А. В. ТЕРЕМОВ, Р. А. ПЕТРОСОВА

БИОЛОГИЯ

10

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

УЧЕБНИК

А. В. ТЕРЕМОВ, Р. А. ПЕТРОСОВА

БИОЛОГИЯ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И ПРОЦЕССЫ

10

УЧЕБНИК

для общеобразовательных учреждений
(профильный уровень)

Рекомендовано
Министерством образования и науки
Российской Федерации

2-е издание, исправленное

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

Москва 2012

УДК 373.167.1:611
ББК 28.70я721.6
Т35

Теремов А. В.

Т35 Биология. Биологические системы и процессы. 10 класс : учеб. для общеобразоват. учреждений (профильный уровень) / А. В. Теремов, Р. А. Петросова. — 2-е изд., испр. — М. : Мнемозина, 2012. — 400 с. : ил.

ISBN 978-5-346-02201-5

Учебник предназначен для изучения предмета «Биология» в 10-м классе на профильном уровне. В нём содержатся сведения об основных биологических системах — клетке и организме. Материал учебника раскрывает содержание биологических знаний, необходимых для формирования представлений о структурно-функциональной организации живого на молекулярно-генетическом, органоидно-клеточном и организменном уровнях.

Многочисленные иллюстрации, а также схемы, вопросы и задания делают материал учебника более наглядным, а текст доступным для понимания.

УДК 373.167.1:611
ББК 28.70я721.6

Учебное издание

Теремов Александр Валентинович, **Петросова** Рената Арменаковна

БИОЛОГИЯ

Биологические системы и процессы

10 класс

УЧЕБНИК

для общеобразовательных учреждений
(профильный уровень)

Генеральный директор издательства *М. И. Безвиконная*
Главный редактор *К. И. Куровский*. Редактор *Е. В. Прохорова*
Оформление и художественное редактирование: *Т. С. Богданова*
Технический редактор *О. Б. Резчикова*. Корректоры *Т. В. Пекичева, Л. В. Дьячкова*
Компьютерная вёрстка: *Е. Н. Подчепаева*

Формат 70 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Гарнитура «Школьная».
Печать офсетная. Усл. печ. л. 29,25. Тираж 5000 экз. Заказ № 463
Издательство «Мнемозина». 105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б.
Тел.: 8 (499) 367 5418, 367 5627, 367 6781; факс: 8 (499) 165 9218.
E-mail: ioc@mnemozina.ru www.mnemozina.ru

Магазин «Мнемозина»
(розничная и мелкооптовая продажа книг, «КНИГА — ПОЧТОЙ», ИНТЕРНЕТ-магазин).
105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б. Тел./факс: 8 (495) 783 8284; тел.: 8 (495) 783 8285.
E-mail: magazin@mnemozina.ru www.shop.mnemozina.ru

Торговый дом «Мнемозина» (оптовая продажа книг).
Тел./факс: 8 (495) 665 6031 (многоканальный). E-mail: td@mnemozina.ru

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография № 1». 428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15.

© «Мнемозина», 2010
© «Мнемозина», 2012, с изменениями
© Оформление. «Мнемозина», 2012
Все права защищены

ISBN 978-5-346-02201-5

СТАРШЕКЛАССНИКАМ ОБ УЧЕБНИКЕ

Предлагаемый учебник предназначен для изучения биологии на профильном уровне. В него включены сведения об основных биологических системах — клетке и организме. Рассматриваются химический состав клетки, её строение, обмен веществ и превращение энергии; организация одноклеточных и многоклеточных организмов; процессы движения, питания, дыхания, транспорта веществ, выделения, защиты, размножения и индивидуального развития организмов; закономерности наследственности и изменчивости организмов; этапы, методы и основные достижения селекции растений, животных и микроорганизмов; основные направления и методы биотехнологии. Материал учебника раскрывает содержание биологических знаний, необходимых для понимания структурно-функциональной организации живого на молекулярно-генетическом, органоидно-клеточном и организменном уровнях; основывается как на классических, так и на современных достижениях биологии.

Чтобы лучше ориентироваться в учебнике, ознакомьтесь с его оглавлением. Это поможет вам быстро найти нужный материал. Кроме того, вверху на каждом развороте даны названия соответствующих глав и параграфов. После каждой главы сформулированы выводы, даны темы докладов, рефератов и проектов для самостоятельной подготовки во внеурочное время.

Перед каждым параграфом приведены задания и вопросы, цель которых — пробудить у вас интерес к предлагаемому учебному материалу, желание разобраться в его содержании. В конце каждого параграфа помещены вопросы и задания для закрепления и самопроверки приобретённых вами знаний. Основные понятия (требующие запоминания) в тексте учебника выделены курсивом и перечислены в конце параграфа (на голубом фоне).

При работе с текстом учебника обращайтесь к соответствующим рисункам и схемам. Они дополняют текст, способствуют его лучшему усвоению. Таблицы, приведённые в заданиях, перед заполнением перечертите в тетрадь.

Обратите внимание на задания, связанные с проведением наблюдений, практических и лабораторных работ. При их выполнении ведите записи в рабочей тетради. Некоторые вопросы и задания потребуют от вас умений анализировать, сравнивать, обобщать и делать выводы, что будет полезно для вашего интеллектуального развития. После некоторых параграфов дана дополнительная информация, она не обязательна для запоминания, а призвана содействовать расширению вашего биологического кругозора.

Берегите учебник: не вкладывайте в него тетради, не перегибайте его, аккуратно перелистывайте страницы.

Пусть изучение биологии будет для вас интересным и успешным!

Авторы

ВВЕДЕНИЕ

Естественные науки, изучающие объекты и явления природы, — неотъемлемая часть культуры современного человека. Это целый комплекс научных знаний: науки о Земле (геология, география), о физических, химических, биологических системах и процессах (физика, химия, биология), о космосе (астрономия, космология). Каждая из этих естественных наук исследует, раскрывает закономерности объективного мира, позволяющие предсказывать ход событий, происходящих в природе.

В период античности первой формой научного знания стала *натурфилософия* (от лат. *nature* — природа), или философия природы. Объектом её изучения были все явления, происходящие в природе. Натурфилософия способствовала накоплению фактов и создала предпосылки для обособления в XVI—XVII вв. самостоятельных наук о неживой и живой природе.

Особый интерес люди проявляют к живому. С незапамятных времён человек пытался проникнуть в тайны живой природы, разгадать загадку жизни. Этот интерес и послужил основой для возникновения *биологии* (от греч. *bios* — жизнь и *logos* — учение) — науки о жизни, её формах, закономерностях существования и развития. Объекты изучения биологии — живые тела природы, или организмы. Биология рассматривает их строение, жизнедеятельность, связи организмов между собой и с неживой природой. Термин «биология» в 1802 г. ввели в науку независимо друг от друга французский учёный Ж. Б. Ламарк и немецкий учёный Г. Р. Тревиранус.

Первые шаги на пути познания организмов были сделаны в древних цивилизациях Месопотамии и Египта, Греции и Рима. Тогда же зародились первые биологические науки — ботаника и зоология. Отвечая потребностям людей, в это же время появилась и стала развиваться медицина. С изобретением микроскопа сформировались новые биологические дисциплины — микробиология и цитология. Значительных успехов биология достигла на рубеже XIX—XX вв., когда в ней выделились эмбриология, генетика и экология. На базе исторического подхода к познанию живой природы в это же время возникло эволюционное учение.

В XX в. появились биологические науки, изучающие проявления жизни на разных уровнях организации. На стыке нескольких естественных наук оформились биофизика, биохимия, молекулярная биология, бионика. Освоение человеком космического пространства привело к появлению новых отраслей биологических знаний — космической биологии и медицины.

Современная биология вышла на передовые рубежи среди естественных наук и представляет собой комплексную систему знаний. Надеемся, что изучение биологических систем и процессов поможет вам узнать много нового и интересного о живой природе, найти ответы на интересующие вас вопросы и будет содействовать выбору профессии.

Глава 1.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ, ПРОЦЕССЫ И ИХ ИЗУЧЕНИЕ

§ 1. Организация биологических систем

Рассмотрите рис. 1. Чем экосистема отличается от образующих её компонентов? Каковы связи между компонентами экосистемы?

Живая материя на нашей планете существует в форме разнообразных живых, или *биологических систем (биосистем)* — клеток, тканей, органов, организмов, популяций и экосистем. Они отличаются друг от друга составом, происходящими в них процессами, выполняемыми функциями. Вместе с тем организация биосистем подчинена ряду общих принципов.

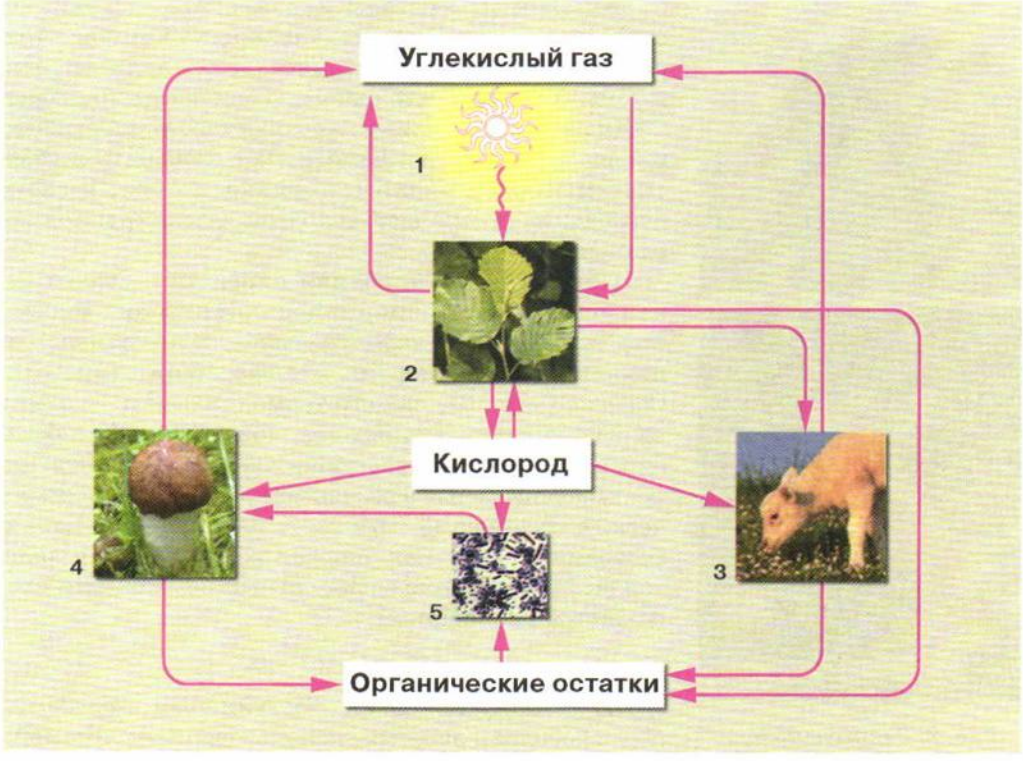


Рис. 1. Компоненты экосистемы и связи между ними: *1* — неживая природа; *2* — растения; *3* — животные; *4* — грибы; *5* — микроорганизмы (стрелками обозначены связи между компонентами, т. е. показана структура экосистемы)

Общее понятие о системе. Понятие «система» является одним из ключевых в науке. Согласно научным представлениям, *система* (от греч. *systema* — целое) — это совокупность компонентов, находящихся во взаимодействии и образующих единое целое. Выделяют разные типы систем: открытые и закрытые (для энергии, информации, веществ); живые (биологические и социальные) и неживые (химические, физические); высокоупорядоченные (организмы) и с низкой упорядоченностью (кристаллы); саморегулирующиеся (организмы) и с внешней регуляцией (химические реакции). Несмотря на разнообразие систем (практически каждый объект может быть рассмотрен как система), у них всегда есть общие признаки: любая система состоит из *элементов*, *частей (подсистем)* и имеет определённую *структуру* (взаиморасположение и связи между элементами, образующими систему). Например, такие элементы и части можно выявить в экосистеме — конкретном природном сообществе, занимающем определённый участок неживой среды и находящемся с ней во взаимосвязи (рис. 1).

Рис. 2. Открытость биологических систем для веществ, энергии и информации — одно из свойств живого

В целом для систем характерны следующие свойства: целостность, подчинённость компонентов общей цели; взаимосвязанность, проявляющаяся в том, что изменение одного компонента приводит к изменению остальных; иерархичность, выражающаяся в том, что система может включать в себя системы более низкого порядка и сама, в свою очередь, являться частью другой, более крупной по размерам системы.

Принципы организации биосистем. Одним из наиболее важных принципов организации биосистем является их *открытость* для поступающих извне веществ, энергии и информации (рис. 2). Согласно второму закону термодинамики — одному из фундаментальных законов физики — любая биосистема использует лишь часть общей энергии поступающих в неё в результате расщепления химических соединений. Эта часть энергии называется свободной, остальная энергия рассеивается в виде тепла. Соотношение между этими величинами выражается уравнением:

$$H = G + T \cdot S,$$

где H — общая энергия, поступившая в систему; G — свободная энергия, использованная системой; T — температура по Кельвину; S — энтропия (от греч. *en* — в, внутри и *thropia* — поворот, превращение) системы, или мера её неупорядоченности.

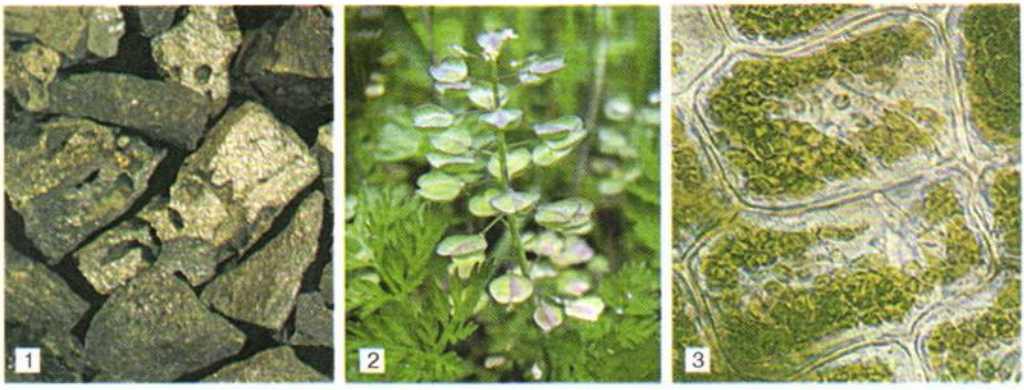


Рис. 3. Системы с разной упорядоченностью:
1 — неживые тела природы (низкая упорядоченность); *2*, *3* — живые тела природы (высокая упорядоченность)

Чем больше энтропия системы, тем меньше её упорядоченность и количество свободной, т. е. доступной, энергии (рис. 3). В неживых системах энтропия постоянно возрастает, т. е. увеличивается неупорядоченность системы, или хаос. Например, горные породы вследствие возрастания энтропии превращаются в песок, который перемещается с помощью воды, ветра и земного тяготения. Живые системы, или биосистемы, наоборот, непрерывно совершают работу по уменьшению энтропии, увеличивая при этом свою организацию, т. е. согласованность между образующими их компонентами, что позволяет системе использовать свободную энергию. Таким образом, биосистемы построены на основе принципа *высокой упорядоченности*, обеспечивающего эффективное использование поступающей в них энергии. Эта энергия поддерживает их существование, а не приводит к разрушению, как в случае неживых тел.

Высокая упорядоченность биосистем достигается посредством реализации в их строении принципа *оптимальности конструкции*. Практически все они являются результатом естественного отбора, сохранившего в процессе эволюции наиболее удачные сочетания элементов и частей, образовавших как отдельные организмы, так и их совокупности — популяции и сообщества. Принцип оптимальности конструкции реализован в химическом составе тел организмов. Так, из всех известных к настоящему времени науке химических элементов в молекулах химических соединений, входящих в состав живых тел природы, постоянно встречаются только 22 элемента, причём 99 % приходится на долю водорода, кислорода, углерода и азота. Биосистемы включают наиболее лёгкие из элементов земной коры. Например, кислород — самый тяжёлый из распространённых в живой материи элементов — является самым лёгким из преобладающих элементов земной коры.

Рис. 4. Минимизация объёма информационных структур. В ДНК записана гигантская по объёму генетическая информация

Другим примером реализации в биосистемах принципа оптимальности конструкции служит экономия строительного материала, следствием которой является минимизация живого вещества. Так, вся наследственная программа организма одного человека зашифрована всего лишь в 10^{-15} г ДНК, расположенных в хромосомах ядра зиготы — оплодотворённой яйцеклетки (рис. 4). Если эту информацию перевести на язык слов, то для её записи на бумаге понадобится более 100 томов обычных печатных книг.

Нуклеотиды во много тысяч раз меньше изобретённых людьми современных носителей информации — магнитных и лазерных дисков. Объём молекул ДНК, в которых заключена вся генетическая программа человека, не больше булавочной головки. За счёт такой компактности создаётся колоссальный эффект усиления. При переводе генетической программы на уровень признаков взрослого организма увеличение информации достигает 22 порядков — величины, о которой могут только мечтать специалисты по электронной технике.

Информации принадлежит также ведущая роль в приспособлении биосистем к изменениям внутренней и внешней среды. В этом случае под информацией подразумевается обмен сведениями между компонентами системы, системой и окружающей средой. Посредством разнообразных сигналов (нервных импульсов, гормонов, ионов, звуков, запахов) биосистемы достигают согласованности в работе образующих их компонентов, максимально выгодно для себя используют вещества и энергию, поступающие из окружающей среды. Таким образом, биосистемы построены в соответствии с принципом *управляемости*, обеспечивающим их переход из одного состояния в другое (рис. 5).

Практически все биосистемы обладают чрезвычайно сложным строением. В этом проявляется принцип *иерархичности*, т. е. взаимной соподчинённости элементов и частей. Например, любой многоклеточный организм состоит из клеток, тканей и органов, образующих единое целое — самостоятельную биологическую систему. Согласованность работы частей этой системы достигается за счёт подчинения работы систем органов — организму, органов — системе органов, тканей — органам, клеток — тканям. Организмы, в свою очередь, образуют популяции, существующие по своим законам. Популяции формируют сообщества организмов и биогеоценозы, которые объединены в вещественно-энергетическую сеть с неживой природой.

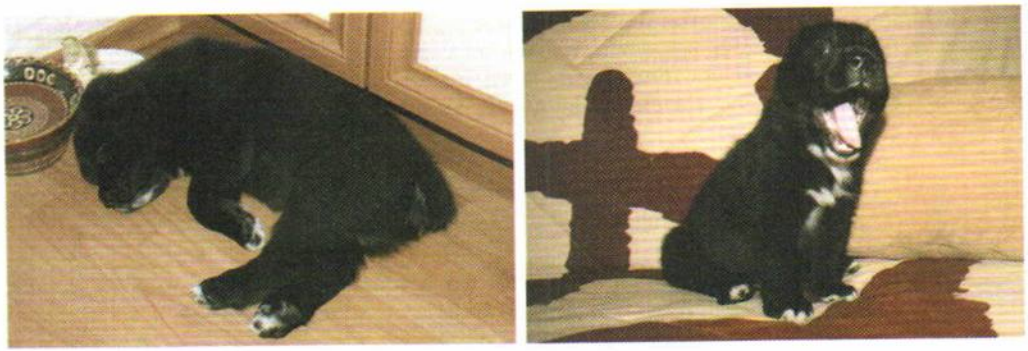


Рис. 5. Переход организма от состояния сна к бодрствованию и обратно — пример управляемости биосистемы

Итак, в организации биосистем проявляются общие принципы создания открытых для веществ, энергии и информации высокоупорядоченных систем, обладающих чётко выраженной структурой, способных к приспособительным изменениям, происходящим как в самой системе, так и в окружающей среде.

Биологическая система (биосистема); система; элемент; часть (подсистема); структура; принципы организации биосистем: открытость, высокая упорядоченность, оптимальность конструкции, управляемость, иерархичность.

Вопросы и задания

1. Что такое система? Чем элемент системы отличается от её части?
2. Почему биосистемы называют открытыми системами?
3. Объясните с позиций термодинамики работу биосистемы по преодолению нарастающей в ней энтропии. Происходит ли такая работа в неживых системах?
4. За счёт чего достигается упорядоченность биосистемы?
5. В чём значение информации, поступающей в биосистему из окружающей среды и от составляющих её компонентов?
6. Докажите на примере любой биосистемы, что она иерархична.

Дополнительная информация

Миниатюрность внутриклеточных структур в биологических системах способствует установлению более прочных внутренних связей между её компонентами. Это существенно снижает влияние окружающей среды на систему, переводя её в состояние подвижного равновесия. Один из создателей теории биологических систем — австрийский учёный Людвиг фон Берталанфи (1901—1972) доказал, что благодаря

миниатюрности внутриклеточных структур макроскопические параметры биосистем (размеры, скорость обмена веществ, солевой и газовый состав внутренней среды и др.) остаются относительно постоянными, хотя в них непрерывно происходят разнообразные изменения (ввод и вывод веществ, энергии и информации).

§2. Разнообразие биологических систем и процессов

Рассмотрите рис. 6. Какие выделяют уровни организации живого? Какие биологические процессы характерны для каждого уровня?

Изучение биологических систем показывает, что они отличаются друг от друга своеобразием структур и процессов. Простые биосистемы входят в состав более сложных; биохимические реакции, характерные для низших уровней организации живого, являются основой процессов, происходящих на высших уровнях биологической организации.

Уровни организации биосистем. По наличию специфических структурно-функциональных единиц и происходящих в них процессов выделяют следующие *уровни организации биосистем*: *молекулярно-генетический*, *органоидно-клеточный*, *организменный*, *популяционно-видовой*, *биогеоценотический (экосистемный)* и *биосферный* (рис. 6).

Существование уровней организации живого, т. е. биосистем разной степени сложности, обеспечивает единство жизни на нашей планете. Переход от одного уровня к другому сопровождается, с одной стороны, полным сохранением свойств биосистем предыдущего уровня, а с другой — появлением новых качеств, характерных для более высокого уровня организации. Например, с объединением клеток и межклеточного вещества в ткани многоклеточного организма свойства отдельных клеток не исчезают; клетки продолжают питаться, дышать, выделять продукты обмена веществ, реагировать на раздражения среды. Вместе с тем ткань приобретает в процессе развития многоклеточного организма ряд новых свойств, главным из которых является дифференциация клеток, т. е. их специализация по выполняемым функциям.

Другой пример: организмы, принадлежащие к одному виду, образуют в природе популяции — территориально изолированные группировки особей, способные к свободному скрещиванию. Каждая особь популяции имеет свой генотип и фенотип, т. е. совокупность всех генов и проявляющихся признаков, которые на протяжении её жизни остаются неизменными. Популяция как биосистема более высокого ранга, чем организм, приобретает новое свойство — общий генофонд, объединяющий генотипы всех образующих её особей. Генофонд популяции может направленно изменяться под действием движущих сил эволюции, вследствие чего образуются новые виды, в то время как отдельная особь популяции не эволюционирует.

