взаимодействия двух различных генов в потомстве могут возникать новые признаки, отсутствовавшие у родительских организмов.



Появление нового признака в результате взаимодействия доминантных аллелей неаллельных генов называют **новообразованием признака**.

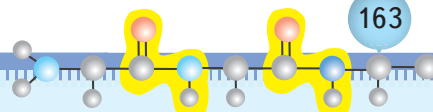
Например, при скрещивании двух растений с генотипами  $CCpp$  и  $ccPP$ , цветки которых имеют белую окраску, всё потомство будет иметь генотип  $CcPp$  и фиолетовые цветки (новый признак), так как такой генотип содержит доминантные аллели  $C$  и  $P$ .

В некоторых случаях при взаимодействии генов фенотипы могут быть более разнообразными. Например, на окраску шерсти собак породы кокер-спаниель влияют два гена,  $A$  и  $B$ . При генотипе  $A-B-$  шерсть собак чёрная, при генотипе  $A-bb$  — коричневая, при генотипе  $aaB-$  — рыжая и при генотипе  $aabb$  — светло-жёлтая.

**Подавление (эпистаз).** Особым типом взаимодействия генов являются случаи подавления проявления одного гена другим, неаллельным ему геном. Например, у животных окраска зависит от действия разных генов, влияющих на форму и размер гранул пигмента меланина, распределение меланина по длине волоса и т. д. Однако ген альбинизма (рецессивный аллель гена, отвечающего за синтез меланина) подавляет действие всех этих генов, ведь если меланина нет вообще, то не может быть речи, например, о его распределении по волосу.

Разные варианты взаимодействия генов *не противоречат законам Менделя* и не отменяют их, хотя в таких случаях расщепление может отличаться от классического расщепления  $9 : 3 : 3 : 1$ . Поясним это на примере. У кошек аллель  $B$  определяет чёрную окраску, генотип  $bb$  — коричневую, аллель  $C$  — синтез меланина, генотип  $cc$  — альбинизм. Скрещиваются чёрные гетерозиготные кошки:  $CcBb \times CcBb$ . Ожидаемое расщепление по фенотипу  $9 C-B- : 3 ccB- : 3 Ccbb : 1 ccbb$ . Но все кошки, гомозиготные по аллелю  $c$ , будут белыми, так что расщепление будет следующим:  $9$  чёрных :  $3$  коричневых :  $4$  белых.

**Внеядерная наследственность.** Мы знаем, что в клетках эукариот ДНК находится не только в ядре. Митохондрии и хлоропласты также содержат ДНК, а значит, и гены. Этих генов значительно меньше, чем в ядре (например, в митохондриях человека всего 37 генов), однако они ответственны за некоторые очень важные признаки. В геноме митохондрий закодированы некоторые белки, необходимые для синтеза АТФ, в хлоропластах растений содержатся гены, продукты которых участвуют в фотосинтезе. Мутации некоторых митохондриальных генов приводят к развитию заболеваний, от которых страдают ткани и органы, более других нуждающиеся в большом количестве энергии, — мышечная и нервная. Мутации генов хлоропластов часто приводят к появлению пестролистности у растений — наличию белых пятен, обусловленных отсутствием хлорофилла. Так как органоиды и их гены находятся не в ядре, а в цитоплазме, связанную с ними наследственность называют *внеядерной наследственностью*.





Наследование признаков, связанных с митохондриями и хлоропластами, не подчиняется законам Менделя. Эти органоиды воспроизводятся в клетке независимо от деления ядра при мейозе и случайно распределяются между дочерними клетками. В органоидах не бывает ни конъюгации, ни рекомбинации генов. В зиготы попадают органоиды только из яйцеклетки. Спермии не содержат пластид; митохондрии, если и могут иногда проникнуть в яйцеклетку при оплодотворении, никогда в зиготе не размножаются и не работают. Поэтому признаки, кодируемые митохондриальными и хлоропластными генами, *наследуются только по материнской линии*. Это означает, что все потомки, независимо от их пола, эти гены получают только от матери.

#### Вопросы и упражнения

1. Чем отличается внеядерная наследственность от ядерной (менделевской) наследственности?
2. Для уточнения времени возникновения человека было принято исследование некоторых признаков, определяемых митохондриальной ДНК. Подумайте, почему использовали именно митохондриальную ДНК.

#### Задачи

3. Какое потомство получится в  $F_2$ , если растение с фиолетовыми цветками ( $CcPp$ ) будет размножаться самоопылением?
4. У канареек встречается сцепленный с полом (у птиц гетерогаметным является женский пол) рецессивный летальный ген. Гетерозиготы обладают нормальной жизнеспособностью. Нормальную канарейку скрестили с гетерозиготным самцом. Какого потомства следует ожидать от такого скрещивания?

#### Работа с текстом

5. Проанализируйте текст. О каких типах наследования и взаимодействия генов в нём идёт речь?

У кошек чёрная окраска определяется аутосомным геном  $B$  (рецессивные гомозиготы  $bb$  имеют коричневую окраску). В  $X$ -хромосоме находится доминантный ген  $O$ , определяющий рыжую окраску. Этот ген подавляет проявление других окрасок (кроме белой). Рецессивный аллель  $o$  подавления не проявляет. Поэтому коты, имеющие одну  $X$ -хромосому, могут быть чёрными или рыжими. У самок одна из  $X$ -хромосом инактивируется на ранней стадии развития организма, причём какая именно из двух  $X$ -хромосом будет инактивирована, каждая клетка определяет по принципу случайного выбора. Поэтому в среднем в половине клеток самки работает одна  $X$ -хромосома, а во второй половине — другая. У гетерозиготных по гену  $O$  кошек в части клеток будет инактивирована  $X$ -хромосома с аллелем  $O$ . Эти клетки и их потомки, сформировавшие участок шерстного покрова, будут синтезировать чёрный пигмент. В других клетках аллель  $O$  окажется в неинактивированной хромосоме, он проявит своё действие, и участки шерсти окажутся рыжими. Поэтому кошка будет пятнистой, чёрно-рыжей. Но у кошек есть ещё ген  $W$ , который

подавляет любую окраску. Все коты и кошки, имеющие доминантный аллель этого гена, будут белыми, независимо от наличия или отсутствия доминантных аллелей других генов, имеющих отношение к формированию окраски.

К следующему  
уроку

Что называют генотипом? фенотипом? Как формируется фенотип? (§ 31.)

§ 36

## Взаимодействие генотипа и среды при формировании признака

• Качественные и количественные признаки • Норма реакции

**Качественные и количественные признаки.** Все признаки организма можно разделить на две группы — *качественные* и *количественные*. Окраска цветков, форма плодов, масть животных, цвет глаз, половые различия — всё это качественные признаки. При изучении качественных признаков обычно не возникает затруднений в их классификации. Фенотипические классы потомков, появившиеся при расщеплении, легко различимы: чёрная или бурая корова, красная или чёрная лиса, белые или фиолетовые цветки у душистого горошка и т. д.

Однако изменчивость (разнообразие) носит не только качественный, но и количественный характер. Рост человека, молочность коров, масса семян пшеницы — это примеры так называемых количественных признаков.

**Количественные признаки** изучают с помощью измерения и подсчёта.

Большинство признаков, важных при разведении животных и выращивании растений, носит количественный характер.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

У человека иногда встречается доминантный признак полидактилия — наличие лишних пальцев. Чаще всего присутствует шестой палец на одной или обеих руках или ногах, но иногда может быть по 7—8 пальцев на руках и ногах. Как вы думаете, это количественный признак или качественный?

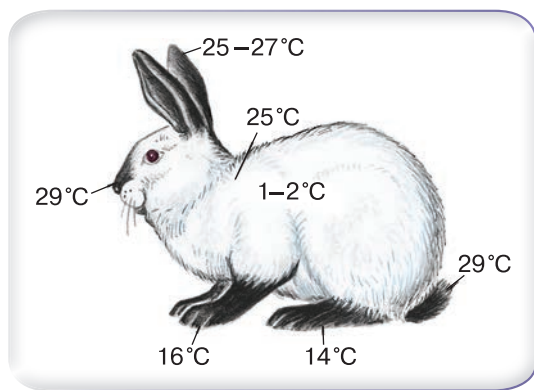


Живые организмы постоянно испытывают действие разнообразных факторов среды, в которой они обитают. Среда влияет на формирование и количественных, и качественных признаков.

**Влияние условий среды на качественные признаки.** Многие качественные признаки в меньшей степени, чем количественные признаки, подвержены влиянию условий среды. Например, в семье, где отец и мать имеют голубой цвет глаз, рождаются только голубоглазые дети. При этом не имеет значения, в каких условиях живёт данная семья. Однако можно привести немало примеров, демонстрирующих влияние среды на качественные признаки. У примулы окраска цветков определяется аллельной парой *Rr*. Гомозиготные растения *RR* обычно имеют красные цветки, но если в момент формирования бутонов растение перенести из обычных комнатных условий в тёплую влажную оранжерею с температурой 30—35 °С, то появятся белые цветки. Возвращение в комнатные условия не изменяет их белой окраски, но вновь распустившиеся цветки будут красными. Понятно, что в этом случае изменился признак, а не ген.

Другим примером, показывающим влияние условий внешней среды на развитие качественных признаков, может служить изменение окраски шерсти у горностаевого кролика. Горностаевые кролики (*c<sup>h</sup>c<sup>h</sup>*) и кролики-альбиносы (*cc*) при рождении не окрашены. Альбиносы остаются совершенно белыми в течение всей жизни, а у горностаевых кроликов лапки, хвост, уши и мордочка со временем окрашиваются в чёрный цвет. Если у горностаевого кролика (рис. 47) сбрить шерсть на каком-либо участке тела, то окраска вновь выросшей шер-

сти будет зависеть от температуры среды. Так, если сбрить белую шерсть на боку или на спине и содержать животное при температуре выше 2 °С, то на этом месте снова вырастет белая шерсть. При температуре воздуха ниже 2 °С вместо белой шерсти вырастет чёрная. Но если сбрить шерсть на ухе, то в обычных условиях там снова вырастет чёрная шерсть; под согревающим компрессом (при температуре 30 °С) на выбритом участке вырастет белая шерсть.



**Рис. 47.** Распределение температурных порогов пигментообразования в шерсти горностаевого кролика

Это явление связано с тем, что у горностаевых кроликов имеется мутация в гене *C*, который кодирует фермент тирозиназу, участвующую в образовании пигмента меланина из аминокислоты тирозина. Ген тирозиназы имеет несколько аллелей. Рецессивный аллель *c* связан с отсутствием активного фермента, поэтому гомозиготы *cc* являются альбиносами. Аллель *c<sup>h</sup>* обеспечивает синтез термочувствительной тирозиназы, которая инактивируется при температуре выше 30 °С. Поэтому горностаевые кролики с генотипом *c<sup>h</sup>c<sup>h</sup>* или *c<sup>h</sup>c* рождаются совершенно белыми: в эмбриональный период они находятся в условиях высокой температуры. У взрослых кроликов чернеют части тела, которые интенсивно охлаждаются — конечности, уши, хвост, мордочка. Такой же аллель гена тирозиназы обуславливает сиамскую окраску кошек.

**Влияние условий среды на количественные признаки.** Развитие количественных признаков очень сильно зависит от влияния условий среды. Масса тела у крупного рогатого скота, как и у других животных, — типичный количественный признак. Генотип животного оказывает большое влияние на формирование этого признака. Именно благодаря различиям в генотипе породы крупного рогатого скота резко различаются по среднему значению, например, массы одного животного. Однако условия среды, например количество и качество корма, играют не менее важную роль в формировании этого признака.

**Норма реакции.** Обычно мы говорим о наследовании того или иного признака. Однако надо понимать, что наследуются не признаки, а аллели, которые обеспечивают развитие определённого фенотипа. Развитие любого организма всегда находится под влиянием среды. Те признаки, которые мы наблюдаем, развиваются в результате взаимодействия генотипа и среды. Один и тот же генотип может в разных условиях среды давать разное значение признака (рис. 48).



**Рис. 48.** Изменение размера одуванчика под влиянием условий среды:  
1 — выросший на равнине;  
2 — выросший в горах



Например, специально выведенные молочные породы крупного рогатого скота при содержании в хороших условиях могут давать до 8—10 тыс. кг молока в год. Удой же беспородных бурёнок в обычных условиях в 10 раз меньше. Улучшение кормления и содержания беспородных животных может резко повысить их продуктивность до 2500 кг молока. Ухудшение условий может привести к тому, что ценная порода скота будет давать молока даже меньше, чем беспородные коровы. Однако поднять продуктивность беспородного скота до 8000 кг, улучшая только условия содержания, нельзя, это возможно только при определённом генотипе. Пределы, до которых возможно изменение признака, вызываемое влиянием среды, определяются генотипом.



Пределы, в которых возможно изменение признаков у носителя данного генотипа, называют **нормой реакции** генотипа.

Иначе говоря, организм наследует не признак как таковой, а способность формировать определённый фенотип в конкретных условиях среды, т. е. норму реакции. Например, одни люди могут загореть до черноты, а у других загар светлый. Это зависит от наличия в генотипе человека доминантных генов, отвечающих за синтез тёмного пигмента меланина. Но в любом случае для проявления признака необходимо условие — пребывание на солнце.

На примере с молочным скотом можно отметить, что удой у местных пород скота колеблется от 1000 до 2500 кг, а у ценных пород размах изменчивости значительно выше. В таких случаях говорят, что признак удойности у молочных пород скота обладает широкой нормой реакции. У беспородных коров норма реакции этого признака значительно уже.



Фенотип каждой особи есть результат взаимодействия её генотипа с условиями окружающей среды.

Как правило, количественные признаки определяются не одним, а многими генами. Например, рост человека зависит от нескольких десятков генов. Многие из этих генов характеризуются неполным доминированием. И, конечно же, сильное влияние на рост оказывают условия жизни, в первую очередь питание, общее состояние здоровья, физическая активность. Специальные упражнения позволяют «подрасти» на несколько сантиметров.

### Вопросы и упражнения

### Задача

### Работа с информацией

### Работа с текстом

### К следующему уроку

1. Почему разнообразие качественных признаков в малой степени зависит от влияния условий среды?

2. Чем определяется ширина нормы реакции?

3. Фермер, разводящий грубошерстных овец, решил содержать их зимой в тёплом помещении и кормить искусственным кормом, богатым белком, для того, чтобы животные стали тонкорунными. Достиг ли он своей цели? Почему?

4. Работая в паре, подготовьте компьютерную презентацию на тему «Качественные и количественные признаки». Используйте дополнительные источники информации.

5. Студент на вопрос «Какое практическое значение в сельском хозяйстве имеет знание нормы реакции животных?» ответил следующее: «Знание нормы реакции ценных признаков сельскохозяйственных животных имеет большое практическое значение. Путём улучшения условий содержания животных норму реакции можно расширить. В дальнейшем рацион животных с расширенной нормой реакции можно будет уменьшить, так как широкая норма реакции позволит получать больше продукции с меньшими затратами».

Отметьте ошибки в ответе студента. Что бы вы ответили на этот вопрос?

Что называют условными и безусловными рефлексами? Что такое инстинкт? (Биология, 7—8 кл.)

## § 37 Генетические основы поведения

### • Способность к обучению • Отбор по поведению

Один из наиболее сложных признаков живых организмов — поведение.

**Поведением** называют присущую животным способность изменять свои действия, реагируя на различные воздействия внешних или внутренних факторов.

Благодаря поведению в значительной степени осуществляется приспособление к постоянно меняющимся условиям существования.



**Рис. 49.** Американский кокер-спаниель (слева) и басенджи

Очень многие простые, а иногда и сложные формы поведения являются проявлением действия определённых генов. Однако в большинстве случаев сложное поведение складывается как из врождённых поведенческих реакций, так и из действий, обусловленных обучением. Сама способность к обучению также зависит как от генотипа, так и от влияния среды, в которой развивался организм.

**Генетическое определение поведения.**

В качестве примера наследования относительно простых форм поведения можно привести безусловные рефлексy (например, глотательный у человека) и инстинкты (например, забота о потомстве у морского конька), когда какой-либо поведенческий акт является врождённым, осуществляется строго по генетической программе и не требует тренировки.

Наследоваться могут и некоторые сложные формы поведения млекопитающих. Американские генетики изучили наследование комплекса поведенческих реакций, свойственных разным породам собак. Были взяты две контрастные породы — басенджи и американские кокер-спаниели (рис. 49). Басенджи — охотничья порода собак некоторых африканских племён. Эти собаки весьма агрессивны и по многим признакам похожи на диких животных. Их щенки сопротивляются попыткам взять их на руки, надеть поводок, пытаются укусить. Кокер-спаниели, наоборот, совершенно неагрессивны. Гибриды между этими породами оказались похожими по поведению на басенджи. Наблюдавшаяся во втором поколении картина расщепления показала, что «дикость» басенджи контролируется всего одним доминантным геном.

**Отбор по поведению.** Однако далеко не всегда удаётся легко установить, как наследуется та или иная поведенческая реакция. Чаще всего такой признак определяется взаимодействием многих генов, а его проявление, несомненно, в очень сильной степени зависит от среды, в которой формируется организм животного. Обнаружить «генетическую составляющую» поведения непросто. В таких случаях прибегают к искусственному отбору и пытаются вывести линии

животных, контрастных по изучаемому признаку. Если попытка оказывается удачной, это означает, что «генетическая составляющая» имеется, другими словами, развитие данного признака зависит не только от среды, но и от генотипа. Дальнейшее изучение полученных линий животных позволяет уточнить особенности наследования и физиологические основы проявления этого признака.

С помощью отбора была доказана генетическая основа таких сложных поведенческих реакций, как агрессивное или, наоборот, дружелюбное по отношению к человеку поведение животных. Так, среди серебристо-чёрных лисиц можно обнаружить животных, агрессивно реагирующих на приближение человека, трусливых и спокойных. Если отбирать животных по поведению, то через несколько поколений после начала отбора появляются как ручные лисицы, очень похожие по поведению на собак, так и очень агрессивные (рис. 50). Важно подчеркнуть, что лисята проявляют дружелюбие или агрессию по отношению к человеку очень рано, иногда даже до открытия глаз. Следовательно, именно гены, а не дрессировка оказывают влияние на их поведение.

Как ни странно может показаться на первый взгляд, дружелюбные лисы оказались похожими на собак не только по поведению, но и внешне. У них стали появляться такие «собачьи» внешние признаки, как повисшие уши, загнутый колечком хвост. Качество меха у них тоже снизилось, стало не «лисий», а «собачьим». Ведь с точки зрения человека и у собак качество меха значительно хуже, чем у их предка, волка.



Рис. 50. Представители разных линий лисиц — ручная, агрессивная и трусливая



Аналогичные линии как дружелюбных, так и очень агрессивных животных были получены у серых крыс и норок. Изучение особенностей функционирования нервной и эндокринной систем у таких параллельных линий животных помогает понять пути формирования поведенческих реакций.

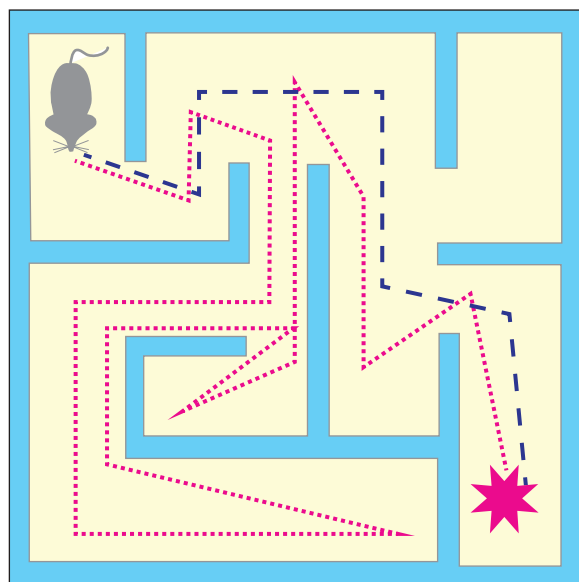
### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Несомненно, что «гена любви к человеку» у животных существовать не может. Однако результаты описанного эксперимента показывают, что генетическая составляющая в таком поведении есть. Как вы думаете, каково может быть предназначение генов, участвующих в проявлении дружелюбности или агрессивности?

**Генетические основы способности к обучению.** Изучение способности к обучению — наиболее трудная область генетики поведения. Способности и таланты — признаки, зависящие от действия

многих самых различных генов и от влияния среды. Исследователи попытались с помощью искусственного отбора вывести линии лабораторных крыс, отличающихся по скорости обучения ориентированию в лабиринте (рис. 51). Попытка оказалась успешной, были получены линии «умных» и «глупых» крыс, достоверно различающихся между собой по скорости выработки этого навыка. Но вскоре оказалось, что «умные» крысы оказывались ничуть не умнее «глупых» при выработке навыка другого типа. Это указывает на то, что для выработки разных навыков требуются разные способности, которые не зависят друг от друга.



- ..... Путь с ошибками
- - - Безошибочный путь
- ★ Лакомство

**Рис. 51.** Обучение крыс навыку ориентирования в лабиринте

## ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры способностей, которыми разные люди могут обладать в разной степени.

На линиях «умных» и «глупых» крыс очень убедительно была продемонстрирована роль среды, в которой живут животные в период детства. Оказалось, что если их содержат в обычной среде — в той, в которой и проводился отбор и выведение линий, то различия между повзрослевшими «умными» и «глупыми» крысами весьма значительны. Если же их содержать в обеднённой среде, лишённой обычных раздражителей, в тесных, тёмных клетках, в изоляции друг от друга, то различия между ними стираются, и «умные» крысы могут обучаться даже хуже «глупых».

При содержании в обогащённой среде — в светлых, просторных клетках, где было много лесенок, тоннелей, игрушек, в общении с другими животными, результаты, показываемые «глупыми» крысами, незначительно отличались от результатов «умных» и были лучше, чем у «умных», содержавшихся в обычных условиях.

## АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Известно, что формирование головного мозга млекопитающих не заканчивается с окончанием внутриутробного периода жизни, а продолжается в течение всего детства. Как вы думаете, чем можно объяснить влияние обогащённой среды в детстве на развитие «интеллекта» крыс? Какие выводы, касающиеся человека, можно сделать из этих опытов?

**Таланты и способности человека.** В 1865 г., одновременно с работой Г. Менделя, была опубликована работа Ф. Гальтона «Наследственный талант и характер», положившая начало генетике человека. Гальтон проанализировал несколько сотен родословных выдающихся людей и обнаружил, что среди их предков и родственников также значительно больше выдающихся личностей, чем среди родственников обычных людей. Это явление хорошо известно — достаточно вспомнить династии знаменитых музыкантов, писателей, учёных.

В роду гениального немецкого композитора И. С. Баха было 50 музыкантов, 20 из которых были знамениты. В России в роду Толстых — Пушкиных (а они родственники) были не только такие гении, как А. С. Пушкин, Л. Н. Толстой, но и другие известные писатели и поэты — Ф. И. Тютчев, А. К. Толстой, В. Ф. Одоевский, философы П. Я. Чаадаев, К. Н. Леонтьев. Да и сам Ф. Гальтон, выдающийся учёный и общественный деятель, был двоюродным братом Ч. Дарвина; их дед, Эразм Дарвин, — один из первых учёных-эволюционистов.



**Поведенческие особенности человека.** Дальнейшие исследования показали, что генетическая составляющая есть и у некоторых типов аномального поведения человека, таких, как склонность к тяжким преступлениям, наркомании, алкоголизму. Как правило, это связано с наличием определённых аллелей некоторых генов. Это могут быть гены ферментов, отвечающих за расщепление спирта, гены, отвечающие за уровень гормонов и др. Очень важно понимать, что не существует «генов алкоголизма», «генов наркомании» или «генов преступности». Есть аллели, которые повышают *риск* развития патологического поведения *при соответствующем влиянии среды*. Значит, решающую роль в предотвращении такого рода поведенческих реакций играет понимание роли среды и соответствующее воспитание.

#### Вопросы и упражнения

1. Какие формы поведения вы считаете генетически обусловленными и почему? Приведите примеры.

2. Какими экспериментами можно доказать генетическую обусловленность поведенческих реакций?

#### Работа с текстом

3. *Прочитайте следующий текст.*

Инфекционное заболевание пчёл, так называемая личиночная гниль, может очень быстро привести к гибели всего улья.

Учёные обнаружили, что устойчивость к этому заболеванию обусловлена особенностями поведения насекомых. Пчёлы из семей, устойчивых к заболеванию, находят ячейки с больными личинками, распечатывают их и выбрасывают погибших личинок из улья. Оказалось, что эти особенности поведения пчёл определяются всего двумя генами и наследуются по схеме обычного дигибридного скрещивания. Способность обнаруживать и распечатывать ячейки с погибшими личинками определяется рецессивным геном *a*, а выбрасывать мёртвых личинок — рецессивным геном *b*. Таким образом, пчёлы с генотипом *aaB—* только распечатывают дефектные ячейки, но не выбрасывают личинок. Пчёлы с генотипом *A—bb* не могут найти такие ячейки, но если экспериментатор сам их найдёт и распечатает, то пчёлы тут же выбросят мёртвых личинок. Только пчёлы с генотипом *aabb* способны выполнить оба действия, и такие пчелиные семьи устойчивы к заболеванию.

*По ходу чтения наклеивайте на поля учебника стикеры и делайте на них пометки: «✓» — уже знал; «+» — новое; «—» — думал иначе; «?» — не понял, есть вопросы. По результатам чтения заполните таблицу (сначала целиком первый столбец, потом второй и т. д.):*

| √ | + | — | ? |
|---|---|---|---|
|   |   |   |   |

*В классе обсудите записи, внесённые в таблицу.*

- Прочитайте заключение к главе 7. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
- Напишите собственное заключение к данной главе.

### Тестовые задания

- Аллельные гены — это
  - гены, проявление которых зависит от влияния внешней среды
  - гены, находящиеся в идентичных участках гомологичных хромосом и отвечающие за альтернативное развитие одного признака
  - гены, находящиеся в разных хромосомах и отвечающие за развитие одного признака
  - гены, входящие в состав одного генотипа
- В моногибридном скрещивании двух гетерозигот получено расщепление  $2A- : 1aa$ . Это говорит о том, что
  - это наследование, сцепленное с полом
  - это пример неполного доминирования
  - этот ген находится в митохондриальном геноме
  - гомозиготы по доминантному аллелю нежизнеспособны
- Рецессивный признак, ген которого находится в X-хромосоме,
  - не проявляется у особей женского пола
  - не проявляется у особей мужского пола
  - всегда проявляется у особей женского пола
  - всегда проявляется у особей мужского пола
- Выберите верные утверждения.
  - Фенотипом называют совокупность внешних признаков организма.
  - Третий закон Менделя выполняется только при отсутствии сцепления анализируемых генов.
  - Кодоминирование — это одновременное проявление в фенотипе доминантных аллелей разных генов.
  - Летальные гены всегда рецессивны.
  - Признаками, сцепленными с полом, называют признаки, проявляющиеся только у особей одного пола.
  - Гены признаков, передающихся в ряду поколений по материнской линии, находятся в митохондриальной ДНК.
  - Норма реакции определяется влиянием внешней среды.



5. Установите соответствие — определите, к какой группе генов относятся приведённые ниже понятия.

ПОНЯТИЯ

- А. сцепление
- Б. рецессивность
- В. гетерозиготность
- Г. новообразование
- Д. кодоминирование
- Е. подавление
- Ж. независимое наследование
- З. доминирование
- И. рекомбинация
- К. неполное доминирование

ГРУППА ГЕНОВ

- 1) аллельные гены
- 2) неаллельные гены

*К следующему уроку*

Что такое изменчивость организмов? (Введение.) Что называют нормой реакции генотипа? (§ 36.) Как происходит рекомбинация генов? (§ 24 и 34.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**С**о времени открытий Грегора Менделя прошло около 150 лет. За это время наукой расшифрованы механизмы наследственности, объяснены закономерности, обнаруженные Менделем. Во многих случаях выводы Менделя уточняются, определяются границы их применения. Чаще всего наследование осуществляется сложнее, чем представлял себе Мендель. Так, взаимодействие генов не ограничивается аллельными взаимоотношениями (доминантный — рецессивный). Генотип представляет собой целостную систему, и разные неаллельные гены могут влиять на развитие одного признака, подавляя или изменяя его проявление. Влияние может быть настолько значительным, что реально наблюдаемые расщепления будут отклоняться от менделевских. Но как теория относительности не отменяет законов механики или дифференциальное исчисление не делает ненужной арифметику, так и законы Менделя остаются базовыми законами явлений наследственности. Знание законов Менделя необходимо и селекционерам, выводящим новые сорта растений или породы животных, и врачам для определения возможности лечения и прогноза многих заболеваний.

**И**зменчивость не менее важное качество живых организмов, чем наследственность. Изменчивость, характерная для всех живых организмов, бывает двух типов. *Наследственная (генотипическая) изменчивость* — основа разнообразия живых организмов и главное условие их способности к эволюционному развитию. Механизмы наследственной изменчивости (мутации и рекомбинации) связаны с тем или иным изменением генетического материала организма. Но проявление наследственно обусловленных признаков в разных условиях среды может несколько различаться. Такая *ненаследственная (модификационная) изменчивость* обуславливает пластичность организмов, способствуя приспособлению к конкретным условиям среды.

## § 38

## Модификационная изменчивость. Комбинативная изменчивость

### • Модификации • Комбинативная изменчивость

**Модификационная изменчивость.** Как мы видели, разнообразие фенотипов обусловлено разнообразием генотипов. Однако фенотип организма зависит и от условий среды, в которых этот организм существует.

Разнообразие фенотипов, возникающих у организмов с одинаковым генотипом под влиянием условий среды, называют **модификационной изменчивостью**.

Примером модификационной изменчивости может служить изменчивость генетически идентичных особей — клонов. Многие виды растений, например картофель, обычно размножаются вегетативно, в этом случае все потомки обладают одинаковым генотипом. Однако растения одного сорта существенно отличаются по высоте, кустистости, количеству и форме клубней и другим показателям. Даже в пределах одной грядки есть различия в уровне освещённости и увлажнения почвы, в количестве и наборе микроэлементов в почве, в наличии сорняков. Эти различия сказываются на развитии растений. Но эти *модификации*



не наследуются, потому что гены, отвечающие за развитие растений, не меняются в ответ на изменения температуры, влажности или характера питания.

Однако возможные вариации признака под влиянием внешней среды имеют свои пределы. Например, хорошо известно, что пребывание на солнце вызывает появление загара. Это типичная модификация — изменение фенотипа под влиянием среды. Это изменение не наследуется. Но одни люди могут загореть до черноты, а другие никогда такой степени загара не достигнут. Вот эта *способность формировать определённый фенотип в конкретных условиях среды, т. е. норма реакции, наследуется* (см. § 36). А сформируется ли такой фенотип, зависит только от того, какими будут условия среды.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Исследователи, занимающиеся генетикой человека, большое значение придают изучению однояйцевых близнецов. Особенно важным считается всестороннее изучение таких близнецов, которые в силу различных обстоятельств вскоре после рождения оказались разлучены и воспитывались в разных семьях. Как вы думаете, какую цель преследуют подобные исследования? Какие данные рассчитывают получить учёные?

Иногда модификационную изменчивость называют ненаследственной. Это верно в том смысле, что само фенотипическое изменение не наследуется. Тем не менее нельзя забывать следующее:



Выработанная в результате естественного отбора способность живых организмов к приспособительным изменениям — адаптивным модификациям генетически обусловлена.

В целом модификационная изменчивость характеризуется рядом признаков. Она всегда *направленна*. Это означает, что под влиянием определённого фактора среды у всех особей изменения будут идти в одном направлении. Например, под действием солнечных лучей у людей увеличится количество меланина в клетках кожи, а не прибавится вес или рост. Модификации *адаптивны*, т. е. они всегда повышают приспособленность организма. Модификации носят *массовый характер*. Это означает, что под действием одного и того же фактора у всех особей данного вида будут происходить одинаковые изменения фенотипа. Степень этих изменений может быть разной, так как норма реакции у разных индивидуумов может быть разной, но в той или иной степени модификация проявится у всех.

**Комбинативная изменчивость.** Когда мы определяли генотипы и фенотипы потомков в разных типах скрещиваний, мы видели, что фенотипы потомков могут отличаться от фенотипов родителей. Сами гены при этом не изменялись, а менялись только сочетания аллелей.

**Комбинативная изменчивость** — это наследственная изменчивость, являющаяся результатом разных комбинаций аллелей.

В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение организмов, с которым связано появление множества разнообразных гамет. Каким именно генотипом будет обладать возникающая при оплодотворении зигота, зависит от *случайной встречи гамет*. Различные комбинации генов, возникающие при слиянии гамет, приводят к формированию новых уникальных генотипов и фенотипов. Нужно учесть, что число генов у каждого организма исчисляется тысячами. Большинство генов имеет два, а иногда и значительно больше аллелей. Поэтому нет ничего удивительного в том, что даже среди близких родственников не найти двух абсолютно одинаковых людей (исключение составляют однайцевые близнецы, см. § 40).

Важнейший источник комбинативной изменчивости — *независимое расхождение гомологичных хромосом* в первом делении мейоза. Именно независимое расхождение хромосом, как вы помните (см. § 33), является основой третьего закона Менделя. Появление зелёных гладких и жёлтых морщинистых семян во втором поколении от скрещивания растений с жёлтыми гладкими и зелёными морщинистыми семенами — пример комбинативной изменчивости (см. рис. 44).