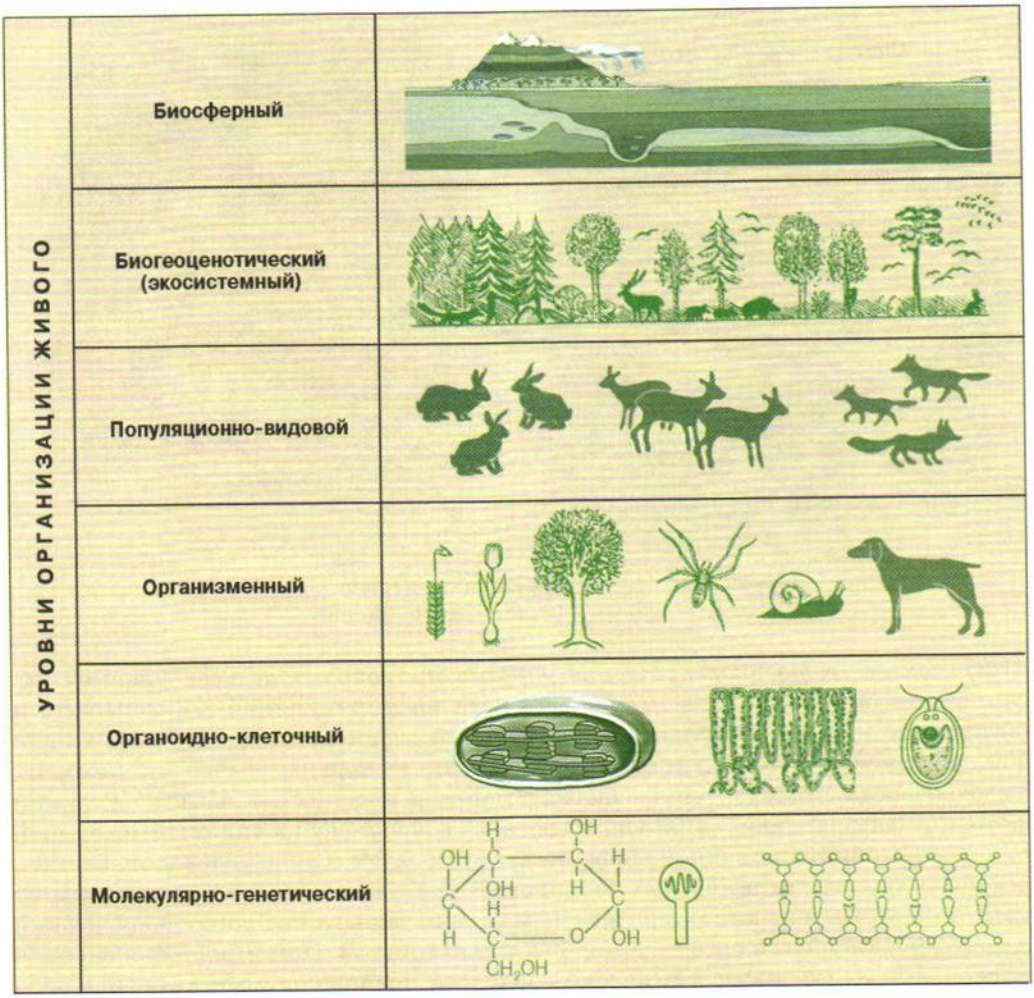


Рис. 6. Уровни организации биосистем

Процессы, происходящие в биосистемах. Для биосистем любого уровня организации характерны определённые *процессы* (от лат. *processus* — продвижение) — последовательные смены явлений, химических взаимодействий, качественных состояний. Несмотря на большое разнообразие химических, физиологических, онтогенетических, эволюционных и иных процессов, практически во всех биосистемах происходят обмен веществ и превращение энергии, самовоспроизведение, саморегуляция, саморазвитие и приспособление к среде. Рассмотрим некоторые из перечисленных процессов.

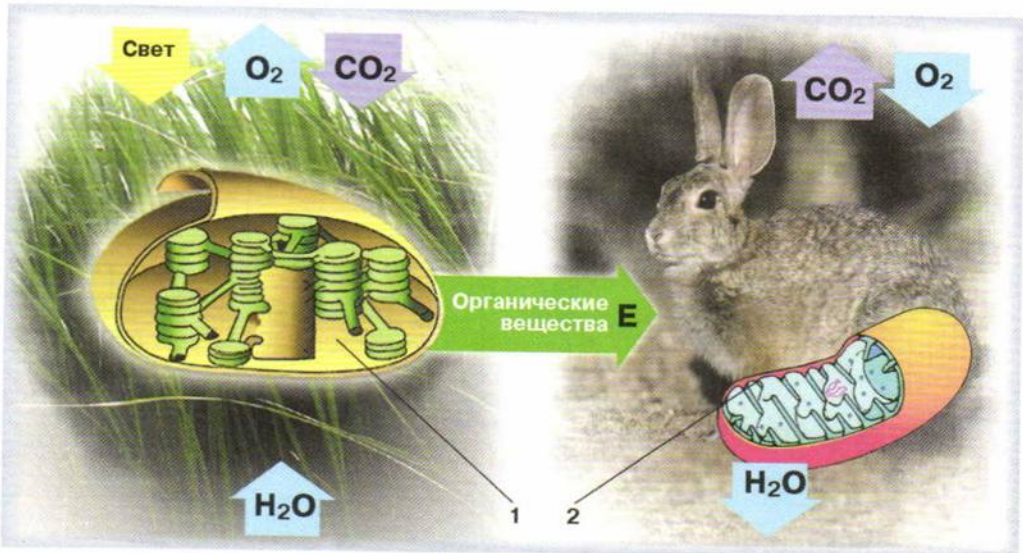


Рис. 7. Обмен веществ и превращение энергии в биосистемах:
1 — хлоропласт; *2* — митохондрия

Обмен веществ и превращение энергии происходит на всех уровнях организации биосистем. У зелёных растений на молекулярно-генетическом и органоидно-клеточном уровнях осуществляется фиксация молекулами хлорофилла солнечной энергии и её преобразование в энергию углеводов, которая, в свою очередь, преобразуется в энергию макроэргических связей АТФ. Реакции фотосинтеза вовлекают в биосистемы практически неиссякаемый на нашей планете источник солнечной энергии, которая затем в виде углеводов, белков, жиров и других органических соединений передаётся по пищевым цепям от автотрофных организмов гетеротрофным, т. е. переходит на биогеоценотический и биосферный уровни организации биосистем (рис. 7). Потенциальная энергия поглощённых клетками химических веществ превращается в кинетическую энергию и тепло, которые организмы используют для жизнедеятельности. В процессе этих превращений один вид энергии переходит в другой, исходные вещества химических реакций преобразуются в конечные продукты. Например, при фотосинтезе в клетках углекислый газ восстанавливается до углеводов, а при клеточном дыхании углеводы окисляются до углекислого газа и воды.

Самовоспроизведение — один из наиболее характерных процессов, происходящих в биосистемах. На молекулярно-генетическом уровне в ядрах клеток организмов осуществляется редупликация (самоудвоение) ДНК — процесс, который лежит в основе передачи наследственных свойств от родителей к потомству. На остальных уровнях организации биосистем процесс самовоспроиз-

ведения характеризуется бóльшим разнообразием форм и способов: от деления органоидов (пластид и митохондрий) и клеток (митоз, мейоз) до полового и бесполого размножения организмов и воспроизведения биомассы живого вещества в биосфере. Самовоспроизведение обеспечивает существование живой материи на нашей планете в пространстве и во времени, т. е. в разных средах жизни и на протяжении всей истории развития органического мира.

Саморегуляция проявляется в способности биосистем поддерживать постоянство химического состава и интенсивность протекания биологических процессов. Главная особенность саморегуляции заключается в том, что регулирующие механизмы действуют на биосистему не извне, а формируются в ней самой. Примером саморегуляции на молекулярно-генетическом уровне служат ферментативные реакции. Концентрация конечных продуктов в этих реакциях поддерживается автоматически, что влияет на работу катализирующих их белков-ферментов. Другим примером саморегуляции является работа генов-регуляторов, способных активизировать или, наоборот, препятствовать транскрипции близлежащих генов. Гены-регуляторы контролируют работу структурных генов, на которых идёт транскрипция молекул иРНК, используемых в качестве матрицы для синтеза необходимых клетке белков, в том числе и белков-ферментов (рис. 8).

На органоидно-клеточном уровне саморегуляция проявляется в самосборке органоидов, поддержании постоянства состава цитоплазмы клетки, избирательной проницаемости клеточной мембраны. На организменном уровне саморегуляция осуществляется нервной и эндокринной системами, которые с помощью нервных импульсов и гормонов воздействуют на организм. Саморегуляция на уровне популяций проявляется в поддержании численности особей за счёт увеличения или уменьшения рождаемости и смертности на определённом уровне в соответствии с ресурсами среды. Механизмы саморегуляции определяют

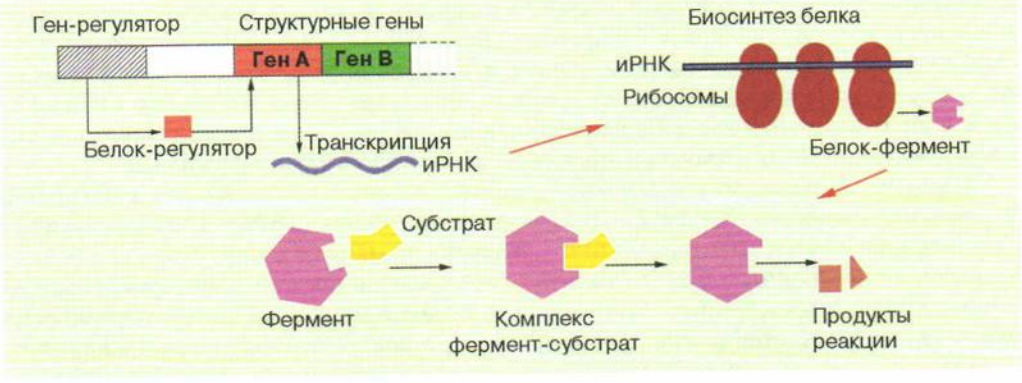


Рис. 8. Саморегуляция на молекулярно-генетическом уровне

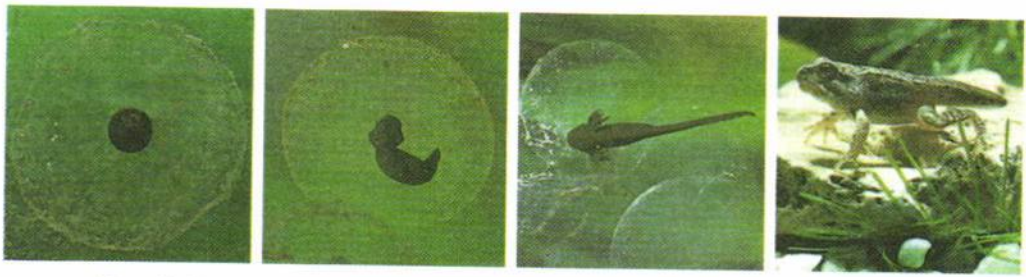


Рис. 9. Саморазвитие на организменном уровне — онтогенез лягушки

соотношение в популяции особей разных полов и возрастов. В биогеоценозах и биосфере саморегуляции подвержены потоки энергии и круговороты веществ, осуществляемые в соответствии с распределением биомассы организмов на планете, условиями неживой природы, хозяйственной деятельностью человека.

Биосистемы обладают способностью к *саморазвитию*. На организменном уровне этот процесс связан с реализацией генетической программы организма и влиянием условий окружающей среды на проявление его отдельных признаков. В процессе индивидуального развития организма — онтогенеза — происходит увеличение массы его тела за счёт роста числа клеток, развития тканей и органов (рис. 9). Процесс саморазвития происходит также на популяционно-видовом и биогеоценотическом уровнях. Например, эволюционное развитие живой природы от простых форм к сложным стало причиной огромного разнообразия видов и биоценозов на нашей планете. Изменения, вносимые в природу деятельностью организмов, в том числе и человеком, приводят к постепенной, направленной смене одних природных сообществ другими.

Определение понятия «жизнь». Рассмотренные уровни организации биосистем и характерные для них процессы позволяют дать обобщённое определение понятия «жизнь» как основного способа их существования. В науке известно несколько таких определений. Например, древнегреческий учёный Аристотель определял жизнь как «питание, рост и одряхление». Французский химик А. Лавуазье называл жизнь «горением», связанным с окислением питательных веществ кислородом. Русский физиолог И. П. Павлов под жизнью понимал «сложный химический процесс», протекающий в организме.

Одно из первых научных определений жизни дал немецкий философ Фридрих Энгельс. В книге «Диалектика природы» (1873—1882) он привёл ставшее классическим определение: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой... причём с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка». Надо иметь в виду, что в этом определении под белками Ф. Энгельс подразумевал биологические структуры, состоящие из белка, а не сами химические соединения.

С открытием нуклеиновых кислот — носителей генетической информации, а также механизмов клеточного метаболизма, энергетики и информационных связей биосистем представление о сущности жизни значительно расширилось. Одно из современных научных определений звучит так: *жизнь* — это активное, происходящее с затратой энергии, веществ и информации поддержание и самовоспроизведение саморегулирующихся систем, химическую основу которых составляют белки и нуклеиновые кислоты.

Уровни организации жизни (биосистем): молекулярно-генетический, органоидно-клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный; процессы в биосистемах: обмен веществ и превращение энергии, самовоспроизведение, саморегуляция, саморазвитие; жизнь.

Вопросы и задания

1. Какие выделяют основные уровни организации биосистем? Докажите, что переход с более низкого уровня организации на более высокий сопровождается приобретением биосистемами новых свойств.
2. Какие процессы происходят в биосистемах разного уровня организации? Дайте краткую характеристику каждого из процессов.
3. Приведите современное научное определение понятия «жизнь». Используя представления об особенностях организации биосистем и происходящих в них процессах, предложите своё определение понятия «жизнь». Сравните это определение с научным.
4. Выясните, какие биосистемы, расположенные неподалёку от вашей школы, можно наблюдать невооружённым глазом. Какие процессы в них происходят? Отчёт о наблюдениях оформите в виде проектной работы.

§ 3. Изучение биологических систем и процессов

Подумайте, чем научное знание отличается от вненаучного. Какие методы изучения живой природы вам известны?

Наука — одна из сфер человеческой деятельности, основной целью которой является познание действительности, получение объективных, т. е. рациональных, знаний о мире. От вненаучного (обыденного) знания, искусства и религии науку отличает строгий выбор объектов, методов и средств изучения реальной действительности. Совокупность действий, направленных на получение научных знаний, и составляет основную сущность научного метода познания, лежащего в основе любого научного исследования.

Научное познание. Любое познание представляет собой процесс использования имеющихся знаний для получения новых. Для научного познания таковыми служат *научные факты* (от лат. *factum* — сделанное, совершившееся),

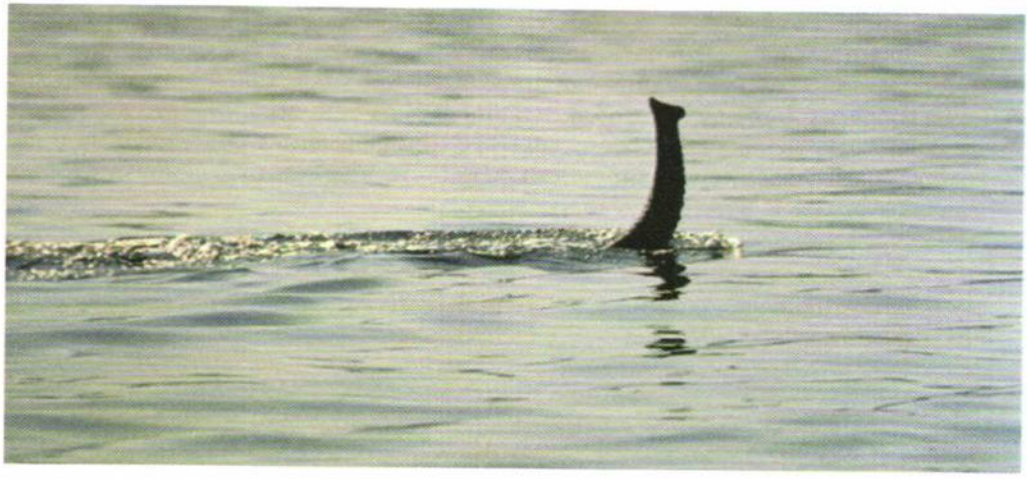


Рис. 10. Фотоснимок лох-несского чудовища, сделанный в 1982 г.

т. е. такие знания, достоверность которых подтверждена научными наблюдениями и экспериментами. В этом смысле *научный метод* (от греч. *methodos* — путь исследования) представляет собой последовательность действий, которые предпринимают учёные с целью построения системы научных знаний о мире: теорий, правил, законов, следствий из законов.

Только подтверждённый экспериментально и многократно воспроизведённый факт может быть признан научным. В науке ничего не принимается на веру, без доказательств. Например, в средствах массовой информации неоднократно сообщалось о так называемом лох-несском чудовище — плезиозавре, якобы обитающем в водах одного из озёр Шотландии. Приводились рассказы очевидцев о встречах с ним, фотоснимки (рис. 10). В целях подтверждения или опровержения его существования на озере проводились научные исследования с помощью разнообразных технических средств: гидролокаторов, камер для подводной съёмки и др. Однако никаких весомых доказательств нахождения в озере Лох-Несс крупного биологического объекта более чем за 30-летний период наблюдений получено не было. Поэтому, несмотря на свидетельства «очевидцев» и «фото», существование лох-несского чудовища не может быть признано в настоящее время научным фактом.

Использование научного метода в исследованиях связано со строгой последовательностью действий (рис. 11). Обычно учёный начинает исследование с наблюдения за тем или иным объектом или процессом. *Наблюдение*, в отличие от простого созерцания, предполагает замысел, цель и средства, с помощью которых наблюдатель фиксирует количественные и качественные данные. Например, он измеряет размеры объекта, описывает его форму, не внося из-

менений в ход самого процесса. Затем на основании полученных данных формулируется *проблема* — чёткий вопрос относительно того, что надо изучить из ранее неизвестного об объекте. Для поиска путей решения проблемы выдвигается *гипотеза*, т. е. научное предположение, которое может объяснить наблюдаемые данные.

Для проверки выдвинутой гипотезы на следующем этапе научного исследования разрабатывается и проводится *эксперимент*. Анализ результатов эксперимента (объяснение) позволяет решить, верна ли выдвинутая ранее гипотеза; в зависимости от этого она принимается, изменяется или отвергается. В случае принятия гипотеза становится рабочей, и если её в дальнейшем не удаётся опровергнуть, то она становится *теорией*. В теории находят обобщение эмпирические данные об объекте или процессе. Если новые факты не противоречат сформулированной ранее теории и на её основе можно их предсказывать, то теория становится *правилом* или *законом*. Правило имеет исключения, а закон всегда универсален — например, закон биогенной миграции химических элементов справедлив для всех круговоротов веществ в биосфере Земли.

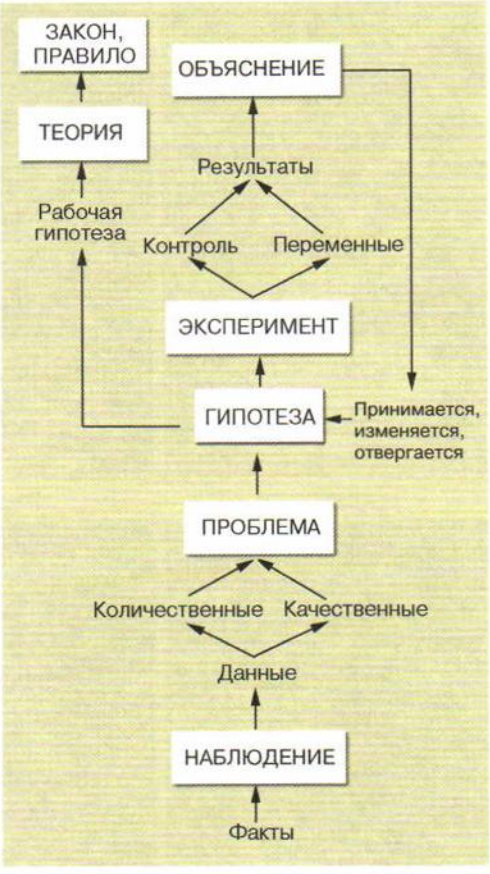


Рис. 11. Структура научного метода познания

По мере накопления новых фактов отдельные положения ранее сформулированной теории могут устаревать, тогда они пересматриваются и дополняются, вплоть до выработки новой теории. Примером может служить клеточная теория. С открытием вирусов и появлением в 30—40-е гг. XX в. электронного микроскопа, позволившего детально изучить неклеточные формы жизни и ультраструктуру клетки, отдельные положения первой клеточной теории, сформулированные в середине XIX в., были дополнены новыми данными и уточнены.

Рассмотрим использование научного метода на примере эксперимента по выяснению условий прорастания семян фасоли. Наблюдения за семенами показывают, что прорастают они только при определённых условиях.

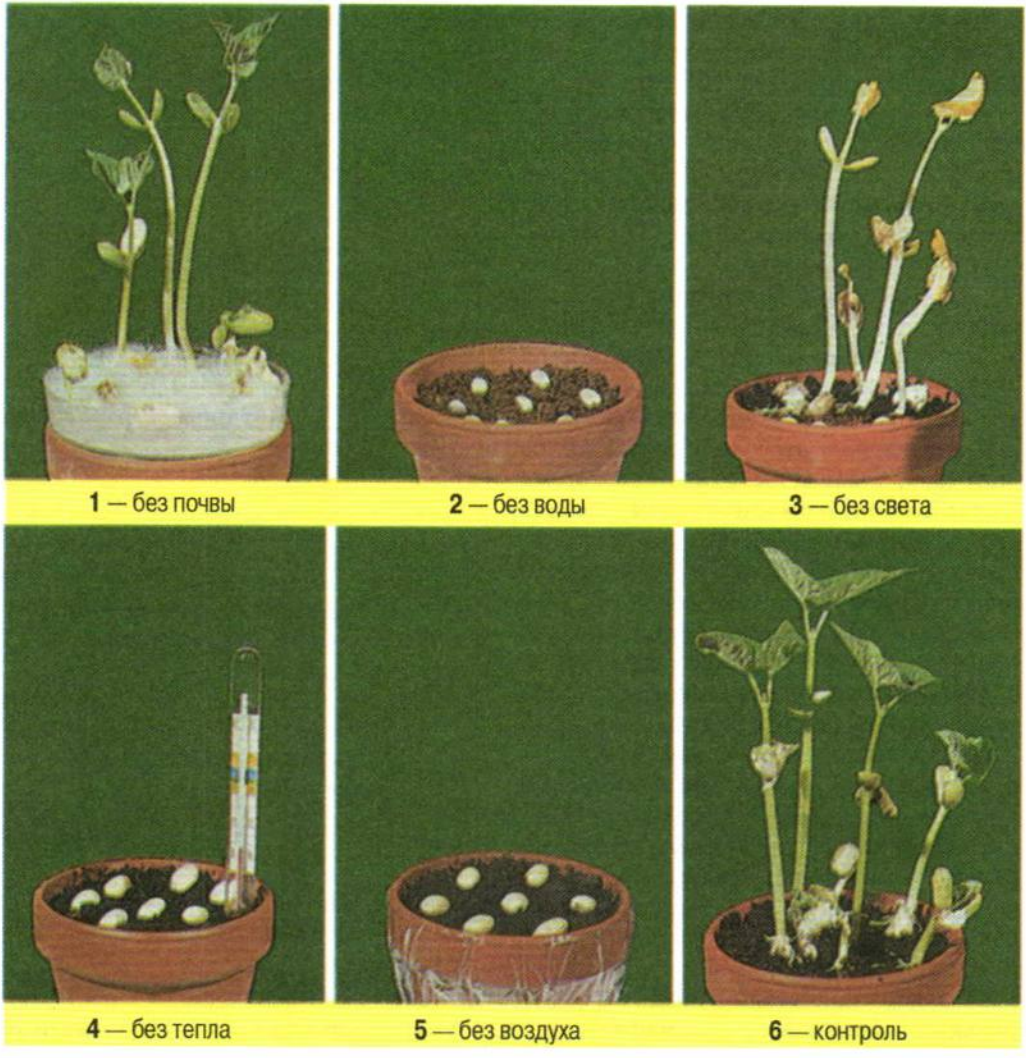


Рис. 12. Эксперимент по выяснению условий прорастания семян фасоли

Сформулируем проблему: какие условия необходимы для прорастания семян фасоли? Выдвинем гипотезу, предполагающую, что такими условиями могут служить свет, воздух, вода, плюсовая температура и почва. Поставим биологический эксперимент. Семена поместим в пять горшков, условия в которых будут отличаться только по одному параметру (рис. 12). В шестом горшке будет

заложен контрольный опыт. Проанализировав полученные результаты, придём к выводу, что свет и почва не являются необходимыми условиями для прорастания семян фасоли. Таковыми будут воздух, вода и плюсовая температура. Выдвинутая гипотеза в целом подтверждена проведённым экспериментом, т. е. принимается, но нуждается в корректировке.

Для дальнейшего обобщения полученных эмпирических данных необходимо сравнить условия прорастания семян разных видов растений. Экспериментально можно выяснить, что семенам для прорастания необходима разная температура. Например, семена клевера прорастают уже при температуре +1 °С, а семена огурцов — при температуре выше +12 °С. Таким образом, семенам разных видов растений для прорастания нужна разная температура. Ещё одним необходимым условием, кроме вышеперечисленных, является наличие в семенах живого зародыша. Если зародыш семени мёртв, оно не прорастёт. Итак, выясненные в экспериментах условия, необходимые для прорастания семян, можно обобщить в виде «Правил посева семян растений», знать которые необходимо для выращивания культурных и дикорастущих растений.

Методы биологических исследований. Все методы изучения живой природы, которые учёные-биологи используют в своей научной деятельности, можно объединить в две группы: *эмпирические* (практические) — наблюдение, эксперимент и *теоретические* (логические) — сравнение, обобщение, классификация, абстрагирование и моделирование.

Наблюдение, как было выяснено ранее, является важнейшим методом сбора первичных научных фактов. Оно предполагает целенаправленное восприятие объектов или явлений, но без активного вмешательства наблюдателя. Например, могут проводиться биологические наблюдения за ростом и развитием растений, поведением животных в природе (рис. 13). Для наблюдений учёные часто используют специальное оборудование — приборы и инструменты, по-

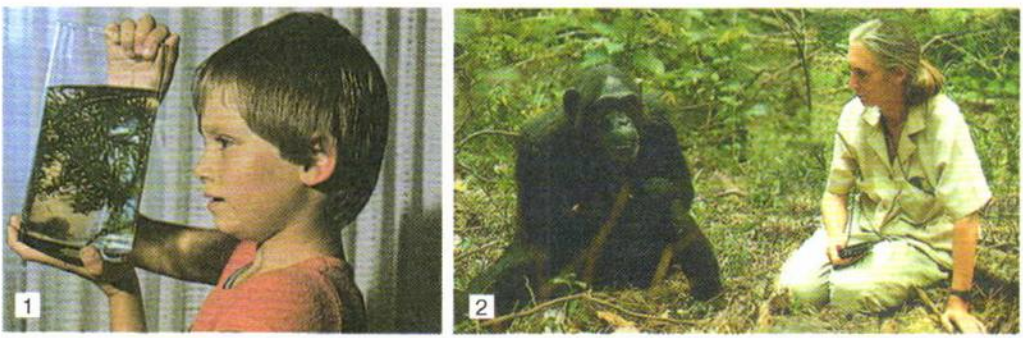


Рис. 13. Биологические наблюдения: *1* — наблюдение за ростом и развитием водного растения (элодеи); *2* — наблюдение за поведением шимпанзе

зволяющие получить точные и надёжные результаты, объективные данные о биологических системах и процессах.

Эксперимент, в отличие от наблюдения, связан с созданием специальных условий, которые учёный-экспериментатор сознательно подбирает и контролирует по его ходу. Рассмотренный выше эксперимент с прорастанием семян фасоли состоял из нескольких опытов, условия в которых отличались лишь одним параметром; сопровождался эксперимент контролем. К эксперименту исследователь прибегает в том случае, если необходимо изучить состояние объекта или процесса, которое в естественных условиях далеко не всегда возможно наблюдать и зафиксировать. Эксперимент позволяет добиться повторяемости тех же условий и, в отличие от других методов исследования, вскрывает самую сущность объекта или процесса. Выдающийся экспериментатор русский физиолог И. П. Павлов (1849—1936) отмечал: «Наблюдение собирает то, что ему предлагает природа, опыт же берёт у природы то, что он хочет».

Наблюдение и эксперимент сочетаются в биологических исследованиях с теоретическими методами (рис. 14). Так, если изучаемые биологические системы являются однородными, то для их исследования используют метод *сравнения*, позволяющий выявить черты сходства и различия, установить родство изучаемых биологических объектов. В дополнение к сравнению используют и другой теоретический метод исследования — *обобщение*, который позволяет в частном обнаружить общее и сформулировать общебиологические теории, правила и законы. Сравнение и обобщение лежат в основе *классификации* — метода, используемого в систематике. Благодаря классификации можно определить место того или иного организма в системе органического мира, т. е. ориентироваться в разнообразии живых существ.

Важную роль в биологических исследованиях играет метод *абстрагирования*. Его использование позволяет не учитывать ряд несущественных для конкретного исследования свойств и признаков биологических систем, однако помогает выделить те свойства и признаки, которые важны. Например, в исследованиях основных направлений эволюционного процесса главное внимание уделяется усложнению строения органов и систем органов, которое обеспечивает приспособление организмов к условиям существования. При этом все остальные признаки и свойства не учитываются, т. е. происходит абстрагирование от них и создаётся единое целое абстрактное знание об эволюции.

Для исследования биологических процессов, которые невозможно непосредственно наблюдать, используют метод *моделирования*. Созданные с его помощью заместители реальности — модели (математические, компьютерные и др.) позволяют исследователю выяснить, как поведёт себя моделируемый биологический процесс в тех или иных условиях. Этот метод исследования применяют для «проигрывания» возможных сценариев эволюции органического мира, развития экосистем или даже всей биосферы Земли в случае глобальных климатических и техногенных изменений.

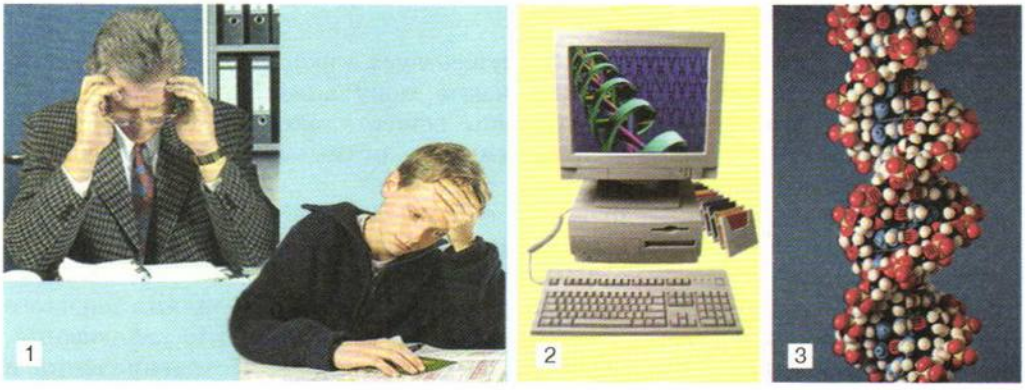


Рис. 14. Теоретические методы биологических исследований: *1* — сравнение, обобщение, абстрагирование; *2*, *3* — моделирование: компьютерная (слева) и шаростержневая (справа) модели ДНК

Рассмотренные методы изучения биологических систем и процессов являются общими для многих наук. Вместе с тем имеются специфические методы биологических исследований. Например, при изучении клетки применяют методы оптической и электронной микроскопии, а при изучении закономерностей наследственности и изменчивости — гибридологический и цитогенетический методы. Получаемая с помощью разных методов научная информация обрабатывается методами математической статистики. Они дают возможность учёным-биологам сделать выводы о достоверности научных данных, полученных в ходе исследований.

Научный факт; научный метод; проблема; гипотеза; теория; правило; закон; эмпирические методы исследования: наблюдение, эксперимент; теоретические методы исследования: сравнение, обобщение, классификация, абстрагирование, моделирование.

Вопросы и задания

1. Чем научное знание отличается от вненаучного (обыденного) знания?
2. Какой факт может быть признан научным? Ответ проиллюстрируйте примерами.
3. Что называют научным методом познания? Какова его структура?
4. Чем гипотеза отличается от теории, правила или закона?
5. Чем эксперимент отличается от наблюдения? Приведите примеры использования этих методов в биологических исследованиях. Каково их значение?
6. Охарактеризуйте теоретические методы биологических исследований. В чём их особенности? Как они связаны с эмпирическими методами?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 1

Живая материя на нашей планете существует в форме биологических систем — клеток, тканей, органов, организмов, популяций и экосистем.

Биосистемы открыты для поступления веществ, энергии и информации; построены на основе высокой упорядоченности, оптимальности конструкции, управляемости и иерархичности.

В биосистемах протекают процессы обмена веществ и превращения энергии, самовоспроизведения, саморегуляции и саморазвития, лежащие в основе существования живого на всех уровнях его организации.

Изучение биосистем связано с использованием исследователями научного метода познания, который заключается в том, что с помощью наблюдения, эксперимента, сравнения, обобщения, классификации, абстрагирования и моделирования учёные получают конкретные научные факты — основу для создания обобщённого научного знания: теорий, правил и законов.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Живая материя и проблема её научного познания.
2. Системный подход к изучению живого: общая теория жизни.
3. Разнообразие биологических систем и процессов.
4. Биологический эксперимент: планирование, проведение, результат.
5. Компьютерное моделирование биологических процессов.

Глава 2. ЦИТОЛОГИЯ — НАУКА О КЛЕТКЕ

§4. История открытия и изучения клетки. Клеточная теория

Рассмотрите рис. 15. Что общего в строении изображённых клеток? Чем эти клетки отличаются друг от друга?

Большинство организмов нашей планеты имеют клеточное строение. *Клетка* — это структурно-функциональная единица живого. Она может существовать в виде отдельного одноклеточного организма, а также входить в состав тканей многоклеточных организмов. Клетки различны по форме, размеру, функциям (рис. 15). Однако все клетки имеют общие признаки: схожий элементарный и химический состав, общий план строения. Клетки растений, грибов и животных состоят из наружной клеточной мембраны, цитоплазмы с её органоидами (от греч. *organon* — орган и *eidos* — вид) и ядра. Такие клетки называют *эукариотными* (от греч. *ev* — хорошо, полностью и *karyon* — ядро). Клетки бактерий и цианобактерий отличаются от клеток эукариот отсутстви-

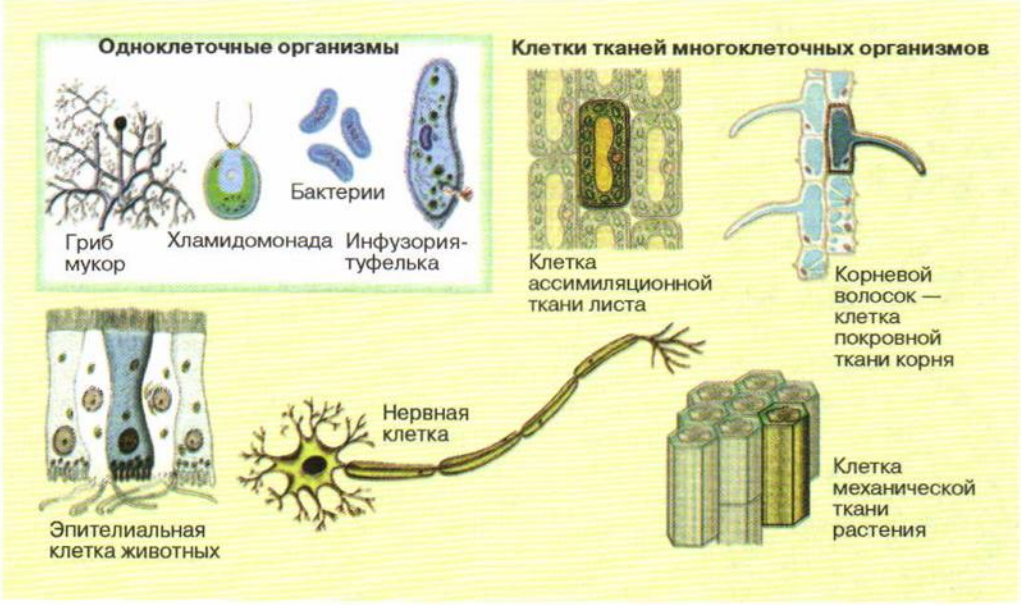


Рис. 15. Разнообразие клеток

ем оформленного ядра и многих органоидов в цитоплазме и называются *прокариотными* (от лат. *pro* — перед, раньше, вместо и греч. *karyon* — ядро). В зависимости от типа клеток все организмы подразделяют на два надцарства: Эукариоты (*Eukaryota*) и Прокариоты (*Prokaryota*).

История открытия клетки. Клеточное строение организмов было открыто во второй половине XVII в. английским физиком Робертом Гуком и связано с изобретением микроскопа в Голландии в конце XVI в.

«Взяв кусочек чистой светлой пробки, я отрезал от него острым, как бритва, перочинным ножом очень тонкую пластинку. Когда затем я поместил этот срез на чёрное предметное стекло и стал разглядывать его под микроскопом, направив на него свет с помощью зеркала, я ясно увидел, что весь он пронизан отверстиями и порами. Эти поры, или ячейки, были не глубокими, а состояли из очень многих маленьких ячеек, вычлененных из непрерывной поры особыми перегородками. Такое строение свойственно не одной только пробке. Я рассматривал при помощи своего микроскопа сердцевину бузины и различных деревьев, а также внутреннюю мякоть полого стебля тростника, некоторых овощей и других растений: фенхеля, амброзии, моркови, лопуха, ворсянки, папоротника и т. п. — и обнаружил, что у всех у них тот же план строения, что и у пробки», — так в 1665 г. Роберт Гук впервые сообщил о существовании

Рис. 16. Вверху — вид пробки, полученный с помощью сканирующего микроскопа, позволяющего получать объёмное изображение; внизу — срез пробки, увиденный Робертом Гуком в световой микроскоп

клетки (рис. 16). Он же впервые применил и термин «клетка» (*cellula*), правда, для обозначения лишь клеточной стенки, увиденной им под микроскопом. Но термин прочно вошёл в биологию, а открытие Гука положило начало исследованию клеточного строения организмов.

Дальнейшее изучение клетки продолжил его коллега по Лондонскому королевскому обществу — Неемия Грю (1641—1712). Несколько лет он посвятил изучению клеточного строения растений, обнаружив и описав клетки паренхимы. Одновременно с Н. Грю, но независимо от него к идее изучения растений с помощью микроскопа пришёл итальянский натуралист Марчелло Мальпиги (1628—1694). Он изучил и описал отдельные элементы внутренней структуры растений. Главной его заслугой явилась классификация сходных по строению клеток и объединение их в ткани. Кроме растений Мальпиги подробно описал строение насекомых, развитие куриного эмбриона. Многие органы, структуры, ткани, клетки растений и животных, которые он открыл, носят его имя.

Другому выдающемуся учёному, голландскому натуралисту, основоположнику научной микроскопии Антони ван Левенгуку, удалось рассмотреть в микроскоп одноклеточные организмы. В молодости он занимался шлифованием стёкол и достиг в этом деле совершенства, изготовив линзы с увеличением в 300 раз.

Микроскопы Левенгука позволили ему сделать ряд величайших открытий. Он впервые наблюдал бактерий, простейших (инфузорий), описал эритроциты и их движение в крови по капиллярам, строение мышечных волокон и костей. В 1667 г. учёный открыл сперматозоиды. После публикации своих исследований в Научных трудах Лондонского королевского общества Левенгук получил широкую известность как крупнейший микроскопист своего времени.

Особенно интенсивно клетку стали изучать в XIX в., что было связано с усовершенствованием микроскопа. Клеточный уровень исследования стал ведущим принципом биологических наук, основой для познания организации живого.

В 1831 г. английский учёный Роберт Броун (1773—1858) открыл ядро клетки. Это открытие заставило исследователей переключить своё внимание с оболочки клетки на её внутреннее содержимое. Многие учёные высказывали

Антони ван Левенгук
(1632—1723)

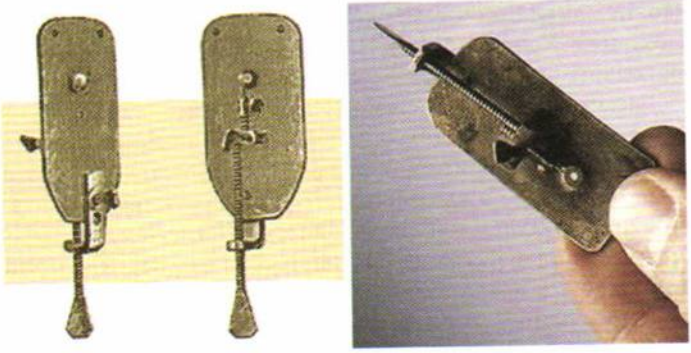


Рис. 17. Микроскоп А. Левенгука, в который он наблюдал за одноклеточными организмами

идею единства клеточной структуры всех организмов, существующих на Земле. Наконец, хотя и в не очень ясной форме, идею единства клеточного строения растений и животных выдвинул в 1837 г. чешский физиолог Ян Пуркинье (1787—1896). Он предположил, что зернистая структура органов животных соответствует клеточному строению растений.

В обобщённом виде клеточная теория была сформулирована к концу 30-х гг. XIX в. Её творцами стали немецкие учёные зоолог Теодор Шванн и ботаник Маттиас Шлейден.

М. Шлейден проводил свои исследования в области цитологии и эмбриологии растений. Т. Шванн занимался гистологией и физиологией животных.

Теодор Шванн
(1810—1882)

Маттиас Шлейден
(1804—1881)

Познакомившись с трудами Шлейдена, Шванн сформулировал основные положения клеточной теории в книге «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» (1839):

- все организмы состоят из клеток;
- клетки представляют собой мельчайшие структурные единицы жизни;
- клетки возникают путём новообразований из неклеточного вещества.

Некоторые представления учёных о клетке оказались ошибочными. В частности, М. Шлейден, наблюдая цитоплазму, не подозревал, что она является компонентом клетки, где осуществляются все процессы. Т. Шванн основное внимание уделял клеточной оболочке, игнорируя живое содержимое самой клетки. Кроме того, последнее положение клеточной теории оказалось ошибочным. Но основная идея была правильной.

После создания клеточной теории возрос интерес учёных к строению клетки. В последней четверти XIX в. изучением клетки занималась целая плеяда первоклассных исследователей — И. Д. Чистяков, В. Флемминг, Э. Страсбургер, Ж. Карнуа и многие другие. Благодаря их работам было детально изучено строение клеточного ядра, описаны хромосомы, проведён цитологический анализ таких важнейших биологических процессов, как митоз, мейоз, оплодотворение. Однако цитологии как самостоятельной научной дисциплины в то время ещё не существовало, поскольку во всех этих исследованиях клетка рассматривалась только в качестве составного элемента, структурной единицы целого многоклеточного организма.

Среди учёных, исследовавших клетку, необходимо выделить Рудольфа Вирхова — немецкого врача, который исправил и дополнил положения клеточной теории. В 1858 г. он обосновал принцип преемственности клеток: «каждая клетка происходит из клетки путём деления исходной клетки». Вирхов изучал патологию клеток, считая, что патологические процессы в организме связаны с нарушением жизнедеятельности его клеток. Учёный утверждал, что «истинная деятельность исходит от самой клетки, которая деятельна до тех пор, пока является самостоятельным и цельным элементом и совершает свою работу собственными силами».

Рудольф Вирхов (1821—1902)

К концу XIX в. появился интерес к клетке как самостоятельной живой системе, имеющей общебиологическое значение. Было обнаружено, что, с одной стороны, клетки независимо от их происхождения обладают рядом общих свойств, а с другой стороны — разные клетки в зависимости от выполняемой ими функции имеют неодинаковые строение и свойства.

Открытие одноклеточных организмов позволило сделать вывод о том, что клетки не только являются структурными элементами многоклеточного организма,

но и могут существовать самостоятельно. Яйцо, дающее начало будущему организму, также представляет собой клетку. Эти и другие факты привели учёных к пониманию, что клетка — элементарная единица организма. Появилась необходимость всестороннего изучения этой универсальной структурно-функциональной единицы живого. Так на рубеже XIX—XX вв. возникла и сформировалась биологическая наука — *цитология* (от греч. *kytos* — сосуд, здесь — клетка), которая изучает строение и функции клеток.

Развитие цитологии в XX в. К концу XIX — началу XX в. появились первые сведения о роли клетки в основных жизненных процессах. К углублённому изучению клетки подталкивали интересы зарождавшейся генетики, искавшей материальные основы наследственности. С клеткой связывали наследственные свойства организмов. Особое внимание было уделено изучению протоплазмы. Её стали рассматривать как важнейший субстрат, из которого построены клетки и который определяет их основные жизненные свойства.

В XIX в. изучалась только мёртвая клетка после её фиксации и окраски. При этом удалось описать ряд клеточных органоидов — митохондрии, аппарат Гольджи, клеточный центр и т. д. Но более точное исследование структуры и особенно функций клетки при такой методике было невозможно. Кроме того, отсутствовала уверенность в том, что наблюдаемые на микропрепаратах картины строения соответствуют таковым у живых клеток.