*Рекомбинация генов*, основанная на явлении перекрёста хромосом, — другой, тоже очень важный источник комбинативной изменчивости. Рекомбинантные хромосомы, попав в зиготу, обусловят у потомков появление таких комбинаций признаков, каких не было у родителей.

Насколько велика комбинативная изменчивость? Мы знаем, что гетерозиготы  $Aa$  производят два типа гамет, дигетерозиготы —  $2^2$ , т. е. четыре типа гамет, а гетерозиготы по  $n$  генам производят  $2^n$  гамет. У человека и других млекопитающих около 20 тыс. генов. Даже если учесть, что каждый человек гетерозиготен в среднем по 6,7 % генов, то число возможных типов гамет составит астрономическую цифру — примерно  $2^{1340}$ . А число возможных комбинаций аллелей при случайной встрече мужской и женской гамет при этом составит  $4^{1340}$ . Правда, в этих подсчётах не учитывается сцепление генов, но ведь есть ещё и перекрёст хромосом. Число возможных генотипов у человека многократно превышает число элементарных частиц во всей Вселенной.



Все источники комбинативной изменчивости (независимое расхождение гомологичных хромосом в мейозе, случайная встреча гамет при оплодотворении, рекомбинация генов вследствие перекрёста хромосом) действуют независимо и одновременно, создавая огромное разнообразие генотипов.

Однако новые комбинации генов не только легко возникают, но также и легко разрушаются при передаче из поколения в поколение. Именно поэтому в потомстве выдающихся по качествам живых организмов нередко появляются особи, уступающие родителям.

#### Вопросы и упражнения

1. Какие биологические явления лежат в основе комбинативной изменчивости?

#### Работа с текстом

2. На основании материала параграфа и введения к главе сформулируйте определения понятий «модификации», «наследственная (генотипическая) изменчивость», «рекомбинация генов».

3. Найдите ошибку в тексте и объясните, в чём она заключается. Известно, что жители Италии обычно имеют более тёмную кожу, чем скандинавы. Это вызвано тем, что из-за большего количества солнечного ультрафиолета они и их предки больше подвергались действию солнца. Поэтому в их организме накапливается больше меланина — пигмента, обуславливающего появление загара.

#### К следующему уроку

Что такое геном? Чем отличается вирусный геном от генома эукариот? (§ 20, 34.) Как регулируется работа генов? (§ 18, 19.) Что такое репликация ДНК и как она осуществляется? (§ 15.)

## § 39 Мутационная изменчивость

• Мутации • Мобильные генетические элементы • Закон гомологических рядов наследственной изменчивости

**Мутации.** Случайно возникшие стойкие изменения генотипа, связанные с различными преобразованиями генетической информации, называют *мутациями*. К мутациям относят преобразования структуры хромосом или последовательности нуклеотидов в генах.

Мутации, приводящие к изменению числа хромосом, называют **геномными мутациями**.

Наиболее распространённым типом геномных мутаций является *полиплоидия* — кратное изменение числа хромосом. У полиплоидных организмов гаплоидный ( $n$ ) набор хромосом в клетках повторяется не 2 раза, как у диплоидов, а значительно больше — до 10—12 раз.

Возникновение полиплоидов связано с нарушением митоза или мейоза. У диплоидных организмов в результате такого процесса могут образоваться диплоидные ( $2n$ ) гаметы.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Очень многие сельскохозяйственные растения являются полиплоидами — тетраплоидами, гексаплоидами, октаплоидами. Особое значение имеют триплоиды — бананы, триплоидные сорта винограда, мандаринов. Дело в том, что триплоидные растения не имеют семян, что повышает их потребительские качества. Размножаться половым путём они не могут, но фруктовые культуры всё равно размножают вегетативно. Как вы думаете, с чем связано бесплодие триплоидов? Весьма ценятся бескосточковые арбузы, однако вывести такой сорт нельзя (хотя гибриды получены). Как вы думаете, почему?

Полиплоидные виды растений довольно обычное явление; у животных полиплоидия встречается реже, в частности не обнаружены полиплоидные виды у млекопитающих и птиц.



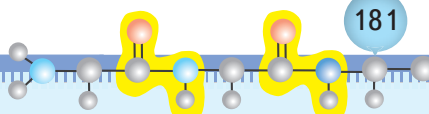
**Хромосомные мутации** — это изменения структуры хромосом.

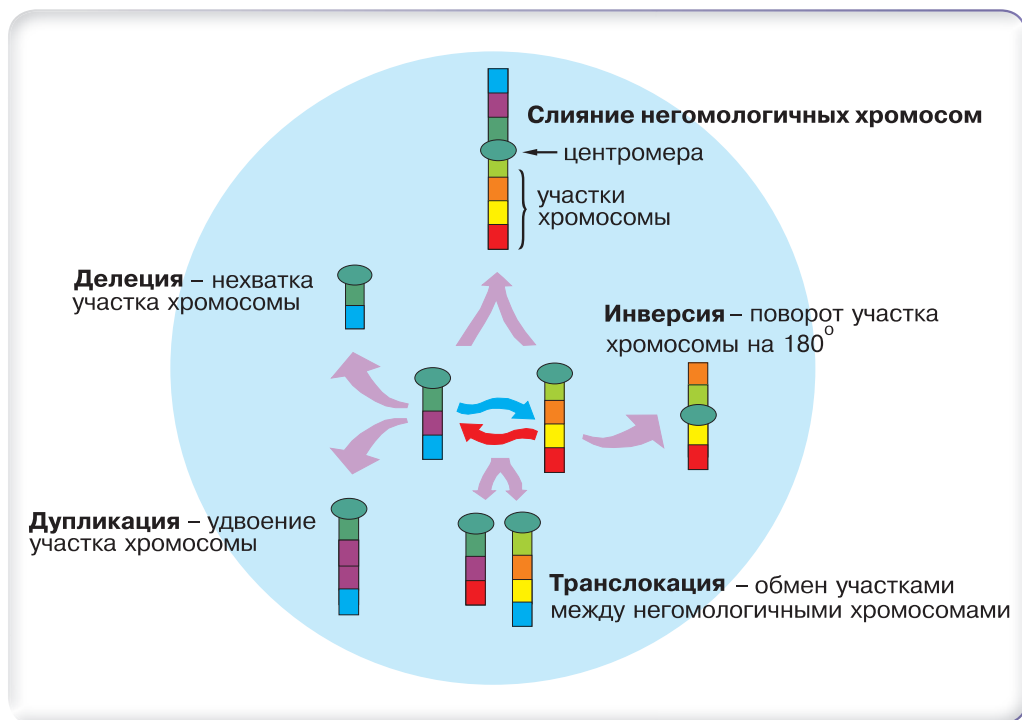
Появление хромосомных мутаций всегда связано с возникновением двух или более разрывов хромосом с последующим их соединением, но в неправильном порядке. Различают пять основных типов хромосомных мутаций: *делеция* — потеря участка хромосомы; *дупликация* — удвоение участка хромосомы; *инверсия* — поворот части хромосомы на  $180^\circ$ ; *транслокация* — обмен участками негомологичных хромосом; *слияние* двух негомологичных хромосом в одну (рис. 52).

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте хромосомы в метафазе митоза для организма с  $2n = 4$ , гетерозиготного по транслокации между этими хромосомами.

Делеции и дупликации, как правило, оказываются вредными для организма. Это связано с тем, что для многих организмов (в частности, для млекопитающих) очень важен *баланс генов* — отработанное





**Рис. 52.** Основные типы хромосомных мутаций

в ходе эволюции соотношение количества продуктов разных генов. Нарушение баланса генов у человека может приводить к тяжёлым врождённым заболеваниям.

Возникновение инверсий, транслокаций и слияний хромосом на индивидуумы, у которых они возникли, вредного влияния не оказывает, однако может привести к образованию у них *несбалансированных гамет* — гамет, в которых нарушен баланс генов.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Нарисуйте хромосомы в метафазе I мейоза для организма с  $2n = 4$ , гетерозиготного по транслокации между этими хромосомами.

Тем не менее хромосомные мутации, приводя к изменению функционирования генов, играют серьёзную роль в эволюционных преобразованиях видов. Так, дупликации часто приводили к возникновению новых генов (об этом можно прочитать в § 2 учебника для 11 класса).

**Генные (точковые) мутации** — это изменение последовательности нуклеотидов в гене.

Эти мутации приводят к тому, что мутантный ген либо перестаёт работать и тогда не образуются соответствующие РНК и белок, либо синтезируется белок с другими свойствами, что проявляется в изменении каких-либо признаков организма.

Новые аллели обычно появляются в результате генных мутаций.

**Мобильные генетические элементы.** Особым типом мутаций считают *перемещение мобильных генетических элементов*.

Участки ДНК, способные менять своё положение в геноме, называют **мобильными генетическими элементами (МГЭ)**.

Мобильные генетические элементы родственны вирусам, однако не имеют белковой оболочки и не вызывают инфекционных заболеваний. МГЭ есть у всех известных в настоящее время организмов. Перемещение элемента может не привести к каким-либо изменениям, но может и изменить функционирование лежащих рядом генов — ген может «выключиться», или, наоборот, неработающий ген может «включиться».

В геноме может быть много мобильных элементов: например, почти половину генома человека составляют мобильные элементы. Как правило, они содержат один или несколько генов, кодирующих ферменты, необходимые для перемещения элемента. При перемещении МГЭ иногда могут «прихватить» клеточный ген или его участок и перенести его с собой. Такое событие может привести к возникновению нового гена, что иногда и происходило в ходе эволюции.

**Закономерности мутагенеза.** В естественных условиях мутации — редкие события. У многоклеточных организмов в среднем в одной из 100 тыс. гамет возникает одна новая мутация. Хотя мутационные события происходят редко, из-за *постоянства естественного мутационного процесса* генотипы всех без исключения организмов содержат значительное количество мутаций.

Многие мутации вредны для организма, часть нейтральны, а некоторые из них в определённых условиях жизни могут становиться полезными. Например, мутация, вызывающая появление белой окраски у животных, обычно вредна, так как делает их заметными



для хищников. Однако в условиях Арктики эта мутация становится полезной, обеспечивая покровительственную окраску.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Первые люди, возникшие в Африке, были довольно темнокожими. Появление светловолосых голубоглазых людей — результат мутации, возникшей примерно 10 тыс. лет назад. Скорее всего, в Африке эта мутация была вредной, так как тёмная кожа защищает организм от вредного действия ультрафиолетового излучения Солнца. Тот факт, что эта мутация широко распространилась на севере Европы, указывает на то, что в этих условиях она оказалась полезной. Как вы думаете, в чём может заключаться полезность этой мутации в условиях Севера?

Другая закономерность мутагенеза — *случайность мутаций*. Мутации в отличие от модификаций всегда ненаправленны. Даже зная, что мутация может произойти, предсказать, какой именно ген изменится (мутирует), мы не можем. Изучение мутационного процесса показало, что мутировать могут все гены, контролирующие развитие любого признака организма.

**Закон гомологических рядов наследственной изменчивости.** Случайность мутаций не означает, что они могут быть какими угодно: например, невозможна мутация, в результате которой окраска тигра станет фиолетовой. Каждый генотип обладает огромным, но всё же ограниченным спектром тех мутаций, которые в принципе могут произойти. Выдающийся русский биолог Николай Иванович Вавилов, в течение многих лет изучавший наследственную изменчивость у культурных растений, установил, что близкородственные виды и роды благодаря большому сходству их генотипов обладают сходной наследственной изменчивостью. Обнаруженное Вавиловым явление известно в биологии как *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*. Этот закон он сформулировал следующим образом:



«Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов».

У организмов, связанных менее близкими родственными связями, т. е. имеющих значительные различия в строении генотипов, параллелизм наследственной изменчивости становится менее полным.

**Причины мутаций** могут быть разными. Значительная часть генных мутаций возникает благодаря тому, что фермент ДНК-полимераза (см. § 15), в принципе работающий очень точно, изредка может в ходе репликации допускать ошибки — включать во вновь синтезируемую цепь «неправильный» нуклеотид. Любые воздействия, способные нарушить молекулу ДНК, также могут быть *мутагенными*, т. е. вызывать мутации. Чаще всего это электромагнитное излучение — естественный фон радиации\*, космические лучи, ультрафиолетовое излучение Солнца. Мутагенными являются очень многие химические вещества.

Американский генетик Герман Мёллер, несколько лет работавший в нашей стране, впервые экспериментально показал, что под действием рентгеновского излучения частота мутационного процесса возрастает в сотни раз. Радиационный и химический мутагенез широко используют в селекции растений и микроорганизмов. Он позволяет в тысячи раз увеличить частоту наследственных изменений, из которых человек может отобрать наиболее ценные для себя.

Повышение радиационного фона в среде обитания представляет серьёзную генетическую опасность для человека и других живых организмов. Не менее опасно загрязнение окружающей среды химическими веществами.

#### Вопросы и упражнения

1. Подумайте, могут ли мутации и модификации быть неотличимы по фенотипу. А как их можно различить?
2. В чём состоит различие между точковыми и хромосомными мутациями?
3. Подумайте, в каких случаях точковые мутации могут быть нейтральны по своему действию на организм.

#### Задачи

#### Работа с информацией

#### Работа с текстом

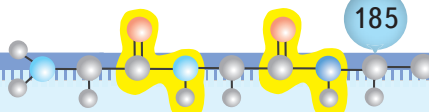
#### К следующему уроку

4. Какие могут быть варианты гамет у организма с  $2n = 4$ , гетерозиготного по транслокации между этими хромосомами?

5. Используя дополнительные источники информации, узнайте, чем обусловлен естественный радиоактивный фон Земли.

6. На основании материала параграфа сформулируйте определения понятий «полиплоидия», «баланс генов» и «несбалансированные гаметы».

Что называют наследственностью? (Введение.) Чем обусловлено наследование признаков, сцепленных с полом? (§ 34.)



- Генеалогический метод • Цитогенетический метод • Близнецовый метод
- Хромосомные болезни

**Наследственность человека.** Науке уже известно очень многое о наследственности человека. Важно, что все общие закономерности наследственности, о которых говорилось в предыдущих главах и которые подробно изучены на лабораторных животных и сельскохозяйственных растениях, относятся и к человеку. Однако определить, как наследуются конкретные признаки человека, иногда довольно сложно, так как эксперименты на людях невозможны.

Во многих случаях помощь может оказать *генеалогический метод* — изучение родословных, в которых отмечены определённые признаки, например наследственные болезни.

Так, благодаря родословной удалось проследить наследование гена гемофилии (см. § 34), передающегося от английской королевы Виктории, в королевских домах Европы. Виктория и её муж были здоровы. Известно также, что никто из её предков не страдал гемофилией. Наиболее вероятно, что мутация возникла в гамете одного из родителей Виктории. Вследствие этого королева Виктория стала

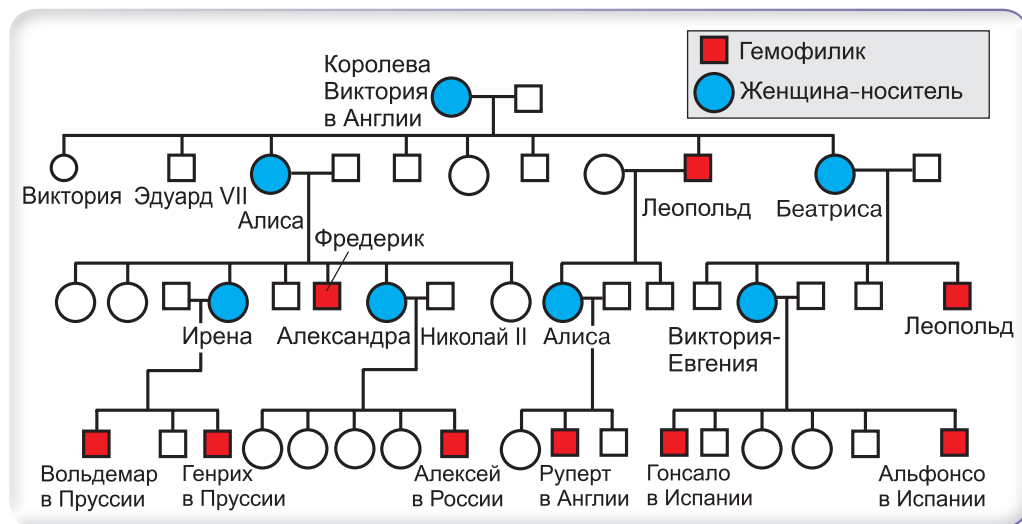


Рис. 53. Наследование гемофилии в королевских домах Европы

носителем гена гемофилии и передала его многим своим потомкам. Все потомки мужского пола, которые получили от Виктории X-хромосому с мутантным геном, страдали гемофилией (нарушением свёртываемости крови) (рис. 53).