Систематическое изучение строения и функций клетки началось только в начале XX в., когда появилась возможность наблюдать за живой клеткой вне организма. Дальнейшее развитие цитологии непосредственно связано с развитием физики, химии и техники. Совершенствование оптических приборов позволило исследовать тонкие клеточные структуры. Появление люминесцентной, фазово-контрастной, а также электронной микроскопии дало возможность детально изучить не только строение самой клетки, но и микроструктуру её органоидов. Развитие биохимии позволило применить цитохимические методы исследования, проследить в динамике биохимические процессы на уровне клетки. Ещё одним достижением стало применение метода меченых атомов, благодаря которому удалось открыть феномен редупликации (самоудвоения) ДНК, изучить сложные процессы метаболизма в клетке.

Клеточная теория обогатилась новыми положениями.

Основные положения современной клеточной теории

1. Клетка — это структурно-функциональная единица живого, представляющая собой элементарную живую систему. Для неё характерны все признаки живого.
2. Клетки разных организмов имеют сходный химический состав и план строения.
3. Новая клетка возникает в результате деления исходной клетки.
4. Многоклеточные организмы развиваются из одной исходной клетки.
5. Сходство клеточного строения организмов свидетельствует о единстве их происхождения.

На современном этапе цитология превратилась в клеточную биологию, которая изучает основные биологические процессы на микроскопическом, субмикроскопическом, макромолекулярном и молекулярном уровнях. В центре внимания оказались не только структуры клетки, но и те вещества, из которых они построены. В перспективе задачей цитологии является выяснение механизмов жизнедеятельности и саморегуляции клетки как автономной биологической системы.

Клетка, эукариотная клетка, прокариотная клетка, цитология.

Вопросы и задания

1. Первое описание клетки было опубликовано в 1665 г. В 1675 г. стали известны одноклеточные организмы. Назовите имена учёных, сделавших эти открытия. Можно ли считать эти даты зарождением цитологии как науки? Ответ поясните.
2. Назовите авторов клеточной теории и сформулируйте её положения. Почему с момента открытия клетки до становления клеточной теории прошло почти 200 лет? Каковы основные положения современной клеточной теории?
3. Когда цитология сформировалась как экспериментальная наука? С чем это было связано? Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. Научное познание проходит несколько этапов: наблюдение — гипотеза — эксперимент — теория — закон. Какие открытия были сделаны на каждом этапе развития цитологии? Какие задачи стоят перед современной цитологией?

§5. Методы изучения клетки

Рассмотрите рис. 19, 21—23. На чём основаны методы изучения клеток? Сравните между собой изображения клеток на рис. 18, 20, полученные с помощью различных микроскопов.

Для изучения клеток разработано множество методов, возможности которых соответствуют уровню современных исследований в этой области.

Микроскопия. С помощью микроскопа изучают морфологию клетки (рис. 18). Микроскопическое изучение клетки, или *микроскопия*, была первым методом исследования клеточной структуры, однако только с появлением совершенных световых микроскопов в начале XIX в. удалось установить, что все ткани организмов имеют клеточное строение. Это и дало возможность сформулировать первую клеточную теорию.

Тем не менее разрешающая способность даже самого совершенного светового микроскопа ограниченна. Она составляет 0,25 мкм ($2{,}5 \cdot 10^{-7}$ м). С его помощью можно увидеть бактериальные клетки, митохондрии. Более мелкие объекты наблюдать уже невозможно. На смену световому микроскопу в середине XX в. пришёл электронный (рис. 19). Его создание позволило увеличить

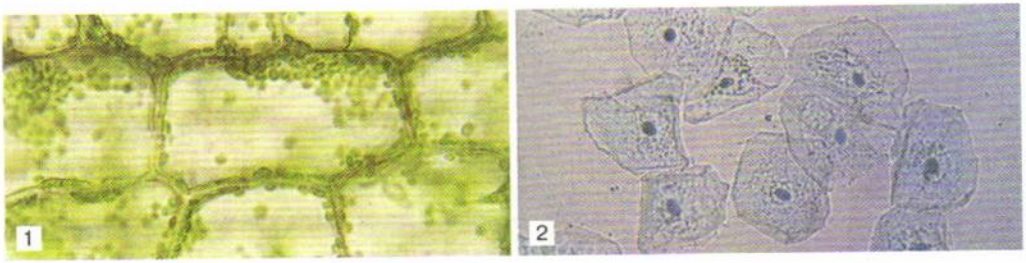


Рис. 18. Изображения растительных (*1*) и животных (*2*) клеток, полученные с помощью световой микроскопии

разрешающую способность до 2 нм ($2 \cdot 10^{-9}$ м). Для получения изображения в электронном микроскопе используют поток электронов, проходящий через объект и создающий изображение на фотоплёнке или экране. Это дало возможность рассмотреть ультраструктуру клетки.

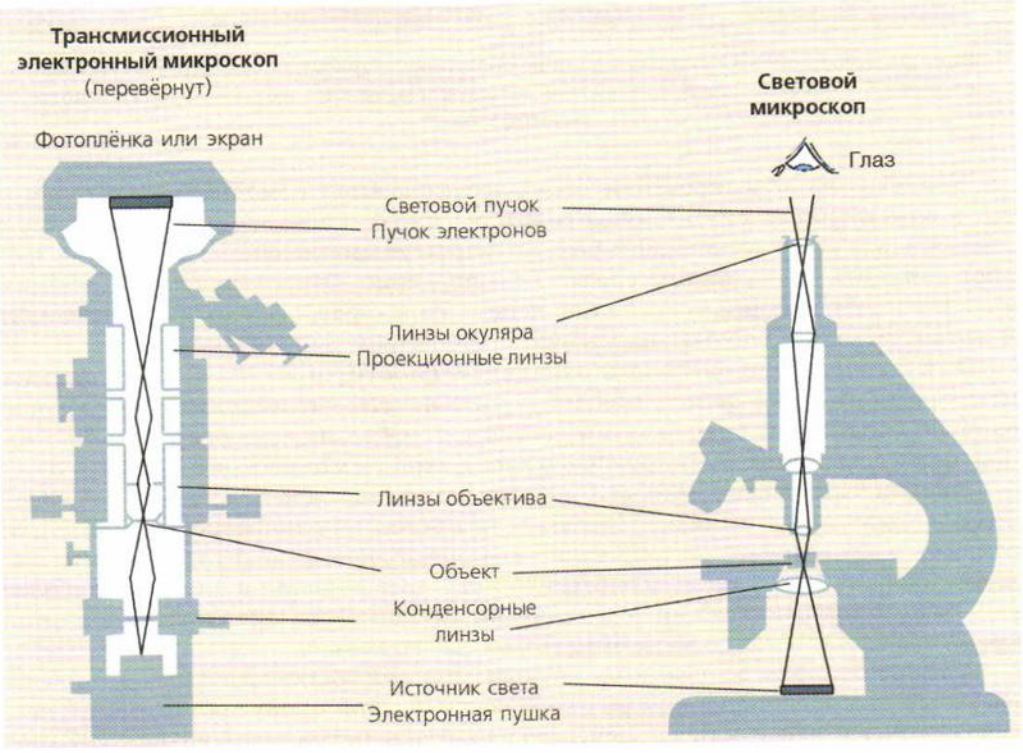


Рис. 19. Электронный и световой микроскопы

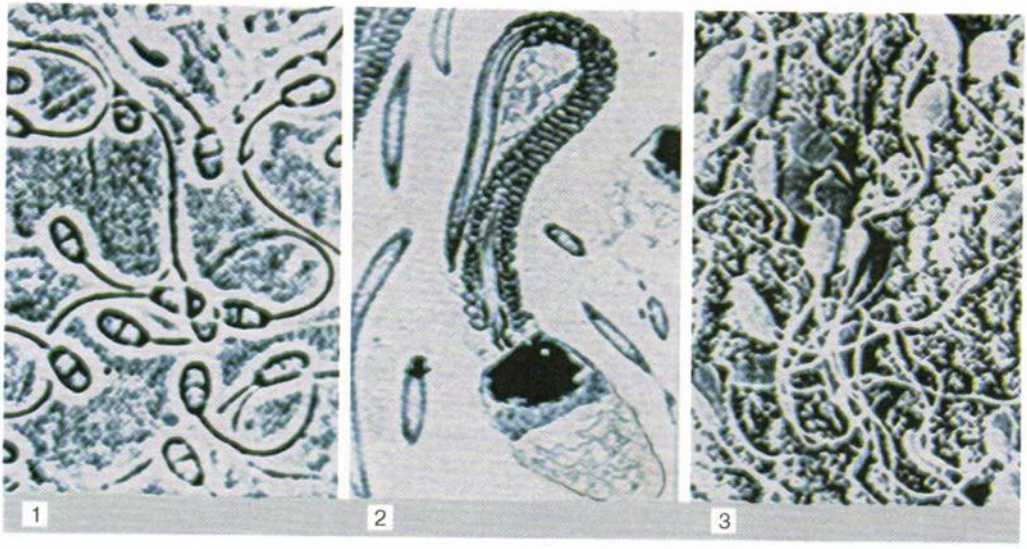


Рис. 20. Изображения сперматозоидов кролика, полученные с помощью микроскопов: *1* — светового; *2* — электронного трансмиссионного; *3* — электронного сканирующего

Для проведения микроскопических исследований с помощью как светового, так и электронного микроскопов ткани обычно фиксируют с использованием специальных веществ, окрашивают, затем режут микроножом, который позволяет получить очень тонкие срезы. При изучении микроструктур, входящих в состав клетки, применяют также специальные флуоресцентные красители. В этом случае для работы используют флуоресцентный микроскоп.

Для изучения процессов жизнедеятельности, протекающих в живых клетках, применяют фазово-контрастный и интерференционный микроскопы со специфическими оптическими системами. Объёмное изображение клетки получают с помощью сканирующего электронного микроскопа (рис. 20, *3*).

Физико-химические методы. С помощью этих методов в цитологии изучают химический состав и жизнедеятельность клеток. Их применение позволило открыть и исследовать органические и неорганические вещества клетки, выявить их функции, а также проследить пути превращения в клетке. Наиболее важными биохимическими и физическими методами цитологии являются хроматография, электрофорез и метод меченых атомов.

Хроматография основана на разной скорости движения через адсорбент растворённых в специальном растворе веществ. При пропускании такого раствора через адсорбент каждое вещество из смеси передвигается на определённое расстояние в зависимости от своей молекулярной массы. Адсорбентами могут

быть волокна фильтровальной бумаги, порошок целлюлозы и другие пористые вещества (рис. 21).

Близким к хроматографии является метод *электрофореза* в геле, где разделению смеси веществ в растворе способствует электрический ток. Методы хроматографии и электрофореза позволяют разделить смеси веществ, выделенные из клетки, определить их качественный и количественный состав (рис. 22).

Метод *меченых атомов* основан на введении радиоактивного изотопа какого-либо химического элемента в состав вещества для того, чтобы проследить путь его превращений в клетке.

Рис. 21. Хроматография: *1* — разделение основных пигментов из экстракта листьев; *2* — разделение смеси аминокислот

Фракционирование клеточного содержимого. Для разделения клеточных структур и макромолекул используют метод *центрифугирования*, который позволяет очистить макромолекулы, выделенные из клетки, разделить органоиды клетки (рис. 23). Для этого специальными способами разрушают и измельчают клетку. Её содержимое распадается на отдельные фрагменты, при этом сохраняются целиком некоторые органоиды. Полученную смесь с помощью центрифуги разделяют на фракции, увеличивая каждый раз обороты центрифуги. Более тяжёлые клеточные фракции оседают на дно пробирки, более лёгкие собираются на её поверхности. Это даёт возможность изучать отдельно свойства и структуру каждого органоида или макромолекулы клетки.

Методы разделения клеток и их культивирования. Для изучения живых клеток различных тканей их разделяют и выращивают в специальных сосудах. Применение методов *культуры клеток и тканей* позволяет изучать живые клетки под микроскопом, наблюдать за их ростом и размножением вне организма, выделять факторы роста, устанавливать влияние на них различных веществ, получать клеточные гибриды путём слияния целых клеток или их отдельных компонентов.

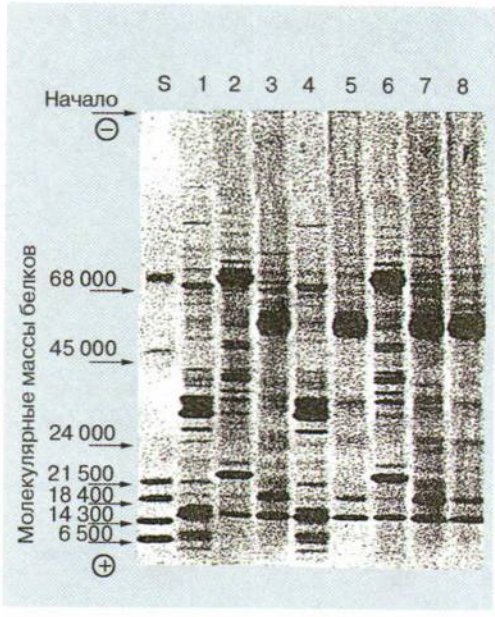


Рис. 22. Разделение белков электрофорезом в геле

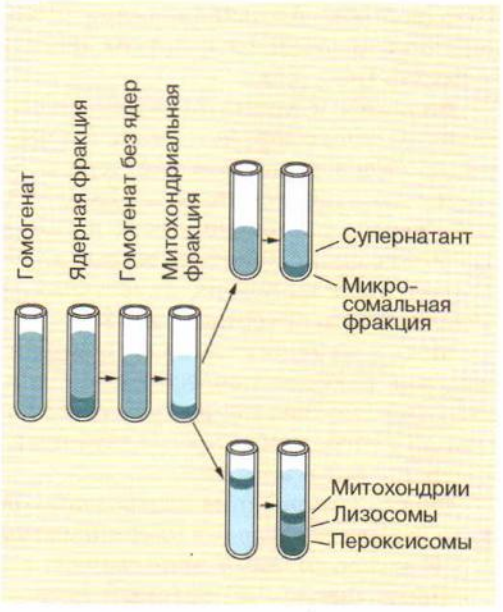


Рис. 23. Фракционирование клеточных структур методом центрифугирования

Метод рекомбинантных ДНК. Для изучения тонких механизмов процессов, протекающих в клетке, в том числе функций генов, ДНК «вырезают» из клетки. Далее её встраивают в генетический аппарат бактерии или вируса и изучают его структуру, синтезируют новые гены, переносят их из эукариотных клеток в бактериальные и стимулируют их работу. Этот метод применяют в генной инженерии для изучения механизма наследственности, мутагенеза.

Микроскопия, хроматография, электрофорез, метод меченых атомов, центрифугирование, метод культуры клеток и тканей, метод рекомбинантных ДНК.

Вопросы и задания

1. Какие микроскопы вам известны? Опишите принцип их действия.
2. Сравните строение электронного и светового микроскопов (см. рис. 19). Что выполняет роль светового пучка в электронном микроскопе? Какой части светового микроскопа соответствуют проекционные линзы электронного микроскопа? В чём преимущества электронного микроскопа по сравнению со световым?

3. Что такое разрешающая способность оптического прибора? От чего она зависит?
4. Чем обусловлено количество клеточных структур, выявленных с помощью микроскопа: степенью увеличения, создаваемого микроскопом, или разрешающей способностью оптического прибора? Ответ поясните.
5. На чём основаны методы хроматографии и электрофореза, используемые для изучения клетки? В чём их сходство? Каково их значение?
6. Какими методами можно выделить органоиды клетки и изучить их строение? На каких свойствах основано фракционирование клеточных структур центрифугированием? Для ответа используйте рис. 23.
7. Какое значение для цитологии имеет метод культуры клеток и тканей?

Дополнительная информация

Таблица 1

Из истории цитологии

Дата	Изобретения и открытия в цитологии
1590 г.	Братья Ганс и Захария Янсен (*Jansen*) изобрели микроскоп, в котором увеличение обеспечивалось соединением двух линз
1665 г.	Роберт Гук (*Hook*), пользуясь усовершенствованным микроскопом, изучал строение пробки и впервые в труде «Микрография» употребил термин «клетка» (*cellula*) для описания структурных единиц, из которых состоит эта ткань. Он считал, что клетки пустые, а живое вещество — это клеточные стенки
1650—1700 гг.	Антони ван Левенгук (*Leeuwenhoek*) при помощи простых, хорошо отшлифованных линз (× 300) наблюдал «зародыши» и различные одноклеточные организмы, в том числе бактерии. Впервые бактерии были описаны в 1676 г.
1700—1800 гг.	Опубликовано много новых описаний и рисунков различных тканей, преимущественно растительных (впрочем, микроскоп в это время рассматривался главным образом как игрушка)
1827 г.	Джон Долланд (*Dolland*) резко улучшил качество линз. После этого интерес к световой микроскопии как методу исследования клеток быстро возрос
1831 г.	Роберт Броун (*Brown*) описал ядро как характерное сферическое тельце, обнаруживаемое в растительных клетках
1838—1839 гг.	Теодор Шванн (*Schwann*) на основе своих исследований и работ Маттиаса Шлейдена (*Schleiden*) сформулировал клеточную теорию, которая постулировала, что основной структурно-функциональной единицей живого является клетка

Окончание табл. 1

Дата	Изобретения и открытия в цитологии
1840 г.	Ян Пуркинье (*Purkinje*) предложил название *протоплазма* для клеточного содержимого, убедившись в том, что именно оно (а не клеточные стенки) представляет собой живое вещество. Позднее был введён термин цитоплазма (цитоплазма + ядро = = протоплазма)
1855 г.	Рудольф Вирхов (*Virchow*) показал, что все клетки образуются из других клеток путём клеточного деления
1866 г.	Эрнст Геккель (*Haeckel*) установил, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро
1866—1888 гг.	Подробно изучено клеточное деление и описаны хромосомы
1880—1883 гг.	Открыты пластиды, в частности хлоропласты
1890 г.	Открыты митохондрии
1898 г.	Открыт аппарат Гольджи
1887—1900 гг.	Усовершенствован световой микроскоп, а также методы фиксации, окрашивания препаратов и приготовления срезов. Цитология приобретает экспериментальный характер. Ведутся эмбриологические исследования, чтобы выяснить, каким образом клетки взаимодействуют друг с другом в процессе роста многоклеточного организма. Одной из отраслей цитологии становится цитогенетика, занимающаяся изучением роли ядра в передаче наследственных признаков
1900 г.	Вновь открыты законы Грегора Менделя (*Mendel*), что дало толчок развитию цитогенетики. Световой микроскоп почти достиг теоретического предела разрешения, в связи с чем развитие цитологии замедлилось
1930-е гг.	Изобретён электронный микроскоп, обеспечивающий более высокое разрешение
с 1946 г. по настоящее время	Электронный микроскоп получил широкое распространение в биологии, предоставив возможность исследовать строение клетки гораздо более подробно. Это «тонкое» строение стали называть ультраструктурой клетки

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 2

Открытие клеточного строения организмов связано с изобретением светового микроскопа.

Данные о клеточном строении организмов обобщены в клеточной теории, согласно которой клетка является структурно-функциональной единицей живого и представляет собой элементарную биологическую систему.

Клетка может существовать в качестве отдельного одноклеточного организма, а также входить в состав тканей многоклеточных организмов. Клетки различны по форме, размеру, функциям, типу обмена веществ, вместе с тем между всеми клетками много общего.

Развитие науки о клетке — цитологии — связано с совершенствованием техники, оптической, люминесцентной, фазово-контрастной, электронной микроскопии, методов хроматографии, электрофореза, меченых атомов, дифференциального центрифугирования, культуры клеток и тканей и рекомбинантных ДНК, которые используют для изучения не только строения самой клетки, но и ультраструктуры её органоидов.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. История светового микроскопа.
2. Современные методы электронной микроскопии.
3. Техника приготовления микропрепаратов для работы с микроскопом.
4. Физико-химические методы цитологических исследований.
5. Метод культуры клеток и тканей и его значение для цитологии.

Глава 3. ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

§6. Химический состав клетки. Вода и минеральные вещества

Рассмотрите рис. 24—27. Какие химические элементы входят в состав организмов? Какие химические соединения они образуют? Какую роль в клетке выполняют вода и минеральные вещества?

Основу химической организации клетки составляют неорганические и органические вещества. К неорганическим соединениям относят воду и минеральные вещества, а к органическим — белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты, аденозинфосфорные кислоты и витамины.

Химические элементы клетки. Все клетки сходны по своему химическому составу. Они образованы теми же химическими элементами, что и различные

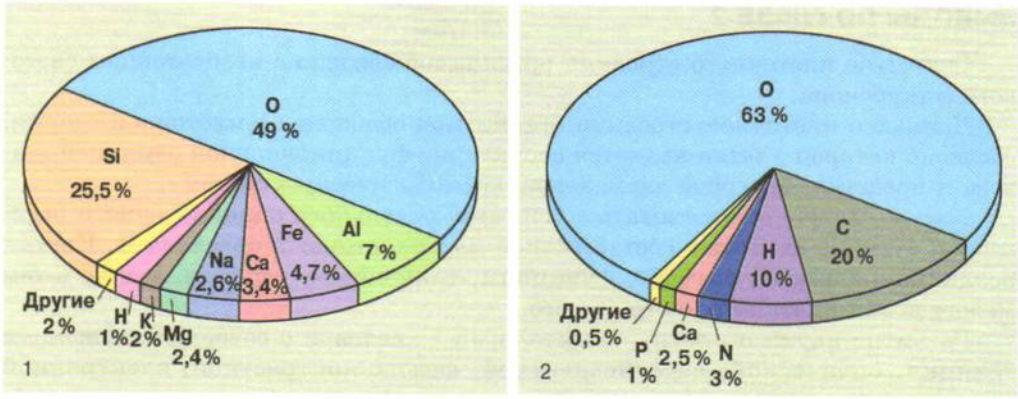


Рис. 24. Распространение химических элементов: *1* — в земной коре; *2* — в организмах

объекты неживой природы, но соотношение этих элементов неодинаковое. Сравним распространение элементов в земной коре и их содержание в живых телах — организмах (рис. 24).

Основу организмов составляют четыре элемента — кислород, углерод, водород и азот. Содержание в земной коре каждого из этих элементов, за исключением кислорода, весьма незначительно — менее 1 %. В организмах на долю этих элементов приходится более 95 %. Из всех известных химических элементов в организмах встречаются примерно 60, а наиболее распространены почти 20. Элементы, входящие в состав организмов, называют *элементами-биогенами* (рис. 25). Они сосредоточены в первых четырёх периодах Периодической систе-

Периоды	Группы							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	H							He
2	Li	Be	B	C	N	O	F	Ne
3	Na	Mg	Al	Si	P	S	Cl	Ar
4	K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe Co Ni
	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr
5	Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru Rh Pd
	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe
6	Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os Ir Pt
	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn
7	Fr	Ra	Ac	Rf	Db	Sg	Bh	Hs Mt

Рис. 25. Расположение элементов-биогенов в Периодической системе химических элементов Д. И. Менделеева

мы Д. И. Менделеева. Атомы элементов-биогенов имеют относительно малые радиусы и атомную массу, способны образовывать прочные ковалентные связи. Этими свойствами объясняется их биологическое значение.