**Изучение близнецов.** Большую помощь в изучении наследственности человека оказывает всестороннее изучение близнецов.

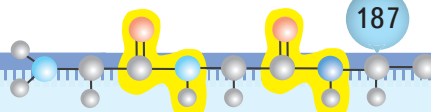
У человека в среднем в одном проценте случаев рождаются близнецы. Они могут быть однояйцевыми и разнотроичными. *Разнотроичные*, или *неидентичные*, близнецы рождаются в результате оплодотворения двух яйцеклеток двумя сперматозоидами. Они поэтому похожи друг на друга не более чем братья и сёстры, рождённые в разное время, и могут быть разнополами.

Но иногда одна оплодотворённая яйцеклетка даёт начало не одному, а двум (или нескольким) эмбрионам. Такие близнецы всегда либо мальчики, либо девочки. И сходство у них почти абсолютное, так как они имеют один и тот же генотип. Таких близнецов называют *однояйцевыми* или *идентичными*, поскольку они развились из одной яйцеклетки.

Идентичные близнецы представляют большой интерес для изучения наследственности человека, так как различия между ними объясняются не различными генотипами, а влиянием условий развития, т. е. среды.

Генетикам удалось выявить во всём мире несколько сотен пар идентичных близнецов, которые были разлучены в детстве и воспитывались в разных семьях. Некоторые из них встретились только будучи взрослыми. К удивлению исследователей, оказалось, что многие признаки, которые не считались ранее наследственными, в значительной мере определяются генотипом. Например, оказалось, что такие близнецы обычно выбирают одинаковую профессию, предпочитают одинаковые цвета одежды, примерно в одном возрасте болеют одними и теми же инфекционными заболеваниями.

**Генетика и медицина.** Интерес, проявляемый учёными к наследственности человека, не случаен. В последние десятилетия человечество тесно соприкасается с чуждыми для него химическими веществами. Число таких веществ, применяемых в быту, сельском хозяйстве, пищевой, фармакологической, косметической промышленности и в других областях деятельности людей, в настоящее время огромно. Среди этих веществ есть и такие, которые вызывают мутации. Поэтому важнейшей задачей является определение мутагенной активности всех вновь синтезированных химических веществ.





Следует иметь в виду, что действие повреждающих факторов не ограничивается мутациями. Это может быть *врождённое* уродство — нарушение хода эмбрионального развития. Такие аномалии не являются наследственными. Выявление и изучение дефектов различных генов позволяет предотвращать появление наследственных и врождённых аномалий у детей, а в некоторых случаях и лечить их.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Успехи генетики позволяют облегчить течение некоторых наследственных болезней. Например, фенилкетонурия вызывается отсутствием фермента, превращающего аминокислоту фенилаланин в тирозин. Накапливающиеся в организме новорождённого токсические продукты неполного превращения фенилаланина нарушают развитие мозга, приводя к умственной отсталости. Оказалось, что вскармливание детей в течение первых трёх-четырёх лет жизни искусственными смесями, не содержащими фенилаланина, предотвращает развитие слабоумия. В дальнейшем эти дети развиваются нормально даже при переходе на нормальную пищу. Как вы думаете, можно ли считать это примером излечения от наследственного заболевания?

Для обеспечения своего здоровья, здоровья своих детей и всех будущих поколений человеку необходимо научиться бороться с возникновением в его клетках генных и хромосомных мутаций. А для этого ему надо знать свою собственную генетику так же хорошо, как и генетику растений, животных, микроорганизмов.

**Хромосомные болезни человека.** Современные цитогенетические методы позволяют подробно изучать структуру хромосом человека. На рисунке 54 приведено изображение хромосом человека (мужчины), полученное с помощью микроскопирования в ультрафиолетовом свете и компьютерной обработки изображения. Распределение различных цветов на изображении даёт возможность идентифицировать каждую из 23 пар хромосом, включая пару половых хромосом (X- и Y-хромосомы).

Исследования хромосом человека показали, что многие врождённые уродства и отклонения от нормы связаны с изменением числа хромосом или изменением морфологии отдельных хромосом. На рисунке 55 приведена фотография хромосом человека с болезнью Дауна. Во всех клетках его организма не 46, а 47 хромосом из-за наличия не двух, а трёх хромосом № 21. Люди, страдающие этим заболеванием, умственно отсталые. Вероятность рождения ребёнка с синдромом Дауна возрастает у женщин старше 35 лет, так как с возрастом увеличивается вероятность неправильного расхождения хромосом во время мейоза.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

В некоторых случаях, к счастью, редких, болезнь Дауна связана со слиянием 21-й хромосомы с другой (например, 13-й) хромосомой. Гетерозиготные носители такого слияния имеют 45 хромосом, хромосомы 21 и 13 у них не имеют пар, но присутствует непарная хромосома, образованная в результате слияния 21-й и 13-й хромосом. Фенотипического проявления такая мутация не имеет. Подумайте, какие гаметы могут образоваться у такого человека и к каким последствиям это может привести. Что будет, если сольются две 21-е хромосомы?

У человека известно много различных аномалий, связанных с изменением числа или формы хромосом. Эти заболевания называют *хромосомными болезнями*. В последнее время совместными усилиями медиков и генетиков разработаны методы, позволяющие диагностиро-

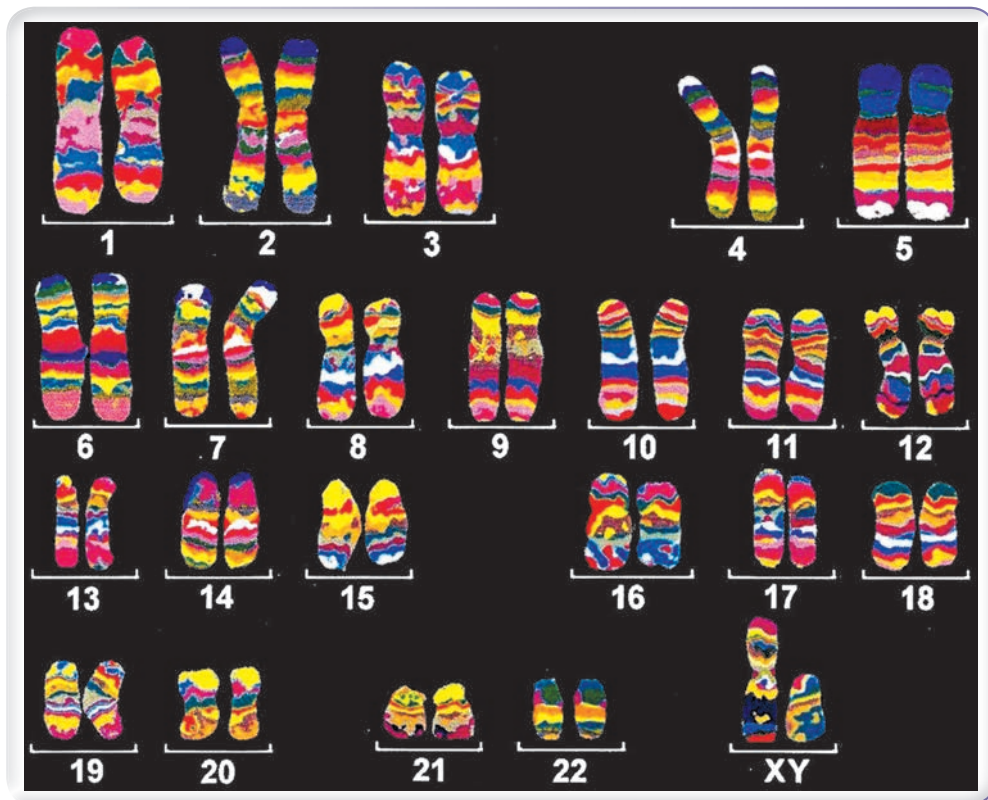
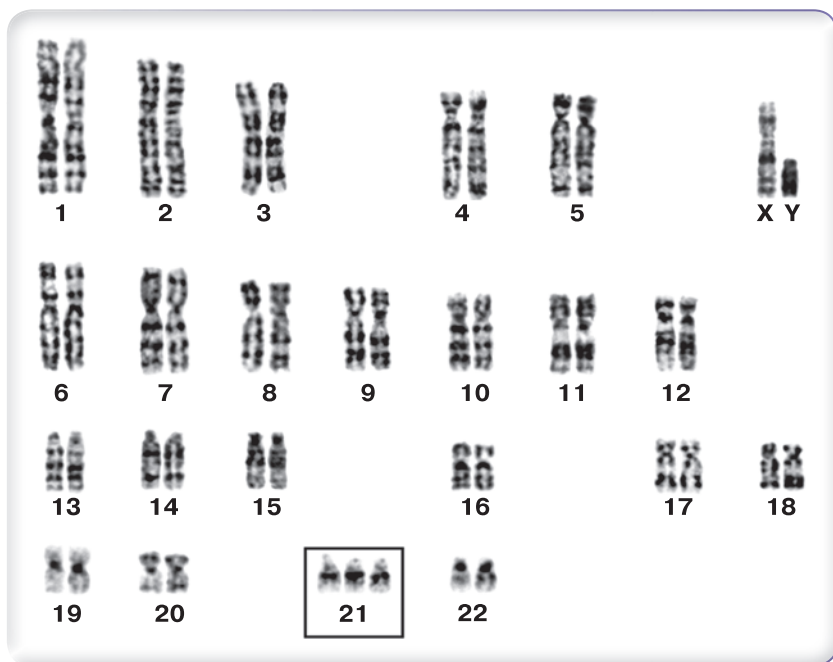


Рис. 54. Компьютерное изображение хромосом человека (мужчины)



**Рис. 55.** Хромосомный набор мужчины с болезнью Дауна

вать наличие у плода хромосомных и многих биохимических аномалий даже в период беременности.

#### Вопросы и упражнения

1. Какие методы классической генетики неприменимы к изучению наследственности человека?
2. Почему все люди не похожи друг на друга?
3. Болезнь Дауна связана с наличием лишней хромосомы № 21 — самой маленькой в кариотипе. Гораздо реже встречается наличие лишней более крупной хромосомы № 13. Лишние же крупные хромосомы (№ 1, 2 и др.) в кариотипе живых людей не встречаются. Как вы думаете, почему?

#### Задача

4. На примере своей семьи проведите генеалогическое изучение наследования какого-либо признака (цвета волос, цвета глаз, курчавости, способности свёртывать язык трубочкой и т. п.).

#### Работа с информацией

5. Используя дополнительные источники информации, узнайте, что изучает наука цитогенетика.
6. Работая в группе или в паре, создайте компьютерную презентацию на тему «Хромосомные болезни человека».

7. На основании материала параграфа сформулируйте определения понятий «неидентичные (разнояйцевые) близнецы», «идентичные (однойяйцевые) близнецы», «родословная».

Вспомните, что такое иммунитет (§ 29), кодоминирование (§ 31). Что такое антиген? (Словарь.)

## § 41

## Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека

### • Группы крови • Резус-фактор

**Лечение наследственных аномалий обмена веществ.** Повышенный интерес медицинской генетики к наследственным заболеваниям объясняется тем, что во многих случаях знание биохимических механизмов развития заболевания позволяет облегчить страдания больного. Больному вводят не синтезирующиеся в организме ферменты или исключают из пищевых рационов продукты, которые не могут быть использованы вследствие отсутствия в организме необходимых для этого ферментов. Например, заболевание одним из типов сахарного диабета характеризуется повышением концентрации сахара в крови вследствие отсутствия инсулина — гормона поджелудочной железы, нужного для усвоения сахара. Это заболевание вызывается рецессивной мутацией. Введение инсулина ликвидирует симптомы болезни.

Успехи генной инженерии позволяют создать «искусственные железы», продуцирующие недостающее вещество. Для этого взятые у пациента клетки (обычно это клетки костного мозга или кожи) подвергают трансгенезу — вводят в них нормально работающую копию гена, который у больного не работает. После размножения в искусственных условиях модифицированные клетки вводят больному. Так как это его собственные клетки, то они не отторгаются организмом.

Однако следует помнить, что такими способами излечивается только болезнь, т. е. фенотипическое проявление вредного гена. Вылеченный человек продолжает оставаться его носителем и может передавать этот ген своим потомкам.

**Группы крови.** К числу хорошо изученных признаков человека относится система групп крови. В § 31 было рассмотрено, как опре-



Рис. 56. Резус-конфликт матери и плода

деляются группы крови человека. Знание группы крови чрезвычайно важно, если приходится переливать человеку кровь донора. Олигосахариды эритроцитов — сильные антигены\*. Если, например, человеку с I(0) группой крови перелить кровь любой другой группы, то его организм начнёт вырабатывать антитела к чужим олигосахаридам эритроцитов — ведь собственных у него нет, для него это чужеродное вещество. Для человека с генотипом  $I^A I^B$  подходит любая группа крови — ведь у него есть оба олигосахарида, они для него свои. Поэтому людей с IV(AB) группой крови называют *универсальными реципиентами* («получателями»). А кровь людей с I(0) группой подходит любому человеку, так как не содержит антигенных олигосахаридов.

На самом деле групп крови у человека значительно больше. За них отвечают другие гены. Не все они одинаково важны, так как степень антигенности их продуктов значительно меньше. Однако одна из таких групп очень важна — это *группа крови «резус»*. Ген, ответственный за неё, может быть доминантным (обозначается  $Rh^+$ ), тогда в крови присутствует белок, называемый *резус-фактором*, и рецессивным (обозначается  $Rh^-$ ), тогда белок не синтезируется. Если резус-отрицательная женщина вступит в брак с резус-положительным мужчиной, её ребёнок может оказаться гетерозиготным — резус-положительным. При этом в организме ребёнка будет синтезироваться резус-фактор. Так как кровеносные системы плода и матери сообщаются, этот белок будет поступать в материнский организм. Для иммунной системы матери этот белок является чужеродным, поэтому она начнёт вырабатывать против него антитела (вспомните § 4). Эти антитела будут разрушать эритроциты плода (рис. 56). Продукты их распада токсичны и вызывают отравление как материнского организма, так и плода. Это может быть причиной гибели плода или рождения ребёнка с глубокой степенью умственной отсталости.

В обратной ситуации, когда женщина резус-положительна, а ребёнок резус-отрицателен, ничего плохого не происходит. Это связано с тем, что резус-отрицательная кровь ребёнка не вызывает иммунного ответа организма матери. Собственная же система иммунитета у плода ещё не работает, она достигает зрелости только во время постэмбрионального развития.

Выяснение характера наследования этой системы крови и её биохимической природы позволило разработать медицинские методы предотвращения таких тяжёлых осложнений.

**Нежелательность родственных браков.** В современном обществе родственные браки (браки между двоюродными братьями и сёстрами) сравнительно редки. Однако есть области, где в силу географических, социальных, экономических или других причин небольшие контингенты населения в течение многих поколений живут изолированно. В таких изолированных популяциях (так называемых изолятах) частота родственных браков по понятным причинам бывает значительно выше, чем в обычных «открытых» популяциях.

### ТРЕНИРУЕМСЯ

Запишите, какие дети могут родиться в семье, где здоровые мать и отец являются двоюродными родственниками, унаследовавшими от общей бабушки рецессивный аллель, в гомозиготном состоянии вызывающий наследственное заболевание.

Статистика свидетельствует, что у родителей, состоящих в родстве, вероятность рождения детей, поражённых теми или иными наследственными недугами, или частота ранней детской смертности в десятки, а иногда даже в сотни раз выше, чем в неродственных браках. Родственные браки особенно нежелательны, когда имеется вероятность гетерозиготности супругов по одному и тому же рецессивному вредному гену.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Известно, что во многих изолятах повышена частота некоторых наследственных аномалий (разных в разных изолятах). Однако существует пример, когда близкородственные браки не приводили к появлению таких аномалий. Это древнеегипетские фараоны, которые имели обыкновение жениться на своих сёстрах. Например, знаменитой египетской царице Клеопатре предшествовало пять поколений браков родных и двоюродных братьев и сестёр, дядей и племянниц. Как вы думаете, чем можно объяснить отсутствие вредного действия близкородственного скрещивания в данном случае?



**Медико-генетическое консультирование.** Знание генетики человека позволяет прогнозировать вероятность рождения детей, страдающих наследственными недугами, в случаях, когда один или оба супруга больны или оба родителя здоровы, но наследственное заболевание встречалось у предков супругов. В ряде случаев имеется возможность прогноза вероятности рождения второго здорового ребёнка, если у первого было обнаружено наследственное заболевание.

По мере повышения биологической и особенно генетической образованности населения родители или молодые супружеские пары, ещё не имеющие детей, всё чаще и чаще обращаются к врачам-генетикам с вопросом о величине риска иметь ребёнка с наследственной аномалией. Медико-генетические консультации сейчас открыты во многих областных и краевых центрах России.

Широкое использование медико-генетических консультаций играет немаловажную роль в снижении частоты наследственных недугов и избавляет многие семьи от страха иметь нездоровых детей.

#### *Вопросы и упражнения*

1. Как вы считаете, почему у родителей, состоящих в близком родстве, велика вероятность рождения детей, поражённых наследственными заболеваниями?
2. На чём основываются выводы врачей медико-генетических консультаций? Какие рекомендации они могут дать? Какие цели преследует медико-генетическое консультирование?