По процентному содержанию в клетках элементы-биогены можно разделить на три группы. Первую группу составляют *макроэлементы*, на долю которых приходится основная масса клетки — почти 99 %. Вторая группа — это *микроэлементы*, количество которых в клетке колеблется от 0,1 до 0,001 %. В третью группу входят *ультрамикроэлементы*, количество которых в клетке весьма незначительно. Некоторые из них могут присутствовать иногда только в следовых количествах. Это золото, цезий, уран, бериллий, селен, ртуть и другие элементы (табл. 2).

Таблица 2

Содержание некоторых химических элементов в клетке (в % на сухую массу)

Макроэлементы (70—0,1 %)	Микроэлементы (0,1—0,001 %)	Ультрамикроэлементы (0,001—0,000001 %)
Кислород (O) — 70—62 Углерод (C) — 20—18 Водород (H) — 10—9 Азот (N) — 3,0— 0,3 Фосфор (P) — 0,98—0,07 Сера (S) — 0,16—0,05 Кальций (Ca) — 2,5—0,3 Калий (K) — 0,3—0,2 Натрий (Na) — 0,1—0,03	Магний (Mg) — 0,07—0,03 Железо (Fe) — 0,02—0,01 Хлор (Cl) — 0,08—0,01 Кремний (Si) — 0,1—0,0001 Алюминий (Al) — 0,02—0,0001 Марганец (Mn) — 0,001—0,0001	Цинк (Zn) — 0,0002 Медь (Cu) — 0,0001 Бром (Br) — 0,0001 Фтор (F) — 0,00001 Йод (I) — 0,000001
		(менее 0,000001 % и следовые количества)
		Селен (Se) Серебро (Ag) Золото (Au) Ртуть (Hg) Бериллий (Be)

Вода. Из неорганических веществ в клетке наибольшее значение имеет *вода*. Её содержание колеблется от 60 до 98 % в зависимости от типа клеток. Жизнь на нашей планете возникла в воде, что и обусловило её исключительное значение. Строение всех биосистем связано с уникальными свойствами воды: полярностью её молекул, их способностью к образованию водородных связей, большим поверхностным натяжением, аномально высокой теплоёмкостью, а также высокими температурами плавления и кипения.

Уникальные свойства воды связаны со строением её молекулы. Вода имеет угловую структуру, в вершине которой располагается атом кислорода, а на лучах — два атома водорода. За счёт высокой электроотрицательности атом кислорода смещает к себе электронную плотность связи O—H, при этом отрицательный заряд сосредоточивается на кислороде, а положительный — на атомах водорода. Молекула воды имеет вид *диполя* (рис. 26).

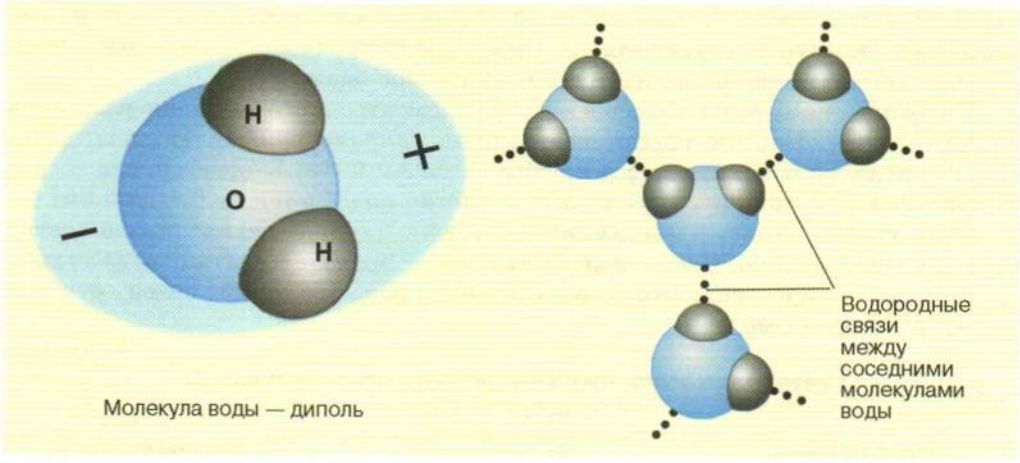


Рис. 26. Строение молекулы воды. Водородные связи

За счёт полярности молекулы и высокой электроотрицательности атома кислорода между молекулами воды возникают *водородные связи*. Они значительно слабее ковалентных связей, но достаточны для удержания молекул воды в связанном друг с другом состоянии в виде ассоциатов. Именно это свойство имеет столь важное значение для жизни. Наличием водородных связей объясняется тот факт, что при обычных условиях вода, имея маленькую молекулярную массу, является жидкостью, а не газом, как водородные соединения других неметаллов — азота, углерода, серы, хлора, фосфора.

За счёт полярности и водородных связей молекулы воды способны соединяться между собой и с другими веществами. В результате такого соединения

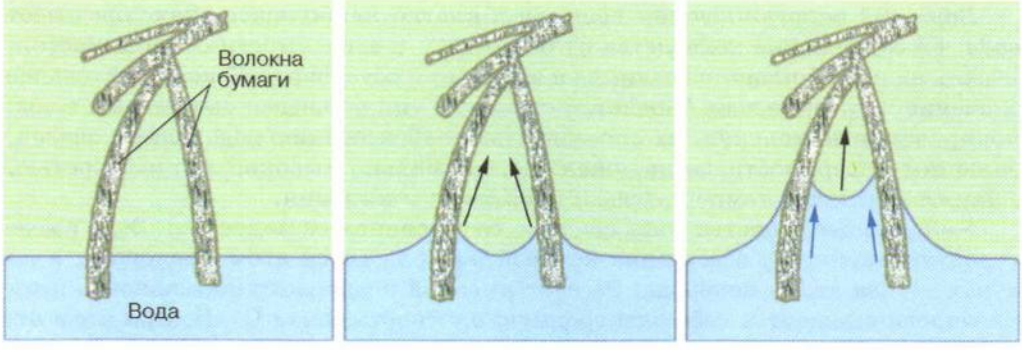


Рис. 27. Капиллярные свойства воды — поднятие по волокнам бумаги

на поверхности образуется «плёнка», что и объясняет высокое поверхностное натяжение воды и её капиллярные свойства (рис. 27).

Наличием водородных связей объясняется и тот факт, что вода в твёрдом состоянии (лёд) легче, чем в жидком, поэтому лёд плавает на поверхности воды. Большинство веществ при замерзании сжимаются, и их плотность увеличивается. Вода же наибольшую плотность имеет при температуре +4 °С. При охлаждении до 0 °С расстояние между молекулами воды за счёт водородных связей слегка увеличивается. В результате плотность льда уменьшается, и он оказывается легче воды. Этим объясняется тот факт, что при замерзании водоёмов лёд образуется сначала на поверхности. Следовательно, одно и то же количество воды занимает в твёрдом состоянии больший объём, чем в жидком. Именно поэтому, кристаллизуясь в замкнутых сосудах или живых клетках, вода может разорвать их стенки, разрушить клеточные органоиды.

Вода обладает высокой теплопроводностью. Благодаря этому свойству тепло быстро и равномерно распределяется по всему объёму воды, находящейся в клетках, что препятствует их перегреванию в отдельных точках. При испарении воды происходит охлаждение поверхности. Это связано с тем, что для испарения необходима дополнительная энергия, способная разрушить водородные связи. Участие в терморегуляции — важное для всех организмов свойство воды.

Вода — универсальный полярный растворитель. Вещества, имеющие полярное или ионное строение, хорошо растворимы в воде, и их называют *гидрофильными* (от греч. *hydor* — вода, *phileo* — люблю). Неполярные вещества, такие как бензин, парафин, жиры, масла, в воде нерастворимы, их называют *гидрофобными* (от греч. *hydor* — вода, *phobos* — страх).

В клетке различают воду свободную (90 %) и связанную (примерно 10 %). Связанная вода участвует в образовании макромолекул и клеточных органоидов, она никогда не теряется живой клеткой. Свободная вода является средой, а также участником многих химических реакций, протекающих в клетке. Водные растворы веществ составляют основу цитоплазмы. Вода определяет объём и тургор клетки и тканей. *Тургор* — это напряжённое состояние плазматической мембраны, создаваемое давлением внутриклеточной жидкости, которая на 70—90 % состоит из воды.

Минеральные вещества. *Минеральные вещества* в клетках присутствуют в виде ионов и твёрдых нерастворимых солей. Нерастворимые соли представлены в основном фосфатами и карбонатами, входящими в состав костей, зубов, раковин и т. п. Растворимые ионы придают внутренней среде клетки определённую кислотно-щелочную реакцию, активизируют синтез ферментов. Рассмотрим биологические функции важнейших ионов.

Ионы калия (K^+) и натрия (Na^+) создают трансмембранный потенциал клетки, обеспечивающий возбудимость её наружной мембраны и проведение нервного импульса. Они активизируют ферменты белкового синтеза и фотосинтеза, стимулируют рост растений, выработку гормонов.

Ионы кальция (Ca^{2+}) — компоненты клеточной оболочки растений, из них формируются кости и зубы животных, они влияют на реакцию свёртывания крови, сокращения скелетных мышц.

Ионы хлора (Cl^-) входят в состав соляной кислоты, которая является компонентом желудочного сока, активизирует деятельность пищеварительных ферментов и обеззараживает пищу.

Ионы магния (Mg^{2+}) — компонент молекулы хлорофилла, они содержатся в костях и зубах животных, принимают участие в синтезе ДНК, активизируют энергетический обмен в клетке.

Ионы иода (I^-) входят в состав гормона щитовидной железы — тироксина, влияющего на скорость обмена веществ в организме и потребление кислорода. При его недостатке или избытке развиваются гормональные заболевания, например микседема и базедова болезнь.

Ионы железа (Fe^{2+}) входят в состав гемоглобина, миоглобина (кислородсвязывающий белок скелетных и сердечной мышц), хрусталика и роговицы глаза, они являются активаторами ферментов, участвуют в синтезе хлорофилла. Очень важна роль железа, входящего в состав гемоглобина (обеспечивает транспорт кислорода к тканям и органам) и миоглобина (депонирует молекулярный кислород и передаёт его окислительным системам клетки).

С растворимыми ионами связано также поддержание постоянства внутренней среды клетки. Они служат компонентами так называемых *буферных систем*, которые избирательно связывают избыточные ионы H^+ и OH^- и позволяют поддерживать pH внутренней среды клетки на определённом уровне. В клетке действуют три буферные системы: фосфатная ($HPO_4^{2-}/H_2PO_4^-$), карбонатная (HCO_3^-/H_2CO_3) и белковая.

Фосфатная буферная система поддерживает pH клетки в пределах 6,9—7,4. При избытке ионов водорода они связываются с первой частью системы:

$$H^+ + HPO_4^{2-} \rightarrow H_2PO_4^-$$

При избытке гидроксид-ионов вступает в действие второй компонент системы:

$$OH^- + H_2PO_4^- \rightarrow HPO_4^{2-} + H_2O$$

Аналогично действует и карбонатная буферная система, которая участвует в поддержании уровня pH плазмы крови в пределах 7,4.

Другие химические элементы в клетке также выполняют важные биологические функции. Например, медь участвует в процессах кроветворения, фотосинтеза, катализирует внутриклеточные окислительные процессы. Марганец способствует повышению урожайности растений, активизирует процесс фотосинтеза. Бор воздействует на ростовые процессы растений. Фтор входит в состав эмали зубов, при его недостатке развивается кариес, при избытке — флюороз (размягчение костной ткани). Флюорозом страдают люди, связанные с производством фтора и фторсодержащих веществ. Ионы молибдена, хрома, кобальта,

цинка служат активаторами ряда ферментов, влияют на процессы кроветворения, обмена веществ. При нехватке этих элементов могут нарушаться процессы жизнедеятельности организмов.

Элементы-биогены: макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы; вода; диполь; водородная связь; свойства веществ: гидрофильность, гидрофобность; тургор; минеральные вещества; буферные системы.

Вопросы и задания

1. С чем связаны уникальные физико-химические свойства воды? Перечислите те из них, которые наиболее важны для организмов.
2. За счёт чего происходит подъём воды по волокнам бумаги? Какое значение для организмов имеют капиллярные свойства воды?
3. Почему зимой, когда вода замерзает, растения и холоднокровные животные не погибают при охлаждении температуры их тела ниже 0 °С?
4. Всем известно, что клопы-водомерки бегают по воде, как по твёрдой поверхности. Как вы объясните это явление? Благодаря какому свойству воды такое возможно?
5. Всё живое состоит в основном из углерода. Аналог же углерода — кремний, содержание которого в земной коре в 300 раз больше, чем углерода, — встречается в составе очень немногих организмов. Объясните этот факт с точки зрения строения атомов и свойств этих элементов.
6. Какие функции в организме выполняют ионы элементов, приведённых в табл. 2?
7. Перечертите в тетрадь и начните заполнять таблицу «Химический состав клетки». Внесите в неё сведения о воде и минеральных веществах.

Химический состав клетки

Названия веществ	Биологические функции

§7. Белки. Состав и строение белков

Рассмотрите приведённые в табл. 3 структурные формулы аминокислот. Какие химические элементы входят в состав этих аминокислот?

Четыре главных элемента-биогена — углерод, водород, кислород и азот — входят в состав основных органических компонентов клетки. Ведущая роль в образовании этих веществ принадлежит углероду.

В организмах образуются органические соединения с разной молекулярной массой. Низкомолекулярные органические вещества содержат до 30 атомов

углерода и имеют молекулярную массу от 100 до 1000. Они являются промежуточными соединениями или структурными звеньями — *мономерами* — макромолекул. Молекулярная масса последних может превышать несколько миллионов. Такие высокомолекулярные соединения чаще всего представляют собой *полимеры*, состоящие из повторяющихся структурных звеньев — мономеров. Если мономеры одинаковые, то такие полимеры называют периодическими или регулярными. Если мономеры разные, то такие полимеры называют непериодическими или нерегулярными.

Состав белков. *Белки*, или *протеины*, — это непериодические полимеры с большой молекулярной массой, мономерами которых являются *аминокислоты*. Количество аминокислот в одной молекуле может колебаться от 3—5 (у низкомолекулярных *пептидов*) до нескольких тысяч. Кроме аминокислот в состав белков могут входить небелковые компоненты, содержащие комплексы металлов и органических веществ.

Существует огромное количество аминокислот, однако в организмах встречаются около 170 видов, а в состав белков входят только 20 видов. Их формулы представлены в таблице 3. Не всегда в белке можно обнаружить все 20 аминокислот. Белки каждого организма строго специфичны и имеют различное количество аминокислот и порядок их чередования, поэтому белки относят к непериодическим полимерам.

Представим, что у нас только три аминокислоты — А, В, С. Сколько вариантов пептидов мы можем построить? Достаточно много, более 20. Например, А—А—А, А—А—В, А—В—С, А—С—В, В—В—С, В—В—В, В—С—А, В—А—А, С—С—С и т. д. Теперь представим, что имеется не три, а двадцать аминокислот, а количество их в одной молекуле белка более 100 или 1000. Можно вообразить, какое разнообразие вариантов получится в этом случае.

Молекулярная масса белков колеблется от нескольких десятков до нескольких миллионов в зависимости от числа аминокислотных звеньев и количества пептидных цепей, входящих в состав молекулы белка. Например, молекула белка рибонуклеазы состоит из 124 аминокислот и имеет молекулярную массу 12 640. Молекула гемоглобина состоит из 4 цепей с общим количеством аминокислот 574 и молекулярной массой 64 500. Наиболее высокомолекулярными являются белки вирусов. Белок вируса табачной мозаики (ВТМ) состоит из 2130 цепей и имеет молекулярную массу примерно 40 000 000.

Строение и свойства аминокислот. *Аминокислоты* — это органические вещества, содержащие в молекуле карбоксильную группу (—COOH) и аминогруппу ($—NH_2$), связанные с одним и тем же атомом углерода (рис. 28).

Аминокислоты имеют двойственную природу. Наличие карбоксильной группы определяет их кислотные свойства, а аминогруппы — основные. Большинство аминокислот — амфотерные вещества. Амфотерность является важным в биологическом отношении свойством. В клетках аминокислоты способны действовать как буферные системы — препятствовать изменению

pH среды, присоединяя или отщепляя ионы водорода.

Аминокислоты отличаются друг от друга строением радикалов. Последние могут содержать дополнительную карбоксильную группу или аминогруппу, а также атомы серы, способные образовывать между собой дисульфидные связи, включать гидрофильные или гидрофобные группировки атомов. Особенности радикалов аминокислот, их расположение в молекуле влияют на структуру, физические и химические свойства белков, определяют их биологические функции.

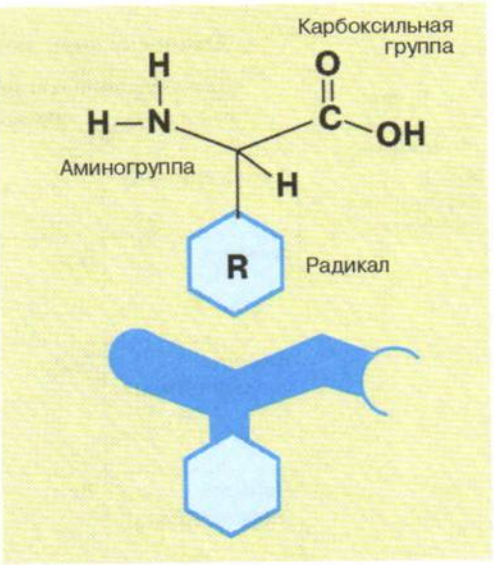


Рис. 28. Строение аминокислоты. Общая формула и схема

Гидрофобные радикалы аминокислот (глицина, аланина, валина, изолейцина, лейцина, фенилаланина, тирозина и метионина) играют важную роль в формировании белковой молекулы и определяют её устойчивость, слипаясь, подобно каплям жира, друг с другом и образуя структуры с наименьшей поверхностью. Эти радикалы всегда направлены внутрь белковой глобулы.

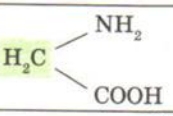
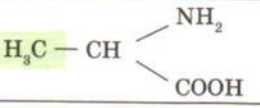
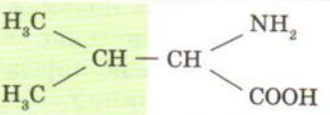
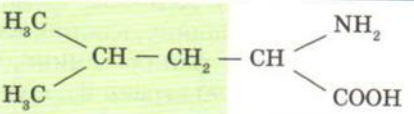
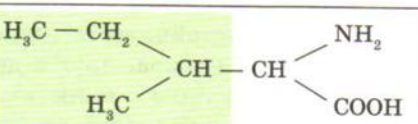
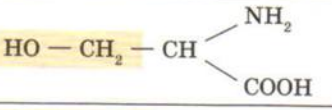
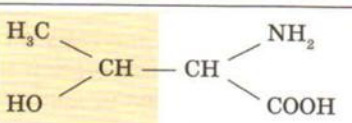
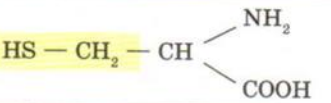
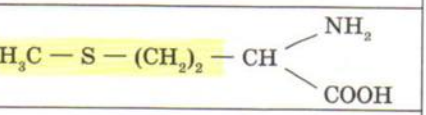
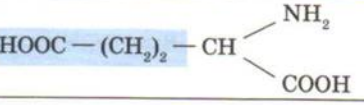
Гидрофильные радикалы, содержащие группы —COOH, —OH, —NH_2, располагаются обычно снаружи молекулы, так как внутренняя среда клетки представляет собой водный раствор. Они оказывают влияние на растворимость белков. Например, в белке шёлка (фиброине) 70 % аминокислот содержат гидрофобные радикалы, поэтому он нерастворим в воде. В яичном белке альбумине, наоборот, высокое содержание аминокислот с гидрофильными радикалами. Поэтому данный белок достаточно хорошо растворяется в воде.

У некоторых аминокислот имеется ещё одна дополнительная карбоксильная группа (аспарагиновая и глутаминовая кислоты) или аминогруппа (лизин, аргинин, гистидин). Такие аминокислоты будут проявлять соответственно кислотные или основные свойства.

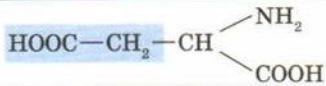
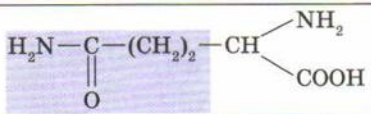
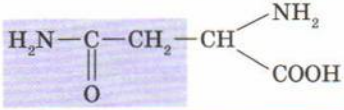
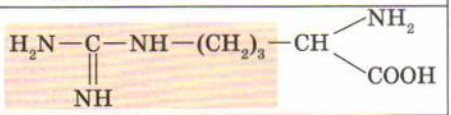
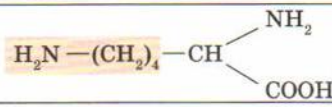
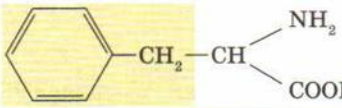
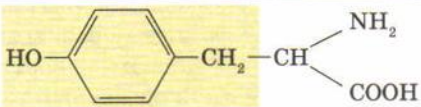
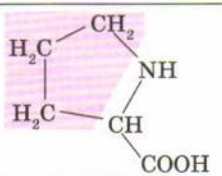
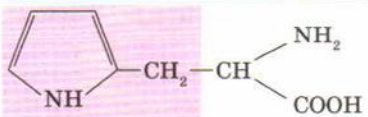
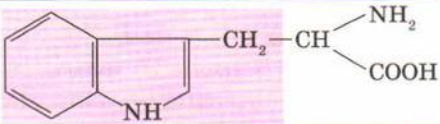
Известно, что некоторые аминокислоты не могут синтезироваться в организме животных и человека. Но они необходимы для построения белков и должны поступать в организм в готовом виде с пищей. Такие аминокислоты называют незаменимыми. В растениях синтезируются все аминокислоты, но растительные белки чаще всего не содержат одновременно все незаменимые кислоты. Белки, в которых отсутствует хотя бы одна незаменимая аминокислота, называют неполноценными.