#### *Работа с информацией*

3. В настоящее время многие наследственные заболевания успешно лечатся. Используя сведения из Интернета, подготовьте сообщение на тему «Успехи в лечении наследственных заболеваний».

#### *Работа с текстом*

4. Прочитайте заключение к главе 8. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
5. Напишите собственное заключение к данной главе.

#### *Тестовые задания*

1. Изменение цвета шерсти зайца-беляка осенью — пример изменчивости
  - 1) наследственной
  - 2) геномной
  - 3) комбинативной
  - 4) модификационной
2. Генные мутации могут возникнуть в результате
  - 1) нарушения иммунитета
  - 2) реакции азотистого основания с некоторыми химическими веществами
  - 3) нарушения конъюгации хромосом в профазе мейоза
  - 4) ошибки при транскрипции

3. Если родители имеют II и III группы крови, их дети могут иметь

- |                                 |                                |
|---------------------------------|--------------------------------|
| 1) только IV группу крови       | 3) любую группу крови          |
| 2) только II и III группы крови | 4) любую группу крови, кроме I |

4. Установите соответствие между типом мутации и её характерной особенностью.

#### МУТАЦИЯ

А. геномная      Б. хромосомная      В. генная

#### ХАРАКТЕРНАЯ ОСОБЕННОСТЬ МУТАЦИИ

- 1) поворот участка хромосомы на  $180^\circ$
- 2) включение неверного нуклеотида во время репликации ДНК
- 3) наличие лишней хромосомы в кариотипе
- 4) наличие 2n хромосом в яйцеклетке
- 5) замена аминокислоты в молекуле белка
- 6) удвоение участка ДНК
- 7) потеря участка молекулы ДНК
- 8) обмен участками негомологичных хромосом
- 9) потеря одного нуклеотида в молекуле ДНК

*К следующему уроку*

В чём заключается закон гомологических рядов наследственной изменчивости? (§ 39.)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**И**зменчивость — наследственная и ненаследственная — неотъемлемое свойство живых организмов. Именно изменчивость обеспечивает огромное разнообразие всего живого. Без изменчивости немыслима эволюция. Модификационной изменчивостью объясняется пластичность живых организмов — возможность быстрого приспособления к широкому спектру изменений внешней среды. Вместе с тем мутационная изменчивость не всегда желательное явление. Если «неудачные» новшества, вредные мутации растений или животных удаляются в результате гибели их носителя, то для человека уникальной ценностью обладает жизнь каждого индивидуума. Поэтому для человека неприемлем такой способ «борьбы» с нежелательной изменчивостью.

Забота о чистоте среды обитания людей, непримиримая борьба с загрязнением воды, воздуха и пищевых продуктов веществами, обладающими мутагенным и канцерогенным действием, — всё это условия снижения частоты появления у людей наследственных недугов.



## ГЛАВА 9 ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

**С**лово «селекция» означает «отбор». Говоря о селекции, имеют в виду: 1) процесс создания пород домашних животных, сортов культурных растений, а также штаммов микроорганизмов; 2) науку, разрабатывающую теорию и методы создания новых и улучшения существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. **Порода, сорт и штамм** — это искусственно полученные популяции с определённым комплексом признаков. Теоретическая база селекции — генетика.

§ 42

### *Одомашнивание как начальный этап селекции*

• Одомашнивание • Центры происхождения культурных растений

**Что такое селекция?** В широком смысле слова селекция как процесс изменения домашних животных и культурных растений, по выражению Н. И. Вавилова, «представляет собой эволюцию, направляемую волей человека».

**Селекция** — это наука о методах создания и улучшения пород животных, сортов растений, штаммов микроорганизмов.

Все современные сорта растений и породы животных, без которых немыслима современная цивилизация, созданы человеком благодаря селекции. В наше время перед селекцией стоят задачи по созданию новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений, приспособленных к условиям современного индустриального сельского хозяйства, а также нужных человеку штаммов микроорганизмов.

#### **ТРЕНИРУЕМСЯ**

Селекция является прикладной наукой — человек занимается селекцией для получения желательных свойств у живых организмов. Вспомните, какие ещё задачи, кроме чисто практических, может решать селекция.

**Одомашнивание как первый этап селекции.** Все современные домашние животные и культурные растения произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*.

Первые попытки одомашнивания животных и растений предпринимались людьми ещё 20—30 тыс. лет назад. Одомашнивание животных началось, вероятно, со случайного выращивания диких животных человеком.

На первых этапах одомашнивания человек пользовался отбором бессознательно, т. е. без осознанной цели изменить животных и растения в нужном направлении. Он оставлял лишь тех животных, которые способны были существовать и размножаться в условиях неволи. Таким образом, человек бессознательно отбирал животных по поведению и изменил их настолько, что дикие животные стали домашними, а некоторые, например собаки, — друзьями человека.

На ранних этапах развития животноводства и растениеводства человек заметил, что от лучших особей, т. е. в наибольшей степени удовлетворяющих его потребности, рождается, как правило, лучшее потомство.

Широкое и уже осознанное одомашнивание растений и животных началось 12—14 тыс. лет назад. Именно в этот период человек вовлёк в культуру подавляющее большинство животных и растений.

Некоторые виды животных и растений были одомашнены значительно позднее. Так, кроликов люди стали разводить лишь в Средневековье, сахарную свёклу стали возделывать как полевое сахарное растение только в XIX в., а мяту — в XX в.

В наше время человек для удовлетворения своих потребностей продолжает одомашнивать новые виды животных и растений. Для получения высококачественной пушнины в XX столетии была создана новая отрасль животноводства — пушное звероводство (норка, лисца, соболь и другие животные).

**Центры происхождения культурных растений.** Основной раздел селекции как науки — учение об исходном материале было обосновано двумя открытиями Н. И. Вавилова. Это закон гомологических рядов наследственной изменчивости, постулирующий сходные ряды изменчивости у разных видов, родов, семейств растений (вспомните § 39), и установление центров происхождения культурных растений. Эти работы Н. И. Вавилова дали селекционерам ориентиры: где искать недостающие звенья изменчивости (в первую очередь в центрах



происхождения растений и животных) и что искать (по гомологии изменчивости разных видов, беря за основу наиболее изученные).

В результате многочисленных экспедиций, организованных Н. И. Вавиловым в те отдалённые уголки планеты, где возникли древние земледельческие цивилизации, была собрана уникальная, самая крупная в мире коллекция разнообразных культурных растений. Именно она послужила фундаментом той огромной коллекции, которая ныне находится в Институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (Санкт-Петербург) и служит интересам науки и практики.

В настоящее время выделяют восемь главных центров происхождения культурных растений.

| Главные центры происхождения культурных растений и их одомашнивания |                                                                            |
|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| Название центра                                                     | Одомашненные растения                                                      |
| 1. Индонезийско-Индокитайский                                       | Бананы, сахарная пальма, саговая пальма, хлебное дерево, сахарный тростник |
| 2. Китайско-Японский                                                | Рис, просо, соя, шелковица                                                 |
| 3. Среднеазиатский                                                  | Горох, лён, морковь, лук, миндаль, грецкий орех, виноград                  |
| 4. Переднеазиатский                                                 | Пшеница, рожь, овёс, нут, чечевица                                         |
| 5. Средиземноморский                                                | Оливковое дерево, капуста, брюква, люпин                                   |
| 6. Африканский                                                      | Сорго, ячмень, кунжут, клещевина, хлопчатник, арбуз, кофе                  |
| 7. Южноамериканский                                                 | Маниок, фасоль, томаты, арахис, ананас, картофель                          |
| 8. Среднеамериканский                                               | Кукуруза, фасоль, тыква, красный перец, табак, какао                       |

**Происхождение домашних животных.** Районы одомашнивания животных связаны с центрами происхождения культурных растений. В районах Индонезийско-Индокитайского центра впервые были одомашнены животные, не образующие крупных стад: собака, свинья, куры, гуси, утки. В районах Передней Азии, как предполагают, впервые были одомашнены овцы, а в Малой Азии — козы. Предок

крупного рогатого скота — тур впервые одомашнен в ряде областей Евразии, предки домашней лошади — в степях Причерноморья.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Молоко лося используется в лечебном питании, его мясо вкуснее, чем мясо многих оленей. В России и Скандинавских странах делались попытки одомашнивания лосей для получения молока и мяса, а также для использования в качестве ездовых животных. Однако получить домашнего лося не удалось. Не удалось одомашнить также зебру. Как вы думаете, с какими особенностями поведения животных это может быть связано?

В районе американских центров происхождения растений были одомашнены такие животные, как лама, альпака, индейка.

Одно из наиболее древних домашних животных — собака. Установлено, что единственным предком домашней собаки был волк. Предком домашней кошки была африканская дикая кошка. Домашняя курица произошла от дикой красной курицы джунглей.

Таким образом, для каждого вида домашних животных или растений, несмотря на обилие пород и сортов, удаётся отыскать, как правило, одного дикого предка, который и был подвергнут одомашниванию.

#### Вопросы и упражнения

1. Из большого разнообразия видов животных, обитающих на Земле, человек отобрал для одомашнивания сравнительно немного видов. Чем, на ваш взгляд, это объясняется?
2. Какое практическое значение для селекции имеет учение Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений?

#### Работа с информацией

3. Разделившись на группы, создайте компьютерные презентации о других (кроме упомянутых в параграфе) одомашненных животных.

#### Работа с текстом

4. На основании материала параграфа и введения к главе сформулируйте определения понятий «порода», «сорт», «штамм».

#### К следующему уроку

Вспомните, что такое чистые линии (§ 30), комбинативная изменчивость (§ 38). Повторите § 24 (мейоз). Вспомните, что такое мутации. Какое действие фактора называют мутагенным?



## § 43 Методы селекции

• Искусственный отбор • Гибридизация • Гетерозис • Отдалённая  
гибридизация • Искусственный мутагенез

**Искусственный отбор.** В основе селекционного процесса лежит искусственный отбор.



**Искусственным отбором** называют избирательное размножение организмов, имеющих какие-либо важные для человека признаки, и выбраковка организмов, этих признаков не имеющих.

Отбор возможен только при наличии разнообразия наследственной изменчивости у исходных форм. Первой, довольно примитивной формой искусственного отбора был *массовый отбор*. В его основе лежит сохранение лучших или выбраковка худших экземпляров из популяций растений или животных. Эффективность массового отбора на первых этапах селекции определялась лишь высокой степенью генетического разнообразия составляющих эти популяции особей. По мере исчерпания этого разнообразия эффективность массового отбора снижалась. Примерно 200 лет назад взамен массового отбора начал использоваться *индивидуальный отбор*. Его суть сводилась к оценке по потомству отобранных в популяции экземпляров. Это давало возможность отбирать наиболее желательные сочетания аллелей. Но и в этом случае, если генетическое разнообразие популяций в процессе селекции исчерпано, её эффективность резко падает.

**Гибридизация.** Примерно 100 лет назад, после переоткрытия законов Г. Менделя, когда стали ясны генетические механизмы наследования и рекомбинации аллелей, возникло новое направление в селекции — *комбинационная селекция*. Основой этого метода является внутривидовая гибридизация сортов растений и пород животных с целью получения новых комбинаций аллелей.

В последнее время стала использоваться, особенно у растений, межвидовая и даже межродовая гибридизация для получения форм, сочетающих в себе генетический материал разных видов. Это позволяет улучшить многие селекционируемые признаки.

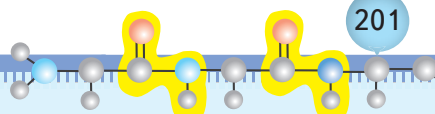
Комбинационная селекция в сочетании с индивидуальным отбором, т. е. оценкой отдельных особей по потомству, и сегодня является основным и наиболее эффективным методом селекции. Большинство сортов растений создано этим методом.

В селекции животных особенно важна оценка наследственных качеств производителей. Наиболее точный метод такой оценки — оценка *племенных* (наследственных) качеств по потомству. Лучших по тем или иным качествам производителей интенсивно используют для получения максимального количества потомства.

Комплекс селекционных приёмов, используемых в молочном скотоводстве, называют *крупномасштабной селекцией*. Она включает сбор всей селекционно-генетической информации, составление оптимальной стратегии селекционной работы, оценку генотипов лучших животных, создание банков замороженной спермы от элитных быков, отбор и эффективное использование лучших коров. Методы гормональной стимуляции созревания яйцеклеток, оплодотворения «в пробирке», пересадки полученных эмбрионов суррогатным матерям\* позволяют получать от лучших коров десятки зигот в год и выращивать их в коровах, имеющих более низкую племенную ценность. Вся система управляется из единого информационного центра. Такая широкомасштабная селекция позволяет повышать продуктивность породы на 1—2 % в год. Это очень высокий показатель для таких медленно размножающихся животных, как крупный рогатый скот.

**Гетерозис.** В начале XX в. было открыто явление *гетерозиса* — «гибридной мощности», т. е. повышенной жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами. Явление гетерозиса объясняется гетерозиготностью гибридов по многим генам, в результате чего рецессивные гены, снижающие жизнеспособность, не проявляются.

Явление гетерозиса было известно уже древним грекам, но технология его использования в селекции была довольно случайно открыта американским генетиком Д. Шеллом, который решил провести генетико-популяционное исследование кукурузы, перекрёстно опыляющегося растения. В процессе получения чистых линий путём самоопыления Шелл отметил сильную *инбредную депрессию* — снижение продуктивности, значительное уменьшение размеров, снижение жизнеспособности по мере нарастания гомозиготности. Как утверждают очевидцы, Шелл провёл неожиданный эксперимент — скрестил депрессивные линии между собой. Полученные гибриды по продуктивности в 1,5 раза превысили изначальные родительские сорта (рис. 57).





Гетерозис широко используют в селекции многих культивируемых растений и животных в целях вывода их продуктивности на новый уровень. В настоящее время сорта многих растений и породы ряда животных в производстве замещают гетерозисными гибридами.

К сожалению, в последующих поколениях гибридов гетерозис затухает, поэтому гетерозисные гибридные семена растений приходится каждый раз получать заново. Этим занимаются специальные хозяйства, которые поставляют семена производителям.

### АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



В продажу поступает множество семян цветов и овощей для садоводов. На многих пакетиках есть обозначение  $F_1$ . Опытные дачники знают, что получать семена от таких растений бесполезно — если они и будут получены, растения из них вырастут неважные. Как вы думаете, с чем это связано?

В животноводстве также широко применяют межпородный гетерозис. Скрещивание двух разных пород, генетически отличающихся друг от друга, даёт гибриды, гетерозиготные по очень большому числу



**Рис. 57.** Схема получения чистых линий и гетерозисных гибридов у кукурузы

генов. Эти гибриды быстро растут, дают хороший привес, достигают большой массы за более короткие сроки. Для получения такого гетерозиса надо вести отдельно селекцию по каждой породе и получать гибриды между ними.

**Методы современной селекции.** Большой устойчивостью к действию неблагоприятных факторов и хорошей урожайностью обладают полиплоидные растения. Многие культурные растения (пшеница, картофель) являются природными полиплоидами. Современные методы селекции позволяют получать полиплоиды. С их помощью созданы полиплоидные сорта ржи, гречихи, сахарной свёклы.

*Отдалённая гибридизация*, т. е. скрещивание растений, которые относятся к разным видам и даже родам, перспективна для создания совершенно новых форм растений. Однако гибриды первого поколения, как правило, бесплодны. Причина бесплодия заключается в нарушении конъюгации хромосом в мейозе. *Полиплоидизация* отдалённых гибридов приводит к восстановлению плодovitости благодаря нормализации процесса мейоза.



**Рис. 58.** Преодоление бесплодия межвидового (капустно-редечного) гибрида на основе полиплоидизации

Отечественный генетик Г. Д. Карпеченко в 1924 г. впервые на основе полиплоидии создал плодovитый капустно-редечный гибрид (рис. 58). В диплоидном наборе и капуста и редька имеют по 18 хромосом ( $2n = 18$ ). Гибрид капусты и редьки имеет 9 «капустных» и 9 «редечных» хромосом. Этот гибрид бесплоден, так как хромосомы капусты и редьки не конъюгируют, поэтому процесс образования гамет не может протекать нормально. В результате полиплоидизации у гибрида оказались два полных (диплоидных) набора хромосом редьки и капусты ( $2n = 36$ ). Хромосомы капусты конъюгировали с хромосомами капусты, хромосомы редьки — с хромосомами редьки, и мейоз протекал нормально.



Методом полиплоидизации отечественные селекционеры создали ранее не встречавшийся в природе злак — пшенично-ржаной гибрид (тритикале). Он был выведен благодаря объединению хромосом двух различных родов — пшеницы и ржи. По устойчивости к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям и наиболее опасным болезням этот гибрид превосходит пшеницу, не уступая ржи. Это одно из крупнейших достижений селекции.