Таблица 3

Аминокислоты, входящие в состав белков

Группа	Название аминокислот		Структурная формула
	полное	сокращённое	
Моноаминомонокарбоновые кислоты	Глицин (незаменимая)	Гли	
	Аланин	Ала	
	Валин (незаменимая)	Вал	
	Лейцин (незаменимая)	Лей	
	Изолейцин (незаменимая)	Иле	
Гидроксимоноаминокарбоновые кислоты	Серин	Сер	
	Треонин (незаменимая)	Тре	
Серосодержащие моноаминомонокарбоновые кислоты	Цистеин	Цис	
	Метионин (незаменимая)	Мет	
Моноаминодикарбоновые кислоты	Глутаминовая кислота	Глу	

Окончание табл. 3

Группа	Название аминокислот		Структурная формула
	полное	сокращённое	
	Аспарагиновая кислота	Асп	
Моноамиды моноаминодикарбоновых кислот	Глутамин	Глн	
	Аспарагин	Асн	
Диаминомонокарбоновые кислоты	Аргинин	Арг	
	Лизин (незаменимая)	Лиз	
Ароматические аминокислоты	Фенилаланин (незаменимая)	Фен	
	Тирозин	Тир	
Гетероциклические аминокислоты	Пролин	Про	
	Гистидин	Гис	
	Триптофан (незаменимая)	Три	

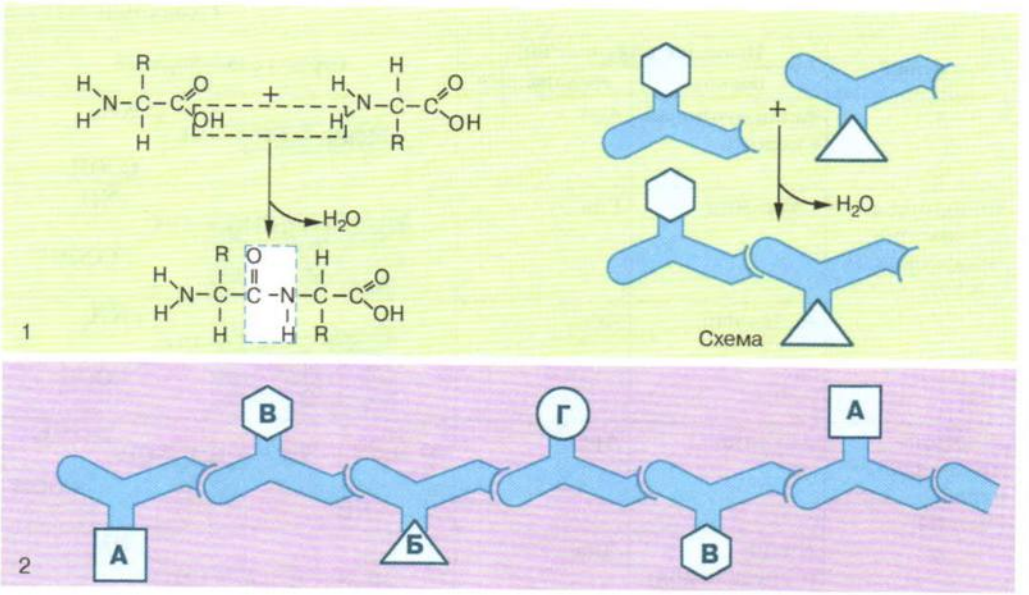


Рис. 29. Механизм образования пептидной связи (*1*). Схема первичной структуры белка (*2*)

Карбоксильная группа и аминогруппа обладают одной важной особенностью. Они способны взаимодействовать друг с другом с отщеплением молекулы воды. В результате этого между разными молекулами аминокислот возникают связи, соединяющие их как бы «хвост к голове». Связь, образованная между карбоксильной группой одной аминокислоты и аминогруппой другой, называется *пептидной связью* (рис. 29, *1*).

Аминокислоты, соединённые друг с другом пептидной связью, образуют длинные полимеры — белки, которые иначе называются *полипептидами*.

Структуры белка. Белки имеют несколько структурных уровней организации, которые обеспечивают их существование и определяют функции.

Первичная структура белка — это число и последовательность аминокислот в полипептидной цепи, связанных пептидной связью (рис. 29, *2*). Эта последовательность определяется наследственной программой, поэтому белки каждого организма строго специфичны.

Впервые аминокислотная последовательность была расшифрована для белка инсулина — гормона, который регулирует содержание сахара в организме. Исследования проводились в Кембриджском университете Фредериком Сэнгером и заняли 10 лет, с 1944 по 1954 г. За это открытие учёный был удостоен Нобелевской премии. Молекула инсулина содержит 51 аминокислоту

и имеет молекулярную массу 5733. Она состоит из двух полипептидных цепей, соединённых дисульфидными мостиками (рис. 30).

В настоящее время созданы специальные приборы и разработаны методики, позволяющие достаточно быстро определить первичную структуру белков. Это позволило расшифровать первичную структуру уже нескольких тысяч белков.

Вторичная структура белка — это определённая компоновка полипептидной цепи за счёт водородных связей, возникающих между CO- и NH-группами. Существуют два типа вторичной структуры: α-спираль и β-структура (рис. 31).

α-спираль — полипептидная цепь, закрученная спирально и удерживаемая водородными связями, возникающими между группами —CO— и —NH— в витках спирали. С помощью рентгеноструктурного анализа удалось установить, что в одном витке располагается 3,6 остатка аминокислот. Высота одного витка составляет 0,54 нм. Водородные связи могут замыкаться практически между всеми CO- и NH-группами в цепи, поэтому вторичная структура достаточно устойчива. Структуру в виде α-спирали имеют многие белки, в частности белок кератин, входящий в состав волос, шерсти, кожи позвоночных животных. В белках спиральные участки могут чередоваться с неспиральными участками.

Другой разновидностью вторичной структуры является β-*структура*. Это слоистая, складчатая структура, образованная параллельно расположенными соседними участками полипептидных цепей. Слои в этой структуре также связаны друг с другом водородными связями. β-структура встречается в глобулярных белках, где чередуется с α-спиральными участками.

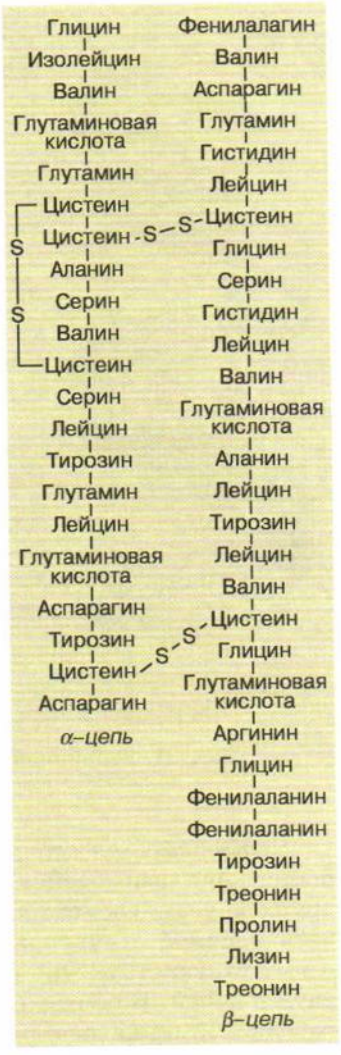


Рис. 30. Первичная структура инсулина

Третичная структура — это пространственная конфигурация белка в виде компактных глобул. Она поддерживается за счёт взаимодействий между радикалами аминокислот: ковалентных дисульфидных мостиков, ионных, водородных связей, гидрофобных взаимодействий (рис. 32, I). Благодаря третичной структуре белки приобретают определённую форму. Для её выявления используется метод рентгеноструктурного анализа.

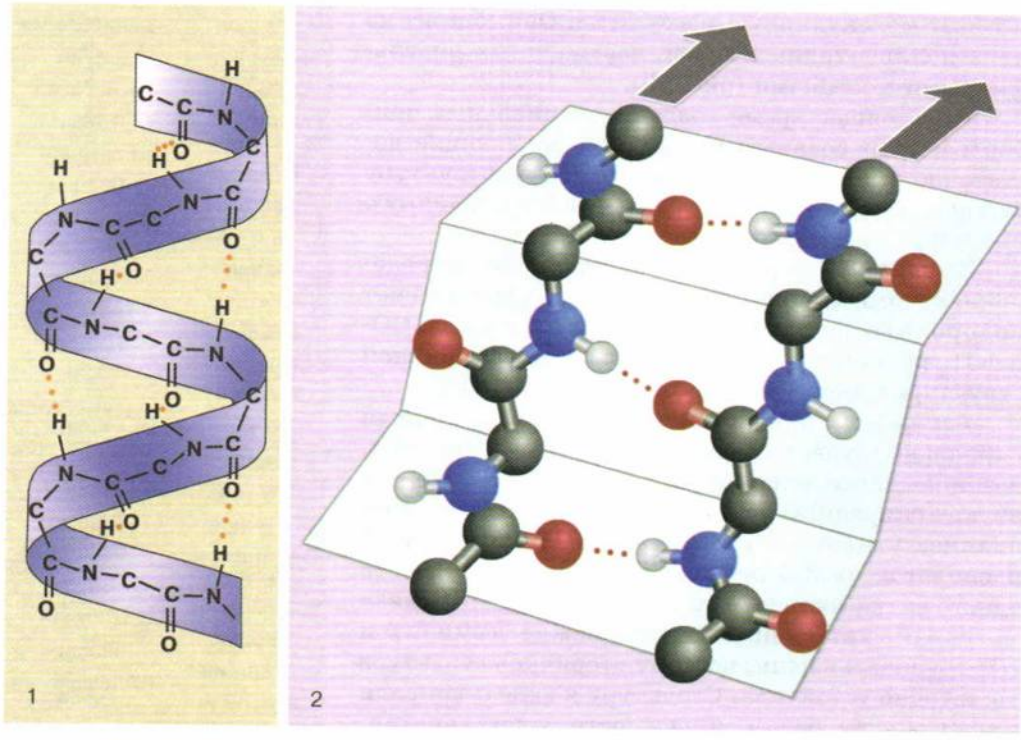


Рис. 31. Вторичная структура белка: *1* — α-спираль; *2* — β-структура

Четвертичная структура — это надмолекулярная структура, образующаяся при взаимодействии нескольких полипептидных цепей (субъединиц) друг с другом. Она свойственна не всем белкам. Например, инсулин не имеет четвертичной структуры, а белок гемоглобин, состоящий из 4 субъединиц, имеет такую структуру (рис. 32, II). Его молекула состоит из двух α-цепей и двух β-цепей. В центре белковой молекулы находится органическое вещество небелковой природы — гем, содержащий ион железа.

Особенность всех структур и форма белковой молекулы определяются её первичной структурой.

Мономер; полимер; белок (протеин); пептид; аминокислота; пептидная связь; полипептид; структуры белка: первичная, вторичная (α-спираль, β-структура), третичная, четвертичная.

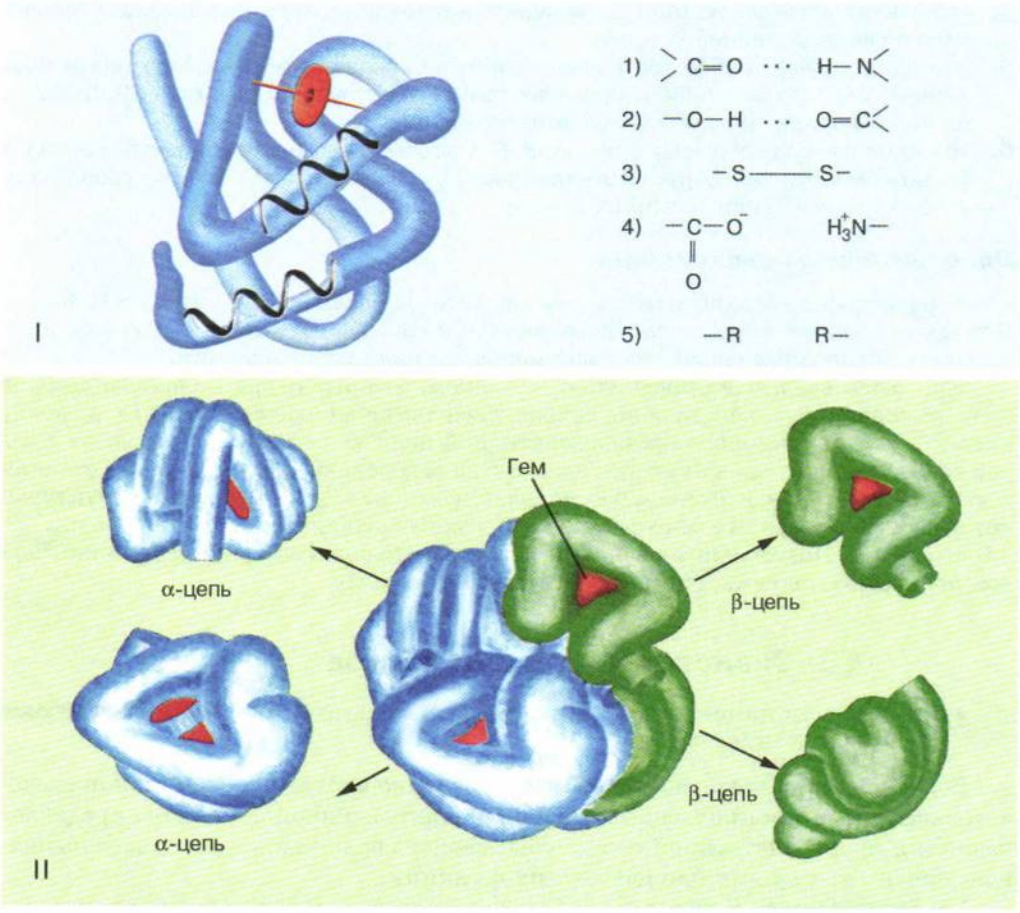


Рис. 32. Уровни организации белковой молекулы: I — третичная структура и поддерживающие её связи; II — четвертичная структура

Вопросы и задания

1. В чём сходство и отличия в строении аминокислот? Чем определяется уникальность свойств каждой аминокислоты?
2. За счёт взаимодействия каких групп аминокислот происходит образование пептидных связей? Нарисуйте схему пептидной связи.
3. Какие связи стабилизируют вторичную структуру белковой молекулы? Почему вторичная структура пептидов достаточно прочная, хотя поддерживающие её связи значительно слабее ковалентных?

4. Используя формулы из табл. 3, напишите в тетради структурную формулу трипептида аланил-цистеинил-глицина.
5. Что представляет собой третичная структура белковой молекулы? Назовите типы химических связей, стабилизирующих третичную структуру (см. рис. 32, I). Какие из них наиболее прочные? Объясните почему.
6. Имеются три вида аминокислот — A, B, C. Составьте несколько вариантов пептидов из пяти аминокислот. Будут ли эти пентапептиды обладать одинаковыми свойствами и структурами? Ответ поясните.

Дополнительная информация

Конфигурацию белковой молекулы впервые определили Л. Полинг и Р. Кори. Исходя из данных аминокислотного состава и способности CO- и NH-групп образовывать водородные связи, учёные высказали ряд предположений.

Так, было высказано предположение о том, что структура молекулы должна быть компактной, в ней должны сохраняться такие же расстояния, как и между аминокислотами, компоновка полипептидной цепи должна быть такова, чтобы в ней образовывалось максимальное количество водородных связей. Зная расстояния и углы связей, учёные с помощью моделей построили две возможные структуры, которые удовлетворяли этим требованиям. Такими структурами явились α-спираль и β-структура. Позже данные рентгеноструктурного анализа кристаллических белков полностью подтвердили выдвинутую ими гипотезу.

§8. Свойства и функции белков

Рассмотрите рис. 33. Какие структуры белковой молекулы разрушаются при денатурации?

Бесконечное разнообразие белков обусловлено числом и различной последовательностью аминокислотных остатков в полипептидной цепи. Это определяет различия пространственной структуры, свойств белков и обеспечивает выполнение ими важнейших биологических функций.

Свойства белков. Благодаря особенностям своего строения белки проявляют удивительное разнообразие физических и химических свойств. В зависимости от аминокислотного состава в водном растворе они могут иметь нейтральную, кислую или щелочную реакцию. Имея по-разному заряженные группировки в молекулах, белки способны перемещаться в электрическом поле. По отношению к воде существуют совершенно нерастворимые белки, но есть и хорошо растворимые в воде белки.

Встречаются белки как высокоустойчивые к действию различных факторов, так и очень неустойчивые, или легко разрушающиеся. Изменение структуры и потеря белком его природных свойств и структуры под воздействием каких-либо факторов называется *денатурацией* (рис. 33). Степень денатурации зависит от интенсивности воздействующего фактора и может быть обратимой и необратимой. Необратимая денатурация происходит под воздействием различных

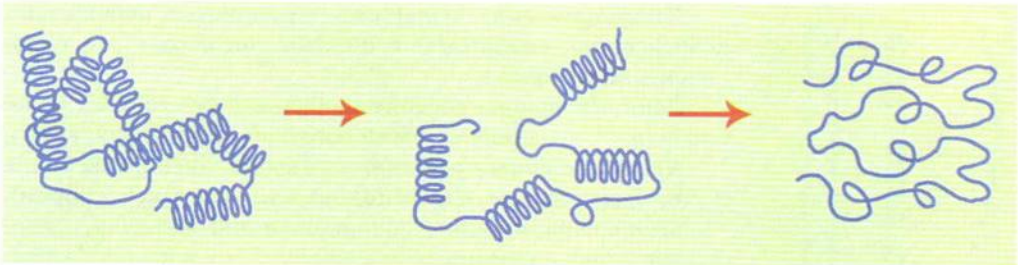


Рис. 33. Денатурация белка

химических веществ (концентрированных растворов кислот, щелочей, солей тяжёлых металлов), высоких температур, радиоактивного излучения. При этом разрушаются все структуры белка, изменяются электрические заряды его молекул, что приводит к их слипанию и сворачиванию. При температуре выше 40—50 °С многие белки сворачиваются, т. е. денатурируют необратимо. Соли лёгких металлов и разбавленные растворы кислот и щелочей вызывают обратимую денатурацию, и при снятии фактора воздействия белок восстанавливает свои свойства и функции.

Процесс, обратный денатурации, называют *ренатурацией*. Восстановление белка можно наблюдать только в том случае, если изменения не затронули его первичную структуру. Это ещё раз доказывает, что первичная структура белка определяет все остальные уровни организации белковой молекулы.

Обнаружить белки в клетках и тканях можно с помощью цветных качественных реакций. Определить наличие любых белков в растворах, клетках, тканях можно с помощью биуретовой реакции (это реакция на пептидную связь): при действии на раствор белка в щелочной среде сульфата меди появляется фиолетовое окрашивание.

Ксантопротеиновая реакция — это качественная реакция на ароматические радикалы, содержащиеся в аминокислотах, благодаря которым при добавлении к белку концентрированной азотной кислоты появляется жёлтое окрашивание. Эту реакцию дают не все белки — в частности, желатин не содержит ароматических аминокислот, поэтому ксантопротеиновая реакция в данном случае будет отрицательной.

Классификация белков. Белки, состоящие только из полипептидных цепей, называют *протеинами* или *простыми белками*. Это нейтральные белки альбумины (яичный, сывороточный), глобулины (антитела и фибриноген крови), основные белки гистоны, содержащиеся в ядрах клеток, фибриллярные белки (кератин, коллаген волос и сухожилий).

Сложные белки, кроме полипептидных цепей, содержат ещё и небелковый компонент, природа которого отражается в их названии. Такие белки подразделяют на группы в зависимости от состава небелковой части.

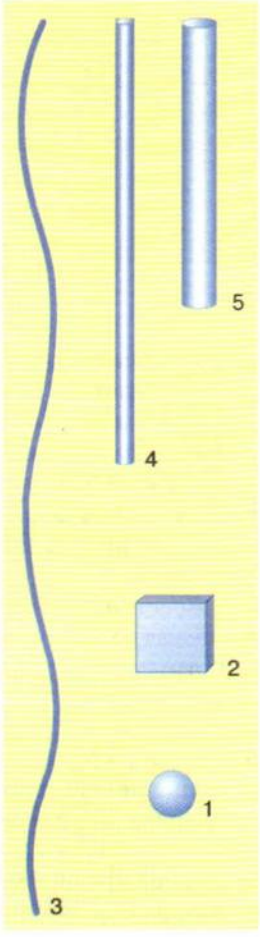


Рис. 34. Формы белковых молекул: *1*, *2* — глобулярные; *3*—*5* — фибриллярные белки

Хромопротеины содержат окрашенные небелковые компоненты, связанные с ионами металлов. Это гемоглобин, хлорофилл.

Гликопротеины состоят из белка и различных углеводов (муцин слюны, муреин оболочек клеток бактерий).

Липопротеины представляют собой комплексы белка и липидных молекул (компоненты клеточных мембран).

Металлопротеины содержат ионы металла, непосредственно связанного с белком. Это многие белки-ферменты, содержащие ионы марганца, цинка.

Фосфопротеины имеют в своём составе фосфорную кислоту (казеин молока).

Нуклеопротеины связаны с нуклеиновыми кислотами, они образуют хромосомы клеток и являются компонентами наследственного аппарата вирусов.

По форме молекулы все белки можно разделить на глобулярные и фибриллярные (рис. 34). *Глобулярные* белки имеют вид компактных телец, растворимы в воде. Они выполняют разнообразные функции (например, ферменты, антитела). *Фибриллярные* белки представляют собой длинные тяжи, нити, волокна. Они нерастворимы в воде, обладают большой механической прочностью, выполняют в клетке и организме структурную и сократительную функции.

Функции белков. Белки разнообразны не только по составу и строению, но и по выполняемым функциям. Самой важной из них является *ферментативная. Ферменты* — это биокатализаторы, которые ускоряют все химические реакции, протекающие в клетке и организме.

Строительные белки образуют мембраны клеток, тело рибосом и входят в состав микротрубочек, которые придают клетке форму. Нет ни одного органоида клетки, который не содержал бы белка.

Двигательная функция связана с сократительными белками, которые входят в состав мышечных волокон (например, актин и миозин), микротрубочек, ресничек, жгутиков и обеспечивают движение организма и клеток.

Транспортные белки связывают и переносят вещества внутри клетки и организма. Например, гемоглобин эритроцитов переносит кислород, сывороточный альбумин крови — липиды.

Регуляторные белки влияют на обмен веществ в клетке и организме. Например, гормон инсулин регулирует углеводный обмен в организме, обес-

печивая превращение глюкозы в гликоген. Белки-репрессоры регулируют процесс считывания генов в ядре.

Рецепторные белки, например родопсин, входящий в состав светочувствительных клеток сетчатки глаза, обеспечивает появление нервного импульса в ответ на действие фотонов света.

Защитные белки, например интерферон и иммуноглобулины, образуют антитела, защищающие организм от чужеродных белков, бактерий и вирусов.

Белки-токсины, например нейротоксин, блокируют передачу нервных импульсов. Этот белок является действующим веществом змеиного яда.

Белки выполняют и *энергетическую* функцию, хотя она и не является столь важной, как у углеводов и липидов. При окислении 1 г белка образуется 17,6 кДж энергии — столько же, сколько и при расщеплении углеводов. Однако белки в качестве энергетического резерва используются в последнюю очередь.

Некоторые белки выполняют *запасающую* функцию, например желточные белки куриного яйца, казеин молока, клейковина зерновок злаков.

Среди органических веществ белки занимают одно из первых мест как по значимости, так и по количественному содержанию в клетке. Например, клетки животных наполовину состоят из белков, а количество видов белков в одном организме может превышать 1 млн.

Простые белки (протеины), сложные белки (хромопротеины, гликопротеины, липопротеины, металлопротеины, фосфопротеины, нуклеопротеины); глобулярные и фибриллярные; денатурация, ренатурация; функции белков: ферментативная, строительная, двигательная, транспортная, регуляторная, рецепторная, защитная, энергетическая, запасающая; белки-токсины.

Вопросы и задания

1. Что такое денатурация белка? В какой последовательности при денатурации идёт разрушение структур белка? Что такое ренатурация?
2. Ионы тяжёлых металлов (ртути, мышьяка, свинца) легко вступают в реакцию с серой, образуя сульфиды. Объясните, что произойдёт с белком при взаимодействии с этими металлами. По каким связям идёт взаимодействие?
3. Почему соли тяжёлых металлов являются ядами для организма?
4. Определите функции следующих белков: коллагена сухожилия, яичного альбумина, инсулина поджелудочной железы, кератина волос, тромбина крови, фиброина паутины, пепсина желудочного сока, гемоглобина, миоглобина.
5. При окислении 1 г белков выделяется столько же энергии, сколько при окислении 1 г углеводов. Почему организм использует белки как источник энергии только в крайних случаях? Ответ поясните.
6. Какие виды денатурации белка вам известны? Какие факторы вызывают денатурацию? Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Денатурация белка

Факторы денатурации	Вид денатурации (обратимая, необратимая)	Степень разрушения структур белка
Нагревание до 40 °С		
Нагревание выше 40 °С		
Рентгеновское излучение		
Концентрированные растворы кислот и щелочей		
Растворы солей лёгких металлов: Na, K, Ca, Mg		
Растворы солей тяжёлых металлов: Cu, Hg, Pb, Sn		
Органические растворители и детергенты		

7. Внесите в таблицу «Химический состав клетки» (см. с. 41) сведения о белках.

§9. Углеводы

Рассмотрите рис. 35. В чём сходство и отличия в строении молекул моносахаридов, дисахаридов и полисахаридов?

Углеводы — это сахаристые или сахароподобные вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$. В животных клетках содержится от 1 до 3 % углеводов (в клетках печени — до 5 %). Клетки большинства растений на 90 % состоят из углеводов, которые являются их основным строительным материалом и запасным питательным веществом.

Строение и свойства углеводов. *Моносахариды*, или простые сахара, состоят из шести (гексозы) или пяти (пентозы) атомов углерода. Водород и кислород входят в их состав в виде нескольких спиртовых (гидроксильных) групп и одной альдегидной или кетонной (карбонильной) группы. В водных растворах моносахариды могут существовать в развёрнутой и циклической форме, но в состав полимеров входят только в циклическом виде. Наиболее распространена *глюкоза* и её изомер фруктоза с общей формулой $C_6H_{12}O_6$. Глюкоза при образовании цикла может приобретать две конфигурации — α или β (рис. 35, *1*).

Рибоза ($C_5H_{10}O_5$) и *дезоксирибоза* ($C_5H_{11}O_4$) (восстановленная рибоза) входят в состав нуклеиновых кислот, которые связаны с хранением и передачей наследственной информации в клетке.

Кроме этих простых сахаров в клетке встречаются несколько изомеров глюкозы, которые хотя и сходны по химическим свойствам, но отличаются биологическими функциями.

Дисахариды образованы двумя остатками простых сахаров и имеют общую формулу $C_{12}H_{22}O_{11}$. Наиболее распространены сахароза (свекловичный сахар), состоящая из глюкозы и фруктозы (рис. 35, *2*), мальтоза (солодовый сахар),

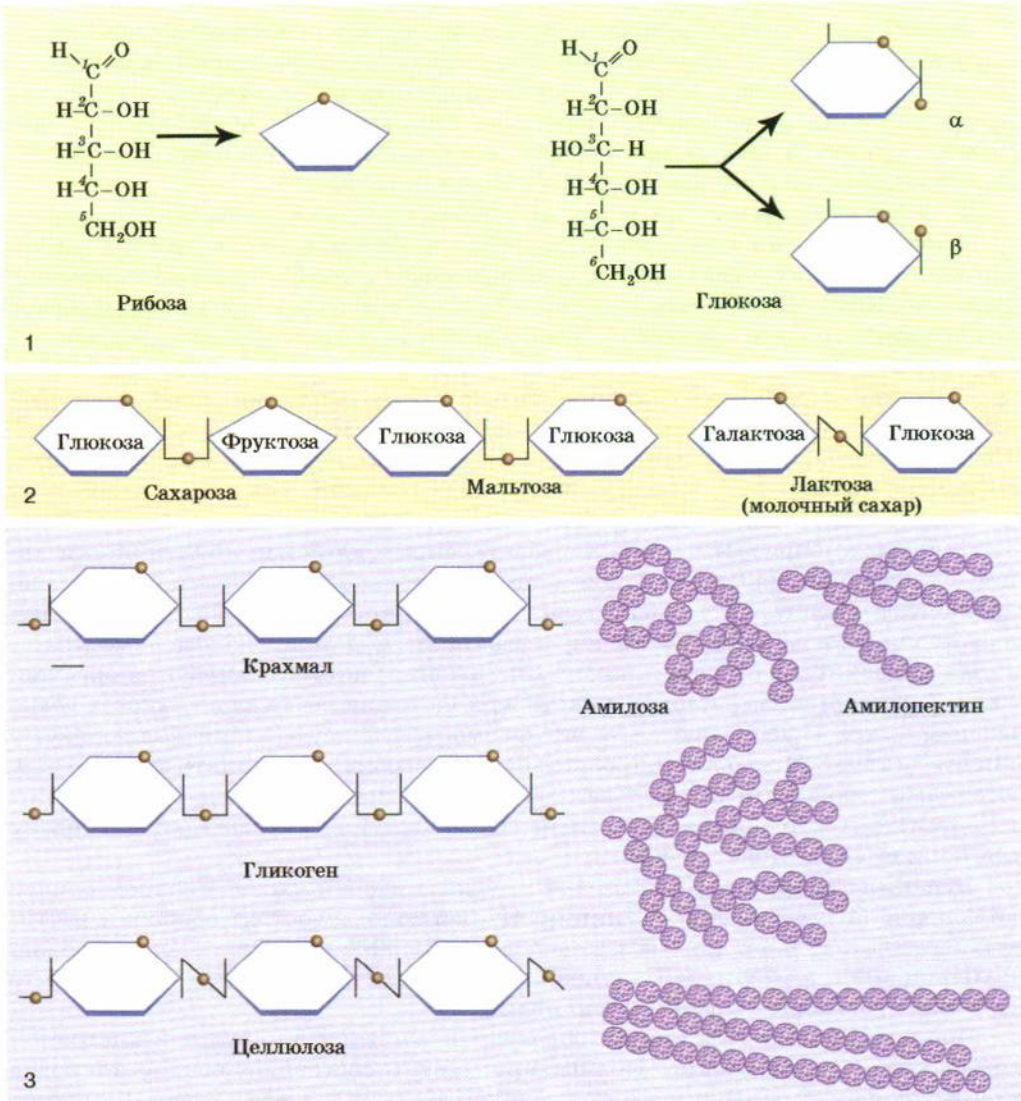


Рис. 35. Схемы строения углеводов: *1* — моносахариды; *2* — дисахариды; *3* — полисахариды

состоящая из двух остатков глюкозы, лактоза (молочный сахар), состоящая из остатка глюкозы и её изомера галактозы.

Моносахариды и дисахариды — это бесцветные кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде, сладкие на вкус.

Полисахариды (высокомолекулярные вещества) — периодические полимеры, мономерами которых являются повторяющиеся остатки моносахаридов, чаще всего молекул глюкозы. Это *крахмал, гликоген, целлюлоза.* В отличие от простых сахаров сладкого вкуса они не имеют и при гидролизе под действием ферментов либо в присутствии кислот образуют глюкозу или другие моносахариды, из которых были построены (рис. 35, *3*).

В состав крахмала и гликогена входит α-глюкоза, в состав целлюлозы — β-глюкоза. Разница в их строении приводит к образованию иного типа связей в полимерных молекулах, что определяет разные свойства и биологические функции. Крахмал — белое порошкообразное вещество, плохо растворимое в холодной воде, а в горячей набухает и образует гель. Крахмал имеет две структуры: амилозу — длинные неразветвлённые цепи и амилопектин — цепи с разветвлением. Строение гликогена сходно со строением амилопектина — разветвлённой структуры крахмала, но степень его ветвления значительно больше. В воде гликоген, так же как и крахмал, мало растворим. Эти полисахариды можно обнаружить с помощью качественных реакций: йод с крахмалом даёт синее окрашивание, а с гликогеном — красно-бурое.

Целлюлоза образует только неразветвлённые длинные цепи, причём количество звеньев глюкозы в такой цепи значительно больше, чем в крахмале. Целлюлоза представляет собой прочное волокнистое вещество, практически нерастворимое в воде. В качественную реакцию с йодом целлюлоза не вступает.

Из-за разницы в строении полисахариды по-разному усваиваются организмами. Так, в организме многих животных и человека крахмал и гликоген легко расщепляются и усваиваются, а вот фермент, расщепляющий целлюлозу, у них отсутствует. И только микроорганизмы способны расщеплять связи между остатками глюкозы в целлюлозе. Однако волокна целлюлозы способствуют перистальтике кишечника, поэтому необходимы многим животным и человеку для нормального пищеварения.

Функции углеводов. В организме углеводы выполняют в основном *строительную* и *энергетическую* функции. Из целлюлозы состоят оболочки растительных клеток. В целлюлозе заключено около 50% от массы всех углеводов, находящихся в растениях. По общей массе целлюлоза занимает первое место на Земле среди органических соединений.

Моносахариды и дисахариды образуют комплексы с наружной клеточной мембраной — гликокаликс. Полисахарид хитин составляет основу покровов членистоногих и оболочки клеток грибов. Крахмал и гликоген выполняют *запасающую* функцию. Крахмал образуется и запасается в клетках растений, а гликоген — в клетках животных, в частности в печени.

При окислении 1 г углеводов образуется 17,6 кДж, что в два раза меньше, чем при окислении жиров. Но углеводы значительно быстрее расщепляются и усваиваются организмом. Если пожевать в течение одной минуты кусочек белого хлеба, то можно почувствовать сладкий вкус. Это крахмал расщепляется под действием фермента слюны амилазы до дисахарида мальтозы. Кроме того, глюкоза легче усваивается клетками. Например, клетки нервной ткани используют глюкозу как основной источник энергии.

Углеводы: моносахариды, дисахариды, полисахариды; глюкоза; рибоза; дезоксирибоза; крахмал; гликоген; целлюлоза; функции углеводов: строительная, энергетическая, запасающая.

Вопросы и задания

1. По структурным формулам углеводов (см. рис. 35) установите, гидрофильными или гидрофобными свойствами обладают эти вещества. Какова их растворимость в воде? Объясните почему.
2. Из каких остатков глюкозы построены различные полисахариды? Сравните их строение и укажите черты сходства и отличия.
3. Как сказываются различия в строении полисахаридов на их свойствах и биологических функциях? Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. Объясните, почему желудочно-кишечный тракт большинства животных и человека не приспособлен к перевариванию целлюлозы.
5. За счёт чего происходит расщепление клетчатки в организме травоядных животных? Какое это имеет для них значение?
6. Хитин — структурный полисахарид, составляющий основу клеточных стенок грибов, покровов членистоногих. Как вы думаете, с каким из известных вам растительных полисахаридов он должен иметь сходное строение? В чём должно проявляться это сходство? Ответ проиллюстрируйте примерами.
7. Внесите в таблицу «Химический состав клетки» (см. с. 41) сведения об углеводах.

Дополнительная информация

Для расщепления лактозы необходим специальный фермент лактаза. Он вырабатывается у детёнышей млекопитающих в период вскармливания их молоком. С возрастом выработка фермента уменьшается, а затем и вовсе прекращается. Поэтому у взрослых особей молоко не может полноценно усваиваться и вызывает расстройство пищеварения. У человека тоже имеется данная особенность. Но у некоторых народов, исторически связанных со скотоводством, выработка фермента лактазы сохраняется на протяжении всей жизни, и они хорошо усваивают молоко. Это народы Центральной и Южной Европы и Азии. В их питании присутствует молоко и продукты его переработки. У северных народов способность усваивать молоко отсутствует. Например, у якутов его употребление вызывает неприятные ощущения в кишечнике и расстройство пищеварения.

§ 10. Липиды

Рассмотрите рис. 36. В чём сходство и отличие в строении молекул стеариновой кислоты, фосфолипида и жира?

Липиды (от греч. *lipos* — жир) — высокомолекулярные органические вещества, основу которых составляют высшие жирные кислоты (ВЖК) или высокомолекулярные спирты. Они все нерастворимы в воде из-за своей неполярности, но хорошо растворимы в органических растворителях — бензине, ацетоне, эфире. В зависимости от типа клеток содержание липидов в них колеблется от 5 до 90% (в клетках жировой ткани).

Строение липидов. По составу и строению липиды весьма разнообразны. В их состав могут входить высшие жирные кислоты, глицерин, высшие одноатомные спирты, высокомолекулярные циклические спирты, а также нелипидные компоненты — фосфорная кислота, аминокислоты, белки, углеводы.

Чтобы понять физико-химические свойства и биологические функции липидов, рассмотрим строение наиболее распространённых из них — триглицеридов и фосфолипидов (рис. 36, *2*, *3*).

Триглицериды представляют собой сложные эфиры глицерина и трёх остатков высших жирных кислот. Отсюда и их название. Их подразделяют на твёрдые жиры и жидкие масла в зависимости от строения карбоновой кислоты. В твёрдых жирах содержатся в основном предельные, насыщенные кислоты, например стеариновая и пальмитиновая. В жидких маслах — непредельные, ненасыщенные кислоты, например олеиновая. В её молекуле имеется одна двойная связь, которая определяет её свойства, значительно понижая температуру плавления. Сравните: у стеариновой кислоты $T_{пл} = 69{,}6$ °С, а у олеиновой $T_{пл} = 13{,}4$ °С. Растительные масла чаще всего жидкие из-за высокого содержания ненасыщенных кислот, а животные жиры — твёрдые.

Рассмотрим строение карбоновых кислот, входящих в состав триглицеридов. Длинные радикалы кислот неполярны и обладают гидрофобными свойствами (рис. 36, *1*). Именно они и определяют многие свойства жиров, в частности их нерастворимость в воде. Карбоксильная группа кислоты полярна, поэтому обладает гидрофильными свойствами. Но она очень мала по сравнению с радикалом. В водном растворе гидрофильные части обращены к поверхности воды, а гидрофобные хвосты выступают над поверхностью. В молекуле триглицерида (жира, масла) три остатка жирных кислот соединены с глицерином, поэтому гидрофильные свойства практически не выражены (рис. 36, *2*). Масло на поверхности воды замыкается в жирную гидрофобную каплю (рис. 36, *3*).

Фосфолипиды похожи на триглицериды, но один остаток высшей жирной кислоты замещён у них на фосфорную кислоту. За счёт этого гидрофильные свойства фосфолипидов выражены сильнее, в связи с чем фосфолипиды способны образовывать в воде двухслойные структуры — билипидный слой (рис. 36, *4*).

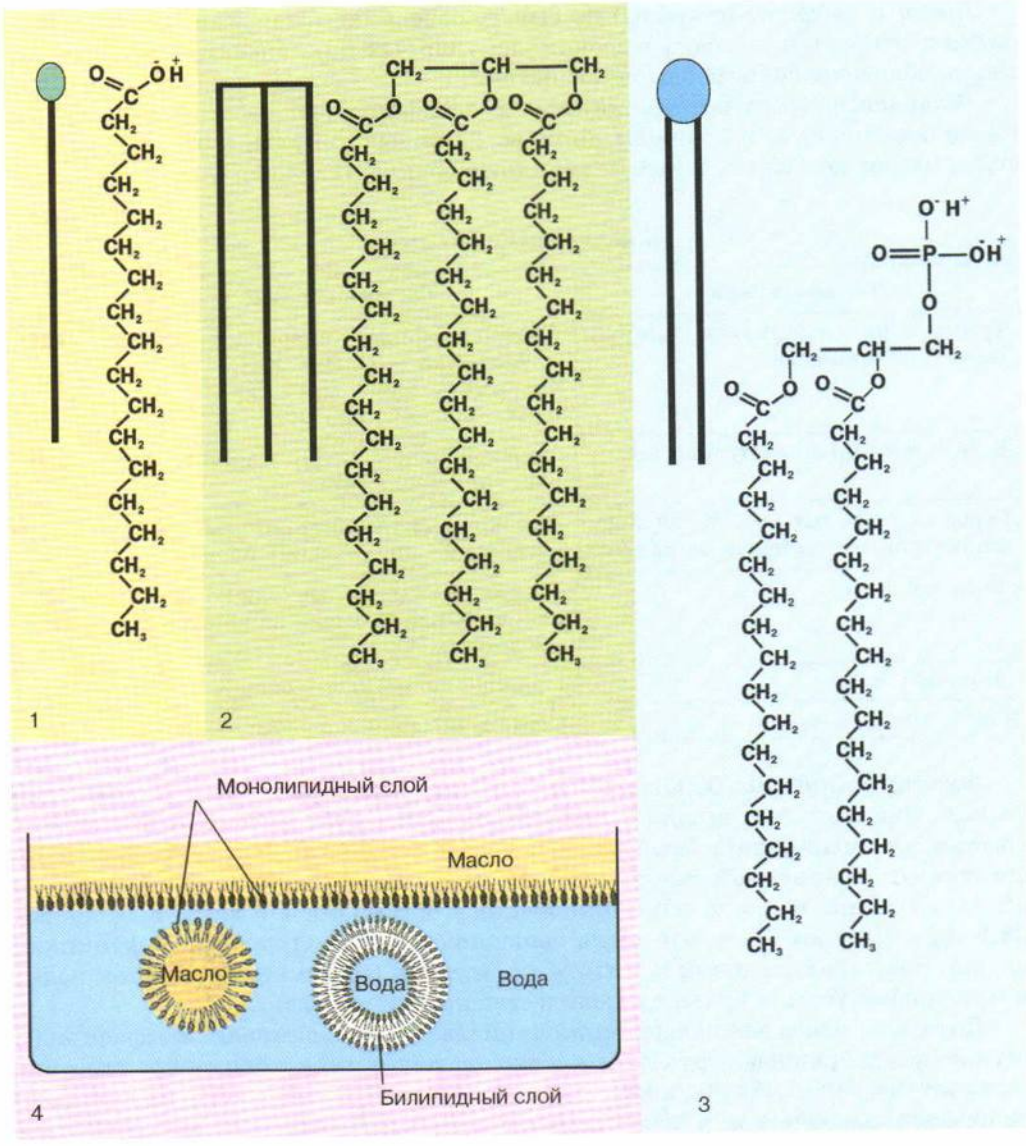


Рис. 36. Схема строения молекул:
1 — стеариновой кислоты; *2* —жира; *3* — фосфолипида; *4* — образование различных липидных структур в воде

Воски и *стериды* (стеролы) по своему строению отличаются от триглицеридов и относятся к классу высокомолекулярных циклических спиртов. Они также обладают гидрофобными свойствами.

В зависимости от состава липиды классифицируют на несколько групп. Различают простые и сложные липиды. Сложные липиды, в отличие от простых, имеют дополнительные нелипидные группы (табл. 4).

Таблица 4

Классификация липидов

Название класса	Состав и строение липидов
Триглицериды: животные жиры, растительные масла	Сложные эфиры глицерина и остатков ВЖК: стеариновой — $C_{17}H_{35}COOH$; пальмитиновой — $C_{15}H_{31}COOH$; олеиновой — $C_{17}H_{33}COOH$
Воски: пчелиный, растительный	Сложные эфиры ВЖК и высокомолекулярных одноатомных спиртов
Стериды (стеролы): холестерол, кортикостерон, тестостерон, эстрадиол	Высокомолекулярные спирты, состоящие из нескольких циклических блоков
Фосфолипиды	Триглицериды, в молекуле которых одна молекула ВЖК заменена на остаток фосфорной кислоты H_3PO_4
Липопротеины	Соединения липидов с белками
Гликолипиды	Соединения липидов с углеводами

Функции липидов. Основная функция липидов в организме — *энергетическая*. Они обладают высокой энергоёмкостью за счёт высокомолекулярных восстановленных радикалов. Сравните состав бензина (C_8H_{18}) и жира с тремя остатками стеариновой кислоты ($C_{17}H_{35} \times 3$). Наибольшей энергоёмкостью обладают жиры и масла. При окислении в организме 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии. Жиры и масла выполняют также *запасающую* функцию, служат в клетках растений и животных резервом энергии и источником воды, которая образуется в большом количестве при их окислении.

Другая не менее важная функция липидов — *строительная*. Фосфолипиды образуют мембранные структуры клетки, которые имеют бислойное строение (плазматическая мембрана, ядерная оболочка и др.). За счёт своих гидрофильно-гидрофобных свойств они ограничивают клетку, разделяют её внутреннее содержимое на отдельные отсеки, заполненные водными растворами.

Триглицериды и воски выполняют *защитную* и *терморегуляторную* функции. У животных подкожный жировой слой защищает их от переохлаждения, повреждения внутренних органов и тканей при механическом воздействии, ударе. Восковой налёт на листьях растений предохраняет от избыточного

испарения, иссушения, воздействия низких температур и солнечных лучей. Триглицериды и воски образуют также водоотталкивающую плёнку на коже, перьях, шерсти животных. Из воска, вырабатываемого специальными железами брюшка, пчёлы строят свои соты.

Стериды выполняют важную *регуляторную* функцию. К группе стероидных относят адренокортикотропные (кортикостерон, кортизон) и половые (тестостерон, эстрадиол) гормоны, которые осуществляют регуляцию в организме. Холестерол входит в состав клеточных мембран животных. Некоторые стериды являются предшественниками витаминов *D* и *E*. Стериды содержатся и в желчи, например холевая кислота. Желчные кислоты способствуют эмульгированию жиров, облегчают их расщепление ферментами.

Липопротеины и *гликолипиды* являются компонентами клеточных мембран. В виде липопротеинов липиды переносятся кровью и лимфой.

Липиды: триглицериды, фосфолипиды, стериды, липопротеины, гликолипиды; функции липидов: энергетическая, запасающая, строительная, защитная, терморегуляторная, регуляторная.