*Искусственный мутагенез*, т. е. контролируемый человеком процесс возникновения мутаций, успешно применяют в селекции растений и микроорганизмов. В качестве *мутагенов*, т. е. вызывающих мутации агентов, в настоящее время широко используют различные виды ионизирующей радиации (рентгеновские лучи, гамма-лучи, тепловые и быстрые нейтроны, ультрафиолет) и некоторые химические соединения.

Использование этого метода оказалось особенно эффективным применительно к разнообразным микроорганизмам: грибам, дрожжам, водорослям, бактериям. Микроорганизмы широко используют в пищевой промышленности, в производстве лекарств, биологически активных веществ, а также в производстве кормов для животных. С помощью искусственного мутагенеза, в частности, получены плесневые грибки, продуцирующие антибиотики в тысячи раз эффективнее, чем исходные формы.

Мутантное растение лишь в редких случаях может быть сразу родоначальником сорта. В большинстве случаев такие растения служат материалом, который может быть использован для создания сортов путём гибридизации и отбора.

Примером эффективности метода искусственного мутагенеза может служить сорт яровой мягкой пшеницы Новосибирская-67, созданный в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН в содружестве с селекционерами. Этот сорт получен на основе мутантной формы, возникшей под влиянием обработки рентгеновскими лучами семян сорта пшеницы Новосибирская-7. Сорт Новосибирская-67 характеризуется укороченной и утолщённой соломиной, и вследствие этого — устойчивостью к полеганию. Он способен в условиях Западной Сибири давать урожай до 30—40 ц/га и обладает высокими хлебопекарными качествами. Экономический эффект от внедрения сорта «Новосибирская-67» окупил в десятки раз строительство института, в котором он был выведен.

Таким образом, искусственный мутагенез является важным и эффективным методом современной селекции.

### Вопросы и упражнения

1. Охарактеризуйте известные вам формы искусственного отбора.
2. Зачем в практике сельского хозяйства используют близкородственное скрещивание, несмотря на то что оно часто ведёт к снижению жизнеспособности?
3. Почему гетерозис затухает в последующих поколениях гибридов? Почему отдалённая гибридизация ведёт к бесплодию гибридов?
4. Объясните механизм искусственного мутагенеза, его молекулярные основы.
5. Представьте себе, что вы селекционер. Перед вами стоит задача вывести новый высокоурожайный сорт пшеницы на основе искусственного мутагенеза. Расскажите о последовательности вашей работы и раскройте её содержание.

### Работа с информацией

6. Найдите в Интернете материалы и подготовьте компьютерную презентацию «Вкусные полиплоиды» о полиплоидных фруктах.

### Работа с текстом

7. На основании материала параграфа сформулируйте определения понятий «комбинационная селекция», «крупномасштабная селекция», «гетерозис», «полиплоид», «мутаген», «отдалённая гибридизация».

### К следующему уроку

Какие организмы называют клонами? (§ 22.) Что называют культурой клеток? (§ 21.) Какие клетки называют стволовыми? (§ 29.) Что такое промотор? (§ 16.) Что такое плаزمиды? (§ 10.)

## § 44 Успехи селекции

### • Клонирование • Трансгенез

Благополучие растущего населения Земли напрямую связано с уровнем развития и эффективностью селекции, что и определяет её особую значимость для человечества. К настоящему времени все доступные резервы пригодных для сельского хозяйства земель фактически исчерпаны, поэтому увеличить значительно долю пахотных земель сегодня невозможно. Остаётся одно — увеличить отдачу используемых земель, резко повысить продуктивность растений и животных.



За последнее столетие селекция достигла поразительных успехов. Сегодня в развитых странах получают до 100 ц/га пшеницы, риса, кукурузы.

Древние земледельцы, возделывавшие дикую пшеницу-двузернянку, получали урожай примерно 3—4 ц/га. В России в начале XX в. урожай составлял около 8 ц/га. В настоящее время в благоприятных условиях получают до 100 центнеров пшеницы с гектара. По некоторым подсчётам, теоретический предел продуктивности пшеницы может быть 200—400 ц/га.

Мощное развитие животноводства за последние десятилетия привело к появлению пород животных с улучшенными свойствами. Так, продуктивность молочного скота у некоторых пород достигла 8—10 тыс. кг молока в год.

Таким образом, селекция имеет огромные перспективы в деле наращивания продовольственного потенциала.

**Новейшие методы селекции.** Развитие молекулярной и клеточной биологии позволило создать новые методы селекции.

*Клонирование* связано с культивированием отдельных клеток или тканей на специальных искусственных средах. Если взять отдельные клетки растений и пересадить их на специальные среды, содержащие минеральные соли, аминокислоты, гормоны и другие питательные компоненты, то они способны расти. Но самым важным оказалось то, что отдельные растительные клетки в таких искусственных условиях обладают способностью к формированию полноценных растений. Эта их особенность была использована для селекции.

Если необходимо, например, получить солеустойчивые растения, то для культивирования клеток растений составляют специальную питательную среду с повышенным содержанием солей и тысячи растительных клеток высевают на эти среды в чашках Пётри. Большинство таких клеток, не выдерживая высоких концентраций солей, гибнет, но отдельные выживают, и из них, как наиболее солеустойчивых, можно вырастить целые растения. Это один из примеров селекции на клеточном уровне, когда отбору подвергаются не целые растения, а клетки, из которых потом вырастают растения. Преимущества клеточной селекции очевидны, так как в объёме одной чашки Петри можно поместить тысячи клеток, что во много раз повышает возможности отбора.

В отличие от растений у животных такой способностью расти в искусственной среде и давать начало целым организмам обладают только особые стволовые клетки (вспомните § 29). Первое в мире

клонированное млекопитающее — овца Долли — было получено в Шотландии в 1997 г. Для этого учёные перенесли ядро стволовой клетки, взятой из молочной железы, в неоплодотворённую яйцеклетку овцы, из которой было предварительно удалено собственное ядро. Затем начавший развиваться зародыш перенесли в матку другой овцы, и в положенный срок родилось первое клонированное животное (рис. 59). В настоящее время получены клоны мышей, коров, свиней, кроликов и других животных.

*Трансгенез* — это один из методов генной инженерии, искусственный перенос нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, животных, растений) в другой вид, часто очень далёкий по своему происхождению. Чтобы осуществить трансгенез, необходимо выполнить следующие сложные операции:

— создать специальные генетические конструкции (*векторы*), в составе которых намеченные гены будут внедряться в геном другого вида. Такие конструкции, кроме самого гена, должны содержать

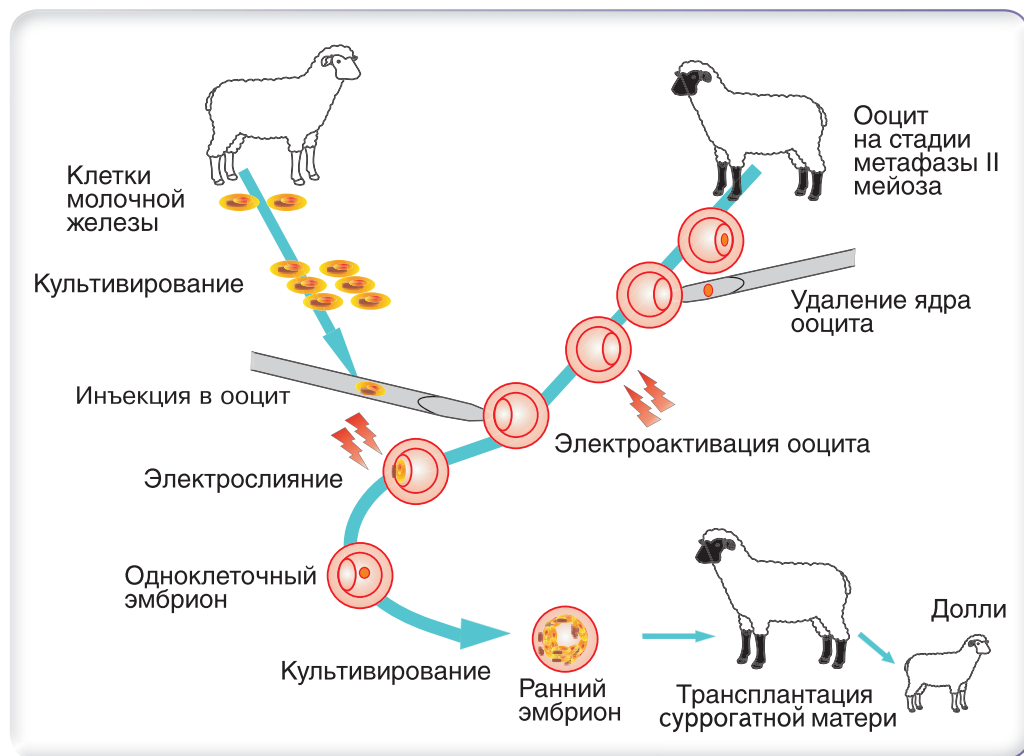


Рис. 59. Основные этапы клонирования животных



всё необходимое для управления его работой (в частности, промоторы) и гены-«репортёры», которые будут сообщать, что перенос успешно осуществлён;

— внедрить генетические векторы сначала в клетку, а затем в геном другого вида и вырастить из изменённых клеток целые организмы.



Растения и животные, геном которых изменён в результате генно-инженерных операций, получили название **трансгенных** или **генно-модифицированных организмов (ГМО)**.

Перенос новых генов в геном животных обеспечивается разными методами, например микроинъекцией ДНК в ядро яйцеклетки. Можно также перенести участки чужеродной ДНК в культивируемые эмбриональные стволовые клетки животных с помощью вирусов. Такие изменённые стволовые клетки затем трансплантируют в развивающийся эмбрион и получают трансгенных животных.

С помощью трансгенеза получают сорта растений, плоды которых обогащены незаменимыми аминокислотами и витаминами, что особенно важно для населения развивающихся стран, испытывающих недостаток продовольствия.

Гибридизация, т. е. перенос генов из одного генома в другой, — это один из основных приёмов селекции, используемый тысячи лет. Методы генной инженерии позволяют это делать во много раз быстрее и эффективнее. Кроме того, прежде чем начать производство генно-модифицированных продуктов, исследователи провели изучение последствий их употребления на нескольких десятках тысяч лабораторных животных. Никаких признаков какого-либо вреда обнаружено не было.

#### **АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ**



В настоящее время получены сельскохозяйственные растения, устойчивые не только к насекомым-вредителям, но и к гербицидам — веществам, убивающим растения. Это позволяет значительно облегчить борьбу с сорняками, которые такой устойчивостью не обладают. Такие растения никакого вреда здоровью человека не наносят. Тем не менее учёные предупреждают о потенциальной опасности использования таких растений, но не для здоровья человека, а для его хозяйственной деятельности. Как вы думаете, в чём может заключаться эта опасность?

Не менее важным направлением генной инженерии является создание растений и животных, способных продуцировать некоторые

необходимые для лечения больных белки человека (гормоны, антитела), которые трудно или невозможно получить другим путём. Например, получены и используются трансгенные животные, продуцирующие и выделяющие с молоком белки, нужные для лечения больных гемофилией, белки, защищающие новорождённых от инфекций, и трансгенные растения, продуцирующие «съедобные вакцины» против некоторых заболеваний человека.

### Вопросы и упражнения

1. Перечислите основные операции, проводимые с клетками микроорганизмов, растений и животных при использовании генной инженерии. К каким результатам приводит такая работа?
2. Часто на пакетах с молоком производители пишут: «Не содержит ГМО». Имеет ли смысл подобная надпись в данном случае?

### Работа с информацией

3. По материалам, найденным в Интернете, подготовьте сообщения «Зачем нужны трансгенные животные?», «Съедобные вакцины».

### Работа с текстом

4. На основании материала параграфа сформулируйте определения понятий «клонирование», «трансгенез».
5. Прочитайте заключение к главе 9. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
6. Напишите собственное заключение к данной главе.

### Тестовые задания

1. К методам селекции растений нельзя отнести
  - 1) искусственный мутагенез
  - 2) грамотное применение удобрений
  - 3) искусственный отбор
  - 4) трансгенез
2. Проявление гетерозиса в последующих поколениях уменьшается, так как
  - 1) начинают проявляться вредные мутации
  - 2) уменьшается количество гомозиготных особей
  - 3) уменьшается количество гетерозиготных особей
  - 4) увеличивается количество гетерозиготных особей
3. Специальную генетическую конструкцию, используемую для введения намеченных генов в геном другого вида, называют
  - 1) вектором
  - 2) трансгеном
  - 3) репортёром
  - 4) промотором
4. Для получения клонированных животных исследователи
  - 1) переносят ядро неоплодотворённой яйцеклетки в другую яйцеклетку, получая таким способом диплоидную «зиготу»
  - 2) переносят ядро стволовой клетки в неоплодотворённую яйцеклетку с удалённым собственным ядром



3) трансплантируют животному зиготу, полученную в результате искусственного оплодотворения

4) трансплантируют суррогатной матери диплоидную клетку, полученную в результате замены ядра яйцеклетки на ядро соматической клетки

5) используют только ядра клеток, полученных из развивающихся эмбрионов

6) вводят в неоплодотворённую яйцеклетку ядро сперматозоида

5. Установите соответствие между сельскохозяйственными растениями и центрами их происхождения.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ

КУЛЬТУРА

А. лён

Ж. помидоры

Б. горох

З. виноград

В. картофель

И. ананас

Г. морковь

К. миндаль

Д. капуста

Л. грецкий орех

Е. лук

М. арахис

ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ

1) Средиземноморский

2) Среднеазиатский

3) Южноамериканский

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**К**ак вы знаете, численность населения Земли в 2011 г. достигла 7 млрд человек. По некоторым данным, 1 млрд человек (каждый седьмой) хронически недоедает. Пригодных же для земледелия и животноводства земель на планете практически не осталось. Одной из возможностей расширения «посевных площадей» является освоение Океана — создание плавучих ферм для выращивания не только устриц и лососёвых рыб, как это уже делается в настоящее время, но и других производителей белка, например съедобных водорослей. Но главное, что нужно для обеспечения нормального питания всё увеличивающегося населения, — это значительное и быстрое повышение продуктивности сельского хозяйства. Такой резерв у человечества ещё есть — это научно обоснованная селекция с непременно использованием генной инженерии, клонирования животных и других передовых технологий.

## Как работать над проектом

Всё, о чём вы читали в этой книге, — это обобщение результатов труда многих учёных. Развитие науки и техники остановиться не может — чем больше люди знают, тем больше им хочется узнать. В будущем вам предстоит продолжить этот процесс. Поэтому, кроме усвоения уже накопленных предшественниками знаний и умений, вам нужно представлять, как добываются знания, как планируются и осуществляются новые технические решения. Для этого каждый из вас к окончанию учёбы в школе в 10—11 классах должен выполнить исследовательскую работу (*проектное задание*) и выступить с защитой своего проекта.

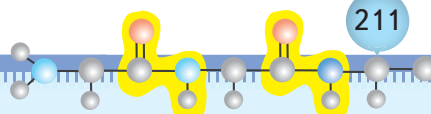
Проект может быть выполнен группой участников. В настоящее время подавляющее большинство научных работ является плодом коллективного творчества. Работая в группе, вы всегда можете обсудить с коллегами результаты или дальнейшие шаги эксперимента, заметить и исправить ошибки. Конечно, можно выполнять работу и в одиночку.

В любом случае прежде всего вы должны определиться с **темой** своего исследования. Отнеситесь к этому серьёзно: чем интереснее лично вам проблема, которую вы будете исследовать, тем больше вероятность успешного её решения. В городах, где есть университеты или научно-исследовательские институты, можно обратиться в них за помощью. Как правило, в таких случаях институты и кафедры университетов включают школьников в исследовательские группы, поручая им определённую часть работы. Но если вы решили делать работу в профессиональном исследовательском коллективе, вы должны понимать, что учёные будут тратить на ваше обучение своё время и силы. Поэтому надо относиться к работе с полной ответственностью, нельзя бросить исследование на полпути или делать порученную вам работу небрежно.

Если же там, где вы живёте, нет исследовательских учреждений, вы можете выполнить биологическое исследование на базе школьного кабинета биологии или химии. Тему исследования вам может помочь выбрать учитель.

Темы проектных работ могут быть самыми разными, например:

- 1) Исследование количественного содержания микроорганизмов в воздушной среде школьных помещений.
- 2) Исследование фитонцидных свойств растений, произрастающих в окрестности вашего населённого пункта.
- 3) Оценка физического развития учеников вашей школы.





4) Изучение информированности школьников о СПИДе и мерах профилактики этого заболевания.

Тему проектного задания вы можете придумать и сами. Обратите внимание на рубрику «Анализируем ситуацию». Задания, помещённые в этой рубрике, могут подсказать тему исследования. Учтите, что тему исследования вы можете почерпнуть также из учебника для 11 класса.

Следующий этап работы — определить, какова **цель** вашего исследования и какими **методами** вы её достигнете. Для того чтобы ответить на эти вопросы, вы должны представлять себе, что уже сделано в этой области, какие существуют для этого методы. Для этого вы должны ознакомиться с литературой на выбранную тему. Очень важно не только прочесть статью или книгу, но и критически осмыслить её. В настоящее время в средствах массовой информации, включая Интернет, наряду с научными статьями существует огромное количество псевдонаучной информации, которую надо уметь выявить, что не всегда легко. Поэтому следует пользоваться проверенными источниками.

Затем составьте **план** работы (последовательность решения поставленных задач).

В качестве примера рассмотрим планирование работы по проекту «Оценка экологического состояния школьного участка». Вам нужно будет оценить расположение школы: на улице с интенсивным движением транспорта, в лесопарковой зоне, недалеко от промышленной зоны и т. п. Затем предположить возможные вредные влияния: высокий уровень шума, выхлопные газы транспорта, промышленные выбросы. После этого вы должны будете найти в литературных источниках сведения о том, какими могут быть последствия данных воздействий, какими методами можно оценить уровень того или иного воздействия и какие из этих методов вам доступны. Например, можно химическими способами определить содержание тяжёлых металлов в талой воде, полученной из собранного на школьном участке снега, можно проверить, не обладает ли эта вода токсическим действием на прорастающие семена растений, сравнить её действие с действием талой воды, собранной на заведомо чистом участке (в лесу, в парке). Можно исследовать состояние кустарников и деревьев на школьном участке и сравнить его с состоянием таких же растений в лесу. После этого нужно будет сделать практические выводы, например обратиться к администрации школы с просьбой закупить саженцы кустарников, а затем организовать в школе их высадку по периметру школьного участка для защиты от шума и пыли.

При выполнении исследовательской работы не забывайте о контроле. **Контроль** — это специально поставленный опыт, который должен подтвердить, что явление, обнаруженное и исследованное вами, действительно существует. В приведённом выше плане работы контролем к исследованию свойств загрязнённой воды служили опыты с заведомо чистой водой. Контрольные эксперименты нужно тщательно продумать, иначе можно получить ложный результат.

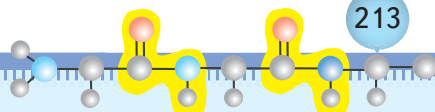
В качестве примера можно привести следующий эксперимент. Исследователь решил проверить, как влияют генно-модифицированные продукты на здоровье. Он кормил крыс генно-модифицированной соей, а в качестве контроля использовал крыс, которых кормили обычным кормом. Результат опыта показал снижение веса и плодовитости подопытных животных по сравнению с контрольными. Был сделан вывод о вреде генно-модифицированных продуктов, что противоречит широкомасштабным исследованиям в нескольких лабораториях. В данном случае был неправильно поставлен контрольный эксперимент. Контрольных крыс нужно было кормить не «обычным кормом», а тоже только соей, но не генно-модифицированной. Тогда и вывод из исследования был бы другой — ведь то, что кормление животных одной соей плохо сказывается на их развитии, известно уже давно, около 90 лет. Кстати, это не означает, что сою есть нельзя — при разнообразном питании она отрицательного влияния на здоровье не оказывает.

Завершающий этап работы — **обработка полученных результатов** и формулирование **выводов**. Здесь вы должны понять, достигли ли вы поставленных целей. Если нет, то проанализировать возможные причины этого. Охарактеризуйте и практическую значимость вашей работы.

**Оформить работу** можно в виде научной статьи. Это значит, что вы должны вначале указать название проекта и перечислить всех, кто принимал участие в его реализации. Затем следует привести краткое содержание работы (аннотацию), охарактеризовать использованные материалы и методы, обсудить свои результаты в сравнении с данными литературы. Работа должна быть иллюстрирована рисунками, таблицами, графиками.

При защите проекта помните, что время вашего выступления будет ограничено — обычно это 10 мин. Оформить выступление можно в виде компьютерной презентации.

**Практические рекомендации по созданию презентаций.** Технически создание презентации не представляет трудности. А вот оформление презентации очень часто содержит ошибки, мешающие





её восприятию. Название программы — *Power Point* — можно перевести как «опорная точка». Она и должна быть точкой, на которую вы будете опираться при докладе. Значит, вы не должны переносить на экран отрывки из своей статьи. Перегруженность презентации текстом — наиболее часто встречающаяся ошибка. А это не помогает, а мешает восприятию информации. Текст должен быть коротким, не содержащим вводных слов, придаточных предложений. Таблицы, приводимые в презентации, должны быть небольшими, лучше заменять их графиками, диаграммами, которые дают информацию в наглядном виде.

Ещё одна часто встречающаяся ошибка — неумеренное использование анимации. Её нужно использовать очень экономно — рисунки и надписи не должны вращаться, прыгать, летать по экрану, слайды должны меняться спокойно, без тех особых приёмов, которые есть в меню программы.

Не следует использовать вычурные шрифты, курсив — это мешает читать. Размер шрифта должен быть большим — не менее 20 единиц.

Фон слайдов должен быть спокойным, нейтральным, желательно без фоновых рисунков. Однако чисто белый фон смотрится плохо, лучше, если он будет светло-голубым или светло-зелёным. Следует избегать ярких красных, оранжевых, лиловых тонов — они вызывают утомление глаз. Шрифт должен контрастировать с фоном.

Последний этап подготовки презентации — выяснить, как выглядят слайды на большом экране с заднего ряда класса или зала. Часто то, что хорошо смотрится на экране монитора, совсем не смотрится на большом экране.

## Ссылки на интернет-ресурсы

При выполнении заданий, связанных с поиском дополнительной информации, а также при работе над проектом вам помогут заслуживающие доверия научные интернет-сайты:

[www.elementy.ru](http://www.elementy.ru)

[www.biomolecula.ru](http://www.biomolecula.ru)

[www.nplus1.ru](http://www.nplus1.ru)

[www.batrachospermum.ru](http://www.batrachospermum.ru)

**Амфибии (земноводные)** — класс позвоночных животных, включающий лягушек, тритонов, саламандр и червяг.

**Антиген** — чужеродное вещество (белок или другая молекула), вызывающее иммунный ответ организма.

**Археи** — царство прокариот. Одноклеточные организмы, по размерам и форме клеток похожие на бактерий, но отличающиеся от них строением генома, аппарата белкового синтеза и клеточных мембран. Большинство архей — экстремофилы (обитают в горячих источниках, в насыщенных солевых растворах, в кислых или щелочных водоёмах).

**Архейская эра** — самая древняя эра, когда возникла и начала эволюционировать жизнь. Принято считать, что архейская эра началась 3,8 млрд лет назад.

**Восстановление** — присоединение электронов атомом, молекулой или ионом. В органической химии также присоединение к веществу атома водорода.

**Деплазмолиз** — процесс, обратный плазмолизу.

**Диссоциация** — распад частицы (молекулы, радикала, иона) на несколько более простых частиц.

**Естественный отбор** — преимущественное выживание и размножение особей, которые превосходят других по наследственно обусловленным приспособительным признакам.

**Естественный радиационный фон** — радиоактивность природной среды, обусловленная излучением радиоактивных веществ земной коры (уран, торий, продукты их распада, а также рубидий-87 и калий-40) и космическими лучами. Собственную радиоактивность человеческого тела и Мирового океана почти полностью определяет радионуклид калий-40.

**Зародышевый мешок** — центральная часть семязачатка покрытосеменных растений, в котором происходит двойное оплодотворение и затем развиваются зародыш и эндосперм.

**Иммунная система** — совокупность органов, тканей и клеток, обеспечивающих развитие иммунного ответа. К центральным органам иммунной системы относятся костный мозг и вилочковая железа, к периферическим — селезёнка, лимфатические узлы и скопления лимфоидной ткани.

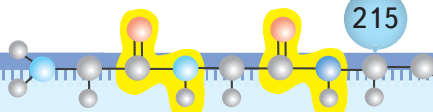
**Ион** — атом (группа атомов), несущий положительный или отрицательный заряд.

**Катализаторы** — вещества, ускоряющие химическую реакцию.

**Ковалентная связь** — химическая связь между атомами, возникающая за счёт образования общих электронных пар.

**Мутация** — наследственное изменение; изменение генетического материала.

**Мутуализм** — форма взаимоотношений организмов, вид симбиоза, при котором сосуществующие особи получают взаимную выгоду. Обычно один из партнёров использует другого в качестве источника пищи, а другой за счёт





сожителя живёт в более благоприятных (например, безопасных) условиях. Пример — взаимоотношения насекомых-опылителей и соответствующих растений.

**Наркомания** — заболевание, вызываемое приёмом наркотических веществ.

**Наркотики (наркотические средства)** (от греч. «наркотикос» — приводящий в оцепенение) — вещества растительного или синтетического происхождения, оказывающие специфическое воздействие на центральную нервную систему и вызывающие зависимость.

**Низшие растения** — растения, тело которых, в отличие от высших растений, не расчленено на корень, стебель и листья (водоросли).

**Окисление** — отдача электронов атомом, молекулой или ионом. Биологическое окисление в клетках связано с передачей так называемых восстанавливающих эквивалентов — атомов водорода или электронов — от одного соединения (донора) к другому — акцептору. У аэробов конечным акцептором восстанавливающих эквивалентов служит кислород.

**Плазмолиз** — явление, обратное тургору: отделение пристеночного слоя цитоплазмы от клеточной стенки растительной клетки.

**Плацента** (от лат. *placenta* — лепёшка) — развивающийся в полости матки во время беременности орган, осуществляющий связь между организмом матери и плодом. В плаценте происходят сложные биологические процессы, обеспечивающие нормальное развитие зародыша и плода, газообмен, синтез гормонов, защиту плода от действия вредных факторов, иммунную регуляцию и др.

**Пуповина (пупочный канатик)** — шнуровидное образование, соединяющее плод с плацентой и обеспечивающее кровообращение между ними.

**Разность потенциалов** — электрическое напряжение между двумя точками пространства.

**Симбиоз** — форма межвидовых взаимоотношений, сосуществование, тесное взаимодействие между двумя или более организмами различных видов.

**Суррогатное материнство** — вынашивание плода после пересадки чужого (донорского) эмбриона.

**Трансплантация** — хирургическая пересадка органа от одного человека или животного другому с целью замены больного или неправильно функционирующего органа.

**Фосфолипиды** — природные липиды, сложные эфиры многоатомных спиртов, высших жирных кислот и фосфорной кислоты.

**Хорда** — эластичный осевой скелет у хордовых животных. У ланцетника и некоторых позвоночных хорда сохраняется в течение всей жизни. У остальных хордовых имеется только в период эмбрионального развития; у взрослых позвоночных хорда заменяется позвонками.

**Хордовые** — тип животных, для которых характерно наличие осевого скелета — хорды, которая у высших форм в процессе онтогенеза заменяется позвоночником.

**Хорион** (от греч. «хорион» — оболочка) — наружная зародышевая оболочка у пресмыкающихся, птиц, млекопитающих на ранних стадиях индивидуального развития. У зародышей млекопитающих хорион снаружи покрыт ворсинками, которые вырастают в слизистую оболочку матки, образуя плаценту.

**Членистоногие** — крупнейший тип царства животных. Объединяет сегментированных беспозвоночных животных: насекомых, ракообразных, паукообразных и многоножек. (Вымершая группа трилобитообразных также относится к этому типу.) Выход членистоногих на сушу — один из наиболее значительных этапов в эволюции животного мира.

**Эволюция** — длительный процесс наследственного изменения живых существ в ряду поколений.

**Энергетический уровень** — дискретный ряд значений, которые может принимать энергия электрона, атома или молекулы. Если атом поглощает какое-то количество энергии, например в виде фотона (кванта света или другого электромагнитного излучения), электрон может подняться на орбиталь более высокого уровня. Если электрон в таком атоме возвращается на прежний энергетический уровень, избыток энергии излучается, часто в виде кванта света.

## Ответы на задачи

§ 5. **Задача 6.** Аденина столько же, сколько тимина (20%), гуанина и цитозина по 30%.

§ 24. **Задача 4.** У организмов с  $2n = 6$  образуется  $2^3 = 8$  типов гамет. У организма с  $2n = 8$  образуется  $2^4 = 16$  типов гамет.

§ 32. **Задача 4.** У сына может быть бас или баритон, у дочери — альт или меццо-сопрано.

**Задача 5.** Родители мальчика имеют группы крови IV(AB) и I(0), у родителей девочки II(A) группа крови.

**Задача 6.** Скрещивание анализирующее. Генотип кошки  $Bb$ , кота  $bb$ , чёрные котята имеют генотип  $Bb$ , шоколадные —  $bb$ .

§ 33. **Задача 5.** Генотип растения с округлыми красными плодами  $AaBb$ , растения с грушевидными жёлтыми плодами —  $aabb$ . Генотипы потомков:  $AaBb$ ,  $Aabb$ ,  $aaBb$  и  $aabb$ .

§ 34. **Задача 4.** В  $F_1$  все потомки будут гладкосеменными с усиками с генотипом  $AaCc$ . Если перекрёст отсутствует, то в  $F_2$  будет расщепление 3  $A-C-$  (гладкосеменные с усиками) : 1  $aacc$  (с морщинистыми семенами и без усиков). Если перекрёст есть, то в  $F_2$  будет четыре класса:  $A-C-$  (гладкосеменные с усиками),  $A-cc$  (гладкосеменные без усиков),  $aaC-$  (с морщинистыми семенами и с усиками) и  $aacc$  (с морщинистыми семенами и без усиков).

§ 35. **Задача 3.** В  $F_2$  будет расщепление 9  $C-P-$  (с фиолетовыми цветками): 7 ( $C-pr + ccP- + ccpr$ ), с белыми цветками.

**Задача 4.** Соотношение полов в потомстве будет  $1\text{♀♀} : 2\text{♂♂}$ .



## Предметно-именной указатель

- Авитаминозы 35  
Адаптации 5  
АДФ (аденозиндифосфорная кислота) 34  
Азотистое основание 30  
Акцепторы электронов 65  
Аллельные гены (аллели) 141  
Амилаза 26, 89  
Аминогруппа 20  
Аминокислоты 20  
    — незаменимые 25  
Анализирующее скрещивание 148  
Антигены 28, 215  
Антикодон 83  
Антитела (иммуноглобулины) 28  
Апоптоз 127  
Археи 38  
Ассимиляция 58  
АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) 34  
Аутосомы 129  
Аэробные организмы 60  
  
Баланс генов 181  
*Балтимор, Дэвид* 95  
Белок 20  
    — глобулярный 23  
    — фибриллярный 24  
    — рецептор 28  
Бесполое размножение 102  
Биологически важные элементы 9  
Биологическое окисление 65  
Биология 4  
Биополимеры 15  
Биосфера 7  
Бластоциста 122  
Бластула 121  
*Браун, Роберт* 38  
  
*Вавилов, Николай Иванович* 184, 197  
Вакуоль 48  
  
Вакцинация 134  
Вегетативное размножение 103  
Веретено деления 108  
Вещества  
    — высокомолекулярные 15  
    — гидрофильные 11  
    — гидрофобные 11  
    — неорганические 9, 10  
    — органические 9  
*Виноградский, Сергей Николаевич* 59  
Вирион 93  
Вирус 92  
*Вирхов, Рудольф* 38  
Витамины 34  
Водородная связь 10  
Внеядерная наследственность 163  
  
Гаметы 103  
Гаплоидный набор хромосом 110  
Гастроула 123  
Гемофилия 158  
Ген 76  
Генетическая информация 75, 76  
Генетический код 80  
Генетический аппарат 40  
Генная инженерия 97  
Генно-модифицированные организмы 208  
Геном 75, 156  
    — вирусный 93  
Генотип 144  
Генотипическая изменчивость 177  
Гетерозиготный организм 141  
Гетерозис 201  
Гетеротрофы 59  
Гибридизация 138  
Гибридологический метод 138  
Гибриды 138  
Гистоны 51  
Гликоген 17

Гликолиз 66  
Глюкоза 16  
Гомеостаз 133  
Гомозиготный организм 141  
Гомологичные хромосомы 110  
Гормоны 27, 34  
Группы крови 146  
*Гук, Роберт* 38

Дальтонизм 159  
Двойная спираль 31  
Дезоксирибоза 31  
Делеция 181  
Денатурация белка 24  
Дигибридное скрещивание 151  
Диплоидный набор хромосом 110  
Диссимилиация 58  
Дифференцировка клеток 128  
ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) 30  
Доминантный признак 139  
Доноры электронов 65  
Дочерняя хромосома 108  
Дробление 121  
Дупликация 181

## Закон

- гомологических рядов наследственной изменчивости 184
- единообразия первого поколения (первый закон Менделя) 139
- независимого расщепления (третий закон Менделя) 153
- расщепления (второй закон Менделя) 140

Зародышевые листки 124

Зигота 104

*Ивановский, Дмитрий Иосифович* 92

## Изменчивость 5

- генотипическая (наследственная, мутационная) 177
- комбинативная 179
- модификационная 177

Иммунитет 29, 134  
Иммуноглобулины 28  
Инверсия 181  
Индивидуальный отбор 200  
Интерфаза 106  
Интерфероны 97  
Искусственный мутагенез

Капсид 93  
Карбоксильная группа 20  
*Карпеченко, Георгий Дмитриевич* 203

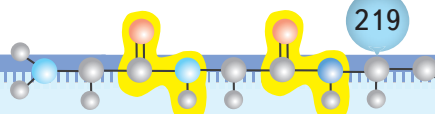
Клетка 38  
Клетки-мишени 90  
Клетки памяти 134  
Клеточная инженерия 99  
Клеточная теория 39  
Клеточные включения 45  
Клеточный центр 44  
Клеточный цикл 106  
Клонирование 206  
Клоны 103  
Кодоминирование 147  
Кодон 80

*Кольцов, Николай Константинович* 76

Комплекс Гольджи 47  
Комплементарность 31  
Конъюгация хромосом 110  
Крахмал 17  
*Кребс, Ханс* 68  
*Крик, Фрэнсис* 31  
Культура клеток 100

Лейкопласты 50  
Лизосома 46  
Липазы 26  
Липиды 18

Макромолекулы 15  
Массовый отбор 200  
*Медавар, Питер* 93  
Мезодерма 124  
Мейоз 110  
Мембранная система клетки 48  
*Мендель, Грегор* 138





Метаболизм 58  
*Мёллер, Герман* 185  
Микротрубочки 44  
Микрофиламенты 44  
Митоз 106  
Митохондрии 48  
Множественное действие гена 161  
Мобильные генетические элементы 183  
Модификации 177  
Моногибридное скрещивание 139  
Мономер 15  
Моносахариды 16  
*Морган, Томас Хант* 156  
Мутагены 204  
Мутации 180

- генные 183
- геномные 180
- хромосомные 181

## НАДФ 61

Наследственная информация 53, 74  
Наследственность 5  
Нейрула 124  
Неполное доминирование 145  
Несбалансированные гаметы 182  
Норма реакции 182  
Нуклеиновые кислоты 30  
Нуклеосома 51  
Нуклеотид 30

Обратная транскриптаза 95  
Обратная транскрипция 95  
Общая биология 7  
Овогенез 115  
Одомашнивание 197  
Окислительное фосфорилирование 70  
Олигосахариды 17  
Онтогенез 121  
Оператор 87  
Оперон 79  
Оплодотворение 116, 117  
Органоиды 41

Отдалённая гибридизация 203  
Открытые системы 5, 132

Партеногенез 105  
Пептидная связь 20  
Перекрёст хромосом 110  
Пиноцитоз 42  
Плазматическая мембрана (плазмалемма) 41  
Плазмиды 54  
Пластиды 49  
Поведение 169  
Полимеры 15

- нерегулярные 16
- регулярные 15

Полипептид 20  
Полиплоидия 181  
Полисахариды 17  
Полисома 85  
Половое размножение 103  
Половые хромосомы 129  
Полярные тельца 116  
Популяция 6  
Порода 196  
Постэмбриональное развитие 125

- прямое 126
- не прямое 127

Почкование 103  
Правило чистоты гамет 145  
Признаки живого 4  
Провирус 95  
Прокариоты 38, 54  
Промотор 79

Резус-фактор 192  
Рекомбинация 156  
Репликация ДНК 77  
Репрессор 87  
Ретровирус 95  
Рецепторы 28  
Рецессивный признак 139  
Решётка Пеннета 154  
Рибоза 30  
Рибосомы 45

РНК (рибонуклеиновые кислоты) 30  
— матричные (информационные) 32, 78  
— регуляторные 91  
— рибосомные 32  
— транспортные 32, 83

Самовоспроизведение 5

Саморегуляция 133

Селекция 196

— комбинационная 200

— крупномасштабная 201

Серповидноклеточная анемия 75

Слияние хромосом 181

Соматические клетки 104

Сорт 196

Сперматогенез 115

Сперматозоиды 105

Спермии 105

Споры 103

Стволовые клетки 134

Структура белковой молекулы 20

Структурные гены 87

Субстрат 87

Сцепленное наследование 156

Текущая плазматическая мембрана 41

*Тёмин, Говард* 95

Тилакоиды 49

Трансгенез 207

Транскрипция 79

Транслокация 181

Трансляция 83

Углеводороды 15

Углеводы 16

*Уотсон, Джеймс* 31

Уровни организации живого 6

Фаги 94

Фагоцитоз 42

Факторы транскрипции 28, 91

Фенотип 144

Ферменты 26

Феромоны 34

Фосфолипиды 11, 19

Фотоавтотрофы 59

Фотолиз воды 62

Фотосинтез 59

— световая фаза 62

— темновая фаза 64

Хемоавтотрофы 59

Хитин 18

Хлоропласт 49

Хроматиды 53

Хромопласты 49

Хромосома 51

Хромосомные болезни 189

Целлюлоза 18

Центриоль 44

Центромера 53, 108

Цепь переноса электронов 68

Цикл Кребса 68

Цитозоль 43

Цитология 39

Цитоплазма 40, 43

Цитоскелет 43

Чистые линии 139

*Шванн, Теодор* 38

Штамм 196

Эволюция 6

Эктодерма 124

Эмбриогенез 121

*Энгельгардт, Владимир Александрович* 70

Эндоплазматическая сеть 47

Энтодерма 124

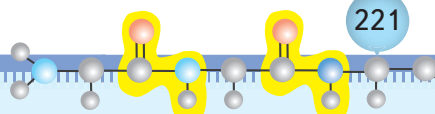
Эпистаз 163

Эукариоты 38

Ядро 51

Ядрышко 53

Яйцеклетка 104



|                                 |   |
|---------------------------------|---|
| Как пользоваться учебником..... | 3 |
| Введение.....                   | 4 |

## Раздел 1. КЛЕТКА — ЕДИНИЦА ЖИВОГО

### Глава 1. Химический состав клетки

|                                                                                                   |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| § 1. Неорганические соединения клетки .....                                                       | 9         |
| § 2. Углеводы. Липиды .....                                                                       | 14        |
| § 3. Белки. Строение белков .....                                                                 | 20        |
| § 4. Функции белков.....                                                                          | 25        |
| <i>Лабораторная работа 1. Активность фермента каталазы в животных и растительных тканях .....</i> | <i>27</i> |
| § 5. Нуклеиновые кислоты .....                                                                    | 30        |
| § 6. АТФ и другие органические соединения клетки.....                                             | 33        |

### Глава 2. Структура и функции клетки

|                                                                                                                     |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| § 7. Клетка — элементарная единица живого .....                                                                     | 38        |
| § 8. Цитоплазма.....                                                                                                | 43        |
| <i>Лабораторная работа 2. Плазмолиз и деплазмолиз в клетках кожицы лука .....</i>                                   | <i>44</i> |
| § 9. Мембранные органоиды клетки .....                                                                              | 46        |
| § 10. Ядро. Прокариоты и эукариоты.....                                                                             | 51        |
| <i>Лабораторная работа 3. Строение растительной, животной, грибной и бактериальной клеток под микроскопом .....</i> | <i>55</i> |

### Глава 3. Обеспечение клеток энергией

|                                                                                                     |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| § 11. Обмен веществ.....                                                                            | 58 |
| § 12. Фотосинтез. Преобразование энергии света в энергию химических связей.....                     | 61 |
| § 13. Обеспечение клеток энергией за счёт окисления органических веществ без участия кислорода..... | 65 |
| § 14. Биологическое окисление при участии кислорода .....                                           | 68 |

### Глава 4. Наследственная информация и реализация её в клетке

|                                                        |    |
|--------------------------------------------------------|----|
| § 15. Генетическая информация. Удвоение ДНК .....      | 74 |
| § 16. Синтез РНК по матрице ДНК. Генетический код..... | 78 |
| § 17. Биосинтез белков.....                            | 83 |
| § 18. Регуляция работы генов у бактерий.....           | 86 |
| § 19. Регуляция работы генов у эукариот.....           | 89 |
| § 20. Вирусы .....                                     | 92 |
| § 21. Генная и клеточная инженерия .....               | 97 |

## Раздел 2. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

### Глава 5. Размножение организмов

|                                                       |     |
|-------------------------------------------------------|-----|
| § 22. Бесполое и половое размножение.....             | 102 |
| § 23. Деление клетки. Митоз.....                      | 106 |
| § 24. Мейоз.....                                      | 110 |
| § 25. Образование половых клеток. Оплодотворение..... | 115 |

### Глава 6. Индивидуальное развитие организмов

|                                            |     |
|--------------------------------------------|-----|
| § 26. Зародышевое развитие организмов..... | 121 |
| § 27. Постэмбриональное развитие.....      | 125 |
| § 28. Дифференцировка клеток.....          | 128 |
| § 29. Развитие взрослого организма.....    | 132 |

## Раздел 3. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

### Глава 7. Основные закономерности наследственности

|                                                                     |     |
|---------------------------------------------------------------------|-----|
| § 30. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя.... | 138 |
| § 31. Генотип и фенотип.....                                        | 144 |
| § 32. Решение генетических задач.....                               | 148 |
| § 33. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя.....            | 151 |
| § 34. Сцепленное наследование генов.....                            | 156 |
| § 35. Отношения ген—признак. Внеядерная наследственность.....       | 161 |
| § 36. Взаимодействие генотипа и среды при формировании признака...  | 165 |
| § 37. Генетические основы поведения.....                            | 169 |

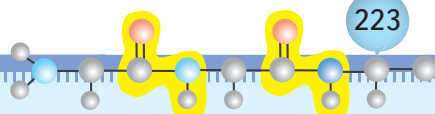
### Глава 8. Основные закономерности изменчивости

|                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------|-----|
| § 38. Модификационная изменчивость. Комбинативная изменчивость...              | 177 |
| § 39. Мутационная изменчивость.....                                            | 180 |
| § 40. Наследственная изменчивость человека.....                                | 186 |
| § 41. Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека..... | 191 |

### Глава 9. Генетика и селекция

|                                                      |     |
|------------------------------------------------------|-----|
| § 42. Одомашнивание как начальный этап селекции..... | 196 |
| § 43. Методы селекции.....                           | 200 |
| § 44. Успехи селекции.....                           | 205 |

|                                         |            |
|-----------------------------------------|------------|
| <i>Как работать над проектом.....</i>   | <i>211</i> |
| <i>Словарь.....</i>                     | <i>215</i> |
| <i>Ответы на задачи.....</i>            | <i>217</i> |
| <i>Предметно-именной указатель.....</i> | <i>218</i> |



Учебное издание

Серия «Классический курс»

Беляев Дмитрий Кириллович  
Дымшиц Григорий Моисеевич  
Кузнецова Любовь Николаевна  
Саблина Ольга Валентиновна  
Шумный Владимир Константинович

## БИОЛОГИЯ

10 класс

Учебник для общеобразовательных организаций

*Базовый уровень*

Редакция биологии и естествознания

Заведующий редакцией *З. Г. Гапонюк*

Ответственный за выпуск *А. В. Евсеев*

Редактор *Л. Н. Кузнецова*

Художники *А. А. Гомон, С. В. Лухин, В. Д. Овчининский, В. С. Юдин*

Внешнее оформление и макет *О. Г. Ивановой*

Художественный редактор *Е. А. Михайлова*

Техническое редактирование и компьютерная вёрстка *Е. В. Алфёровой*

Корректоры *И. В. Чернова, Е. А. Воеводина*

Налоговая льгота — Общероссийский классификатор продукции ОК 005-93—953000.

Изд. лиц. Серия ИД № 05824 от 12.09.01. Подписано в печать 04.08.2021.

Формат 70×90/16. Гарнитура SchoolBook. Уч.-изд. л. 13,69 + 0,47 форз.

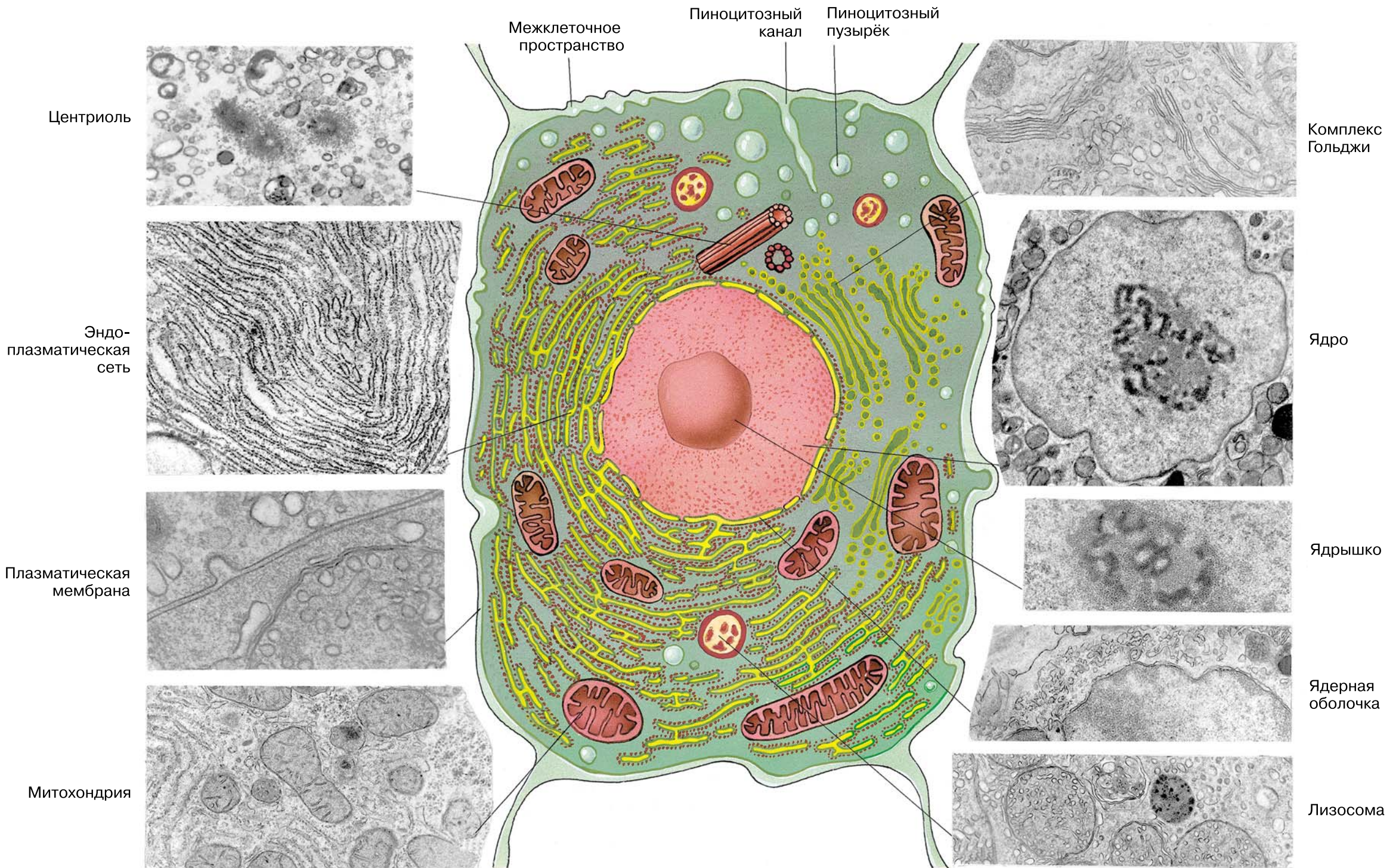
Тираж экз. Заказ № .

Акционерное общество «Издательство «Просвещение».

Российская Федерация, 127473, г. Москва, ул. Краснопролетарская, д. 16,  
стр. 3, этаж 4, помещение I.

Адрес электронной почты «Горячей линии» — [vopros@prosv.ru](mailto:vopros@prosv.ru).

# КЛЕТКА ЖИВОТНОГО ПОД ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ



# ДОМИНАНТНЫЕ ПРИЗНАКИ

Нерыжие волосы

Тёмные волосы

Вьющиеся волосы

Карие или зелёные глаза

Короткие ресницы

Карликовость

Близорукость

Дальнозоркость

Тёмная кожа

Способность ощущать  
горький вкус  
фенилтиомочевины

Свободные мочки ушей

Гипертония

Группы крови A, B, AB

Нос с горбинкой



# РЕЦЕССИВНЫЕ ПРИЗНАКИ



Рыжие волосы

Светлые волосы

Прямые волосы

Голубые или серые глаза



Длинные ресницы

Высокий рост

Нормальное зрение



Светлая кожа



Неспособность ощущать  
горький вкус  
фенилтиомочевина

Приросшие мочки ушей

Нормальное давление крови

Группа крови 0



Прямая переносица