Вопросы и задания

1. Определите по схеме строения молекул липидов (см. рис. 36), какая часть обладает гидрофильными, а какая гидрофобными свойствами.
2. Объясните, почему жиры плохо растворяются в воде. Какая часть молекулы при растворении обращена к поверхности воды, а какая внутрь «жирной капли»?
3. В воде фосфолипиды формируют двухслойную структуру. Исходя из схемы строения фосфолипида, объясните, как образуется билипидный слой в воде. Зарисуйте схему.
4. В организме животных, обитающих в холодном климате, например рыб арктических морей, обычно содержится больше ненасыщенных жиров, чем у обитателей южных широт. Как это можно объяснить? С какими свойствами ненасыщенных жиров это связано? Какое значение для организма имеет содержание таких жиров?
5. При окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДж, а при окислении 1 г углеводов — 17,6 кДж. Объясните, почему энергоёмкость жиров в 2 раза выше энергоёмкости углеводов. Воспользуйтесь для этого химическими формулами триглицерида и глюкозы (см. рис. 35, 36).
6. Жиры и углеводы выполняют энергетическую функцию в организме и являются запасными питательными веществами. Почему животные и человек запасают жиры, а не углеводы? Почему растения запасают и жиры и углеводы?
7. Внесите в таблицу «Химический состав клетки» (см. с. 41) сведения о липидах.

Дополнительная информация

Растворимость в воде жирных кислот понижается с увеличением радикала: чем больше радикал, тем менее растворима кислота. Сравним свойства уксусной (CH_3COOH) и стеариновой ($C_{17}H_{35}COOH$) кислот. Первая имеет маленький радикал, поэтому хорошо растворима в воде, а вторая — нерастворима.

Высокая энергоёмкость веществ объясняется наличием большого числа восстановленных атомов, способных при окислении выделять энергию. В молекулах H_2O и CO_2 атомы углерода и водорода максимально окислены, поэтому эти вещества не горят и у них низкая энергоёмкость. В молекуле природного газа метана CH_4 атомы водорода и углерода восстановлены, поэтому энергоёмкость вещества высокая и метан горит с выделением большого количества теплоты.

§ 11. Нуклеиновые кислоты. АТФ

Рассмотрите рис. 37 и 38. Какие химические элементы входят в состав нуклеотидов нуклеиновых кислот?

Особое место в молекулярной биологии занимает изучение нуклеиновых кислот. Впервые их обнаружил Фридрих Мишер в 1868 г. при исследовании химического состава клеток лейкоцитов и сперматозоидов, богатых ядерным материалом. *Нуклеиновые кислоты* (от лат. *nucleus* — ядро) были выделены из ядер, поэтому и получили такое название. Впоследствии оказалось, что они находятся и в цитоплазме, и в других органоидах клетки. Но первоначальное название за ними сохранилось.

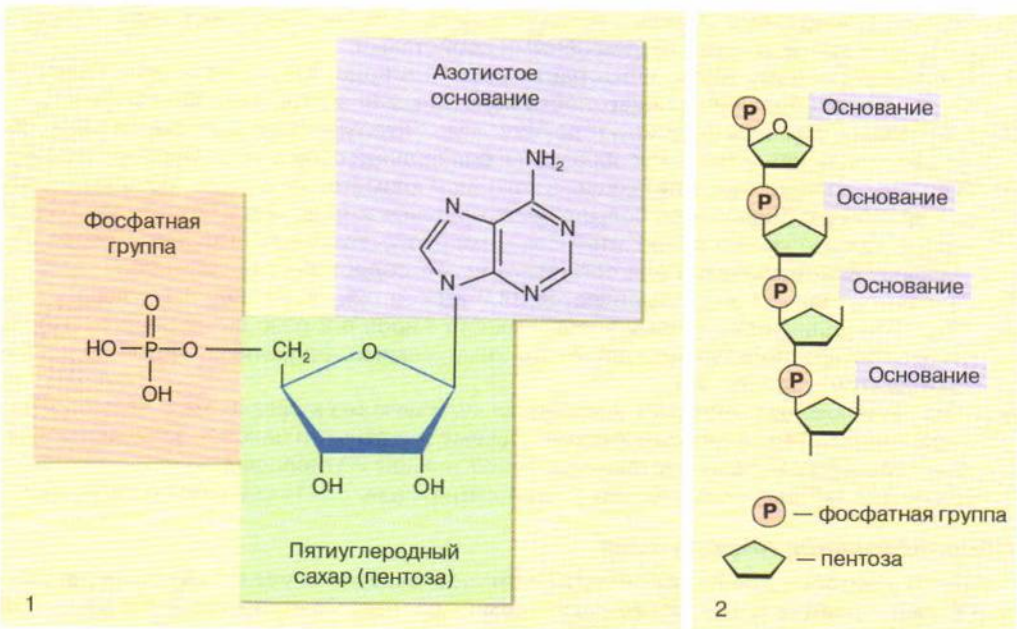


Рис. 37. Строение нуклеотида (*1*) и образование полинуклеотида (*2*)

Состав нуклеиновых кислот. В клетках встречаются два типа нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая* (ДНК) и *рибонуклеиновая* (РНК). Это самые высокомолекулярные вещества в клетке, причём масса ДНК в несколько сот раз больше массы РНК. Нуклеиновые кислоты — это непериодические полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды.

Нуклеотид состоит из остатка фосфорной кислоты, углевода — моносахарида (рибозы в РНК или дезоксирибозы в ДНК) и азотистого основания (рис. 37).

В нуклеиновых кислотах встречаются пять видов азотистых оснований: *аденин* (А), *гуанин* (Г), *цитозин* (Ц), *тимин* (Т) и *урацил* (У). В ДНК содержатся аденин, тимин, гуанин и цитозин, а в РНК вместо тимина присутствует урацил, который по своему строению и свойствам близок к тимину. Азотистые основания имеют циклическое строение, причём в состав циклов наряду с углеродом входит и азот, который и придаёт этим соединениям основные свойства. Аденин и гуанин относятся к пуриновым основаниям и состоят из двух конденсированных колец. Цитозин, тимин и урацил являются пиримидиновыми основаниями и состоят из одного кольца (рис. 38).

В нуклеотиде остаток пятиуглеродного моносахарида соединён с одной стороны с фосфорной кислотой, а с другой с азотистым основанием. По структуре азотистого основания определяется вид нуклеотида и его название. Обозначать нуклеотиды принято первой буквой их названия: аденило-вый — А, гуаниловый — Г, цитидиловый — Ц, тимидиловый — Т, урациловый — У. Нуклеотиды ДНК — А, Г, Т, Ц. Нуклеотиды РНК — А, Г, Ц, У.

Нуклеотиды соединяются друг с другом в цепь через остатки фосфорной кислоты и углевода, которые составляют остов цепи (см. рис. 37, *2*). Фосфатно-углеводные связи достаточно устойчивые, что придаёт нуклеиновым кислотам стабильность и прочность. Количество нуклеотидов в цепи может достигать 30 000. Это самые высокомолекулярные соединения.

Строение ДНК. Молекула ДНК состоит из двух спирально закрученных полинуклеотидных цепей, причём каждая спираль закручена вправо, и

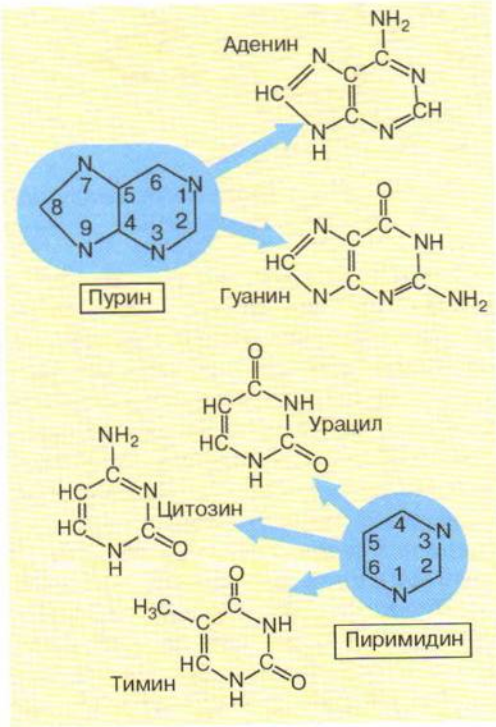


Рис. 38. Азотистые основания

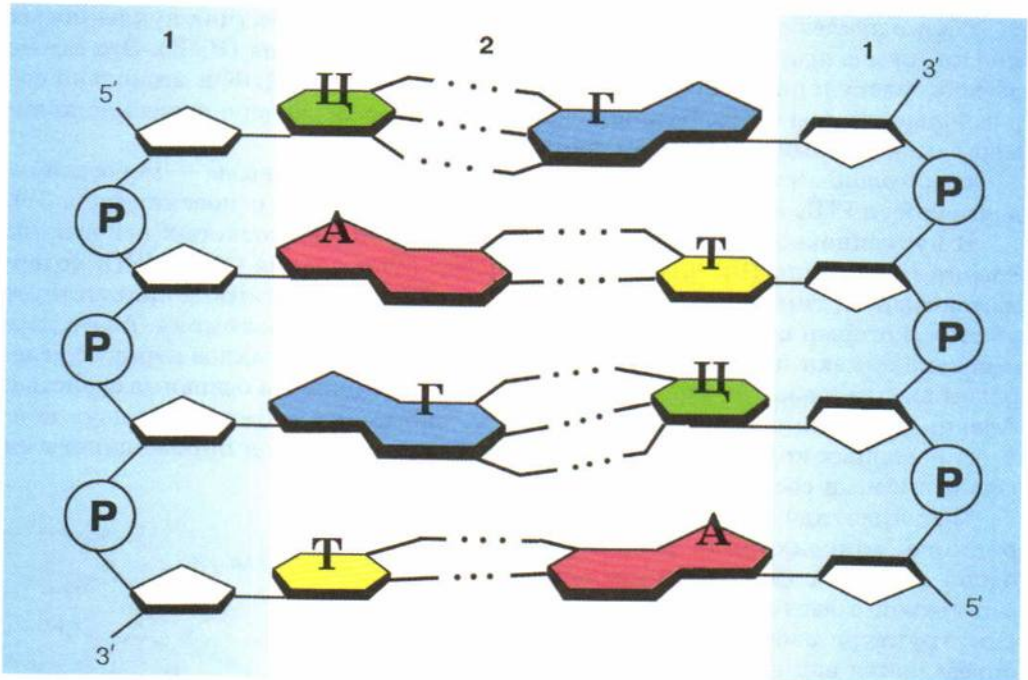


Рис. 39. Водородные связи между комплементарными азотистыми основаниями в молекуле ДНК: *1* — остовы цепей; *2* — водородные связи

обе они свиты вместе, т. е. закручены вправо вокруг одной оси. Цепи удерживаются рядом друг с другом за счёт водородных связей между азотистыми основаниями, которые направлены внутрь спирали (рис. 39). При этом между аденином и тимином образуются две связи (А═Т), а между цитозином и гуанином — три (Ц≡Г). Парные азотистые основания, между которыми возникают водородные связи, называют *комплементарными*, т. е. взаимодополняющими. Таким образом, в молекуле ДНК последовательность нуклеотидов в одной цепи комплементарна последовательности нуклеотидов в другой. Расстояние между соседними нуклеотидами в цепи составляет 0,34 нм. Полный оборот спирали (период идентичности) составляет 10 нуклеотидов, а шаг — 3,4 нм. Диаметр двойной спирали одинаков по всей длине и равен 2 нм (рис. 40).

Функции ДНК. Молекулы ДНК в основном находятся в ядрах клеток. Они образуют нити хроматина, а перед делением клетки превращаются в хромосомы. Специфические молекулы ДНК имеются в митохондриях и хлоропластах.

ДНК в клетке выполняет исключительно важную функцию — хранит и передаёт наследственную информацию. Количество молекул ДНК и их нуклеотидная последовательность являются генетическим признаком вида и

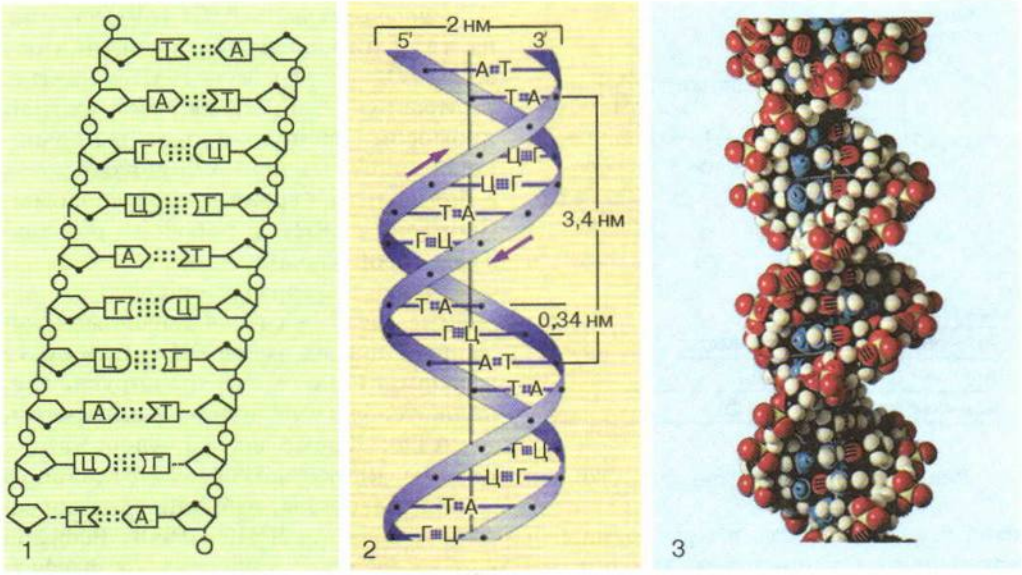


Рис. 40. Двойная спираль молекулы ДНК: *1* — фрагмент двойной цепи; *2* — вторичная структура; *3* — модель вторичной структуры

специфичны для каждого организма. В молекулах ДНК закодирована информация о первичной структуре белков клетки. Они являются матрицами для синтеза РНК и новых молекул ДНК.

Строение и виды РНК. Молекулы РНК состоят из одной полинуклеотидной цепи, которая может иметь прямые и спиральные участки, образовывать петли (также за счёт водородных связей). Разные виды РНК имеют различную конфигурацию. В отличие от ДНК в РНК вместо тимина находится урацил, поэтому водородные связи возникают между А═У и Ц≡Г. Кроме того, углеводом здесь является рибоза. В клетке молекулы РНК находятся в ядре, цитоплазме, хлоропластах, митохондриях и рибосомах.

В зависимости от функции выделяют три вида РНК.

Информационная, или *матричная*, *РНК* (иРНК, мРНК) переносит информацию о первичной структуре белка от ДНК к рибосомам. Её ещё называют РНК-посредником. Из клеточных РНК она является наиболее высокомолекулярной. Каждая молекула иРНК содержит полную информацию, необходимую для синтеза одной молекулы белка.

Транспортная РНК (тРНК) — это самая короткая молекула, состоящая из 70—80 нуклеотидов. Все тРНК растворимы в воде и имеют сходную структуру, которую схематично представляют в виде клеверного листа (см. рис. 84). Они транспортируют аминокислоты к месту синтеза белка — на рибосомы.

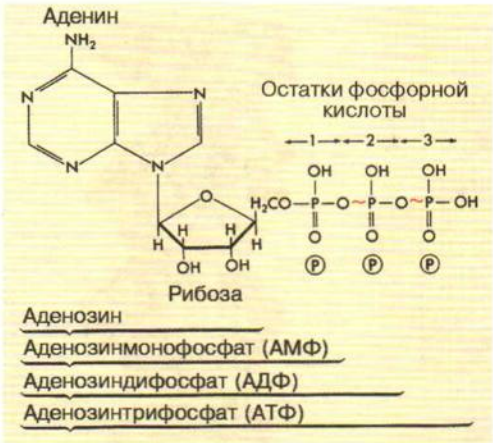


Рис. 41. Строение молекулы АТФ

Рибосомальные РНК (рРНК) строят тело рибосомы. Они составляют более 80 % всей массы РНК в клетке. Синтезируются рРНК на участках ДНК хромосом, расположенных в ядрышковом центре ядра. Они связываются с белками и строят тело рибосомы. Скопления рРНК и рибосом представляют собой ядрышки.

Кроме клеточных существуют *вирусные РНК* — самые высокомолекулярные из всех видов РНК. Они несут информацию о структуре вируса, т. е. являются его генетическим аппаратом.

АТФ. Кроме полинуклеотидных цепей в клетке находятся отдельные мононуклеотиды, имеющие тот же состав и строение, что и нуклеотиды, входящие в состав ДНК и РНК. Разница заключается лишь в том, что они содержат в своей молекуле до трёх фосфатных остатков. Наиболее важным из них является *АТФ — аденозинтрифосфат* (рис. 41). Молекула АТФ состоит из рибозы, аденина и трёх остатков фосфорной кислоты. Это вещество имеет *макроэргические* (высокоэнергетические) связи, которые обозначают волнистой чертой (~). Энергия простой связи составляет около 13 кДж/моль, а макроэргической — 30,6 кДж/моль. При гидролизе молекулы АТФ до АДФ (аденозиндифосфата) и монофосфата H_3PO_4 или до АМФ (аденозинмонофосфата) и дифосфата $H_4P_2O_7$ выделяется энергии в два с половиной раза больше, чем при расщеплении обычных соединений.

Запасание энергии (синтез АТФ) происходит в результате реакций распада и окисления органических веществ и в процессе фотосинтеза. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях и в хлоропластах. Клетка использует эту запасённую энергию для осуществления различных процессов: создания собственных органических веществ, движения, деления, передачи нервных импульсов и т. д. АТФ мобилен и способен доставлять энергию в любую часть клетки. Он является ключевым веществом клеточных обменных процессов и универсальным источником энергии.

Нуклеиновые кислоты: дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), рибонуклеиновая кислота (РНК); нуклеотид; азотистые основания: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), тимин (Т), урацил (У); комплементарные основания: А═Т, А═У, Г≡Ц; виды РНК: информационная, или матричная (иРНК, мРНК), транспортная (тРНК), рибосомальная (рРНК); аденозинтрифосфат (АТФ); макроэргическая связь.

Вопросы и задания

1. Что такое нуклеотид? Из каких компонентов он состоит? Какие части нуклеотида составляют остов цепи нуклеиновых кислот?
2. Что собой представляют молекулы нуклеиновых кислот? Чем нуклеиновые кислоты как полимеры отличаются от белков?
3. Используя буквенные обозначения нуклеотидов, составьте 2—3 варианта фрагментов цепей ДНК и РНК, построенных из 10 мономеров. В чём проявляется специфичность этих фрагментов? Какое это имеет значение?
4. Назовите пары комплементарных азотистых оснований. Какие связи образуются между ними? Возможно ли иное попарное соединение азотистых оснований? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. В чём состоит основное различие в строении ДНК и РНК?
6. Какие виды РНК вам известны? Какие функции они выполняют?
7. Сравните два вида нуклеиновых кислот. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Строение и функции нуклеиновых кислот

Параметры для сравнения	ДНК	РНК
Нуклеотидный состав		
Особенности строения молекулы		
Местонахождение в клетке		
Виды		
Значение и функции		

8. Роль АТФ в клетке можно сравнить с ролью батарейки или аккумулятора. Объясните, в чём заключается это сходство.
9. Как называют энергетически богатые связи? Может ли в одной реакции идти гидролиз одновременно по двум таким связям? Назовите вещества, образующиеся при гидролизе АТФ с отщеплением: а) одной молекулы фосфорной кислоты, б) двух молекул фосфорной кислоты. Напишите в тетрадях уравнения гидролиза.
10. Закончите заполнять в тетрадях таблицу «Химический состав клетки» (см. с. 41). Внесите в неё сведения о нуклеиновых кислотах и АТФ.

Дополнительная информация

Модель структуры молекулы ДНК была предложена в 1953 г. английскими учёными Джеймсом Уотсоном и Френсисом Криком. Она представляла собой двойную спираль. Это открытие перевернуло знания о нуклеиновых кислотах, позволило воедино связать структуру и функцию ДНК. Учёные были удостоены Нобелевской премии. Открытию предшествовал долгий поиск и кропотливая работа нескольких научных лабораторий.

В 1951 г. американский биохимик Эрвин Чаргафф, исследуя состав нуклеотидов ДНК, обнаружил определённую закономерность в соотношении пуриновых и пиримидиновых оснований. Оказалось, что количество пуриновых оснований соот-

Рис. 42. Рентгенограмма молекулы ДНК

ветствует количеству пиримидиновых. Исследованию подвергались ДНК, выделенные из клеток различных организмов (человека, курицы, лосося и др.). Интересным был и тот факт, что количество аденина всегда было равно количеству тимина, а гуанина — количеству цитозина:

$$А + Г = Т + Ц;\ А = Т,\ Г = Ц.$$

На эти важные факты тогда не обратили особого внимания. В это же время в Королевском колледже в Лондоне двое учёных — Розалинда Франклин и Морис Уилкинс — пытались методом рентгеноструктурного анализа определить строение молекулы ДНК. Они получили рентгенограмму, которая свидетельствовала о спиральности молекулы, но детализировать её структуру не удавалось.

Дж. Уотсон и Ф. Крик пошли иным путём. Они собрали все данные по химическому и физическому анализу и попытались построить пространственную модель ДНК. Предпосылкой послужило открытие Л. Полингом в 1951 г. α-спирали белка тем же методом. Учёные учли результаты работ Э. Чаргаффа и результаты рентгеноструктурного анализа. На рентгенограмме ДНК крестообразное расположение рефлексов (пятен) в центре указывало на спиральное строение, а их симметричность по краям свидетельствовала о наличии двух цепей в молекуле (рис. 42). Требовалось ещё выяснить, как две цепи могли удерживаться друг возле друга. На помощь пришло забытое открытие Чаргаффа. Соответствие количества аденина — тимину, гуанина — цитозину позволило предположить, что соединение двух цепей происходит именно за счёт парных азотистых оснований. Действительно, строение молекул азотистых оснований таково, что между аденином и тимином, гуанином и цитозином могут возникать водородные связи. Эти данные позволили учёным разгадать загадку строения молекулы ДНК.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 3

Клетки и организмы имеют определённый элементарный состав. Основными элементами-биогенами являются углерод, водород, кислород, азот. Всего в организме постоянно встречается примерно 20 элементов.

Главным компонентом биосистем является вода. В клетке содержатся также неорганические ионы, которые выполняют определённые функции. Органические компоненты клетки построены из ограниченного числа углеродсодержащих молекул. Это сахара, жирные кислоты, глицерин, аминокислоты и нуклеотиды. Эти мономеры образуют высокомолекулярные полимеры с различными свойствами и функциями в организме.

Углеводы служат источником энергии и запасаются в организме в виде резервных полисахаридов. Липиды также выполняют энергетическую функцию, однако не менее важна их роль в формировании клеточных мембран. Белки,

построенные из аминокислот, разнообразны по составу, строению, свойствам и выполняемым функциям. Это многофункциональные соединения. Наиболее важные функции белков — ферментативная и строительная.

Нуклеотиды являются мономерами самых высокомолекулярных химических соединений в клетке — нуклеиновых кислот (ДНК и РНК). Основная функция нуклеиновых кислот связана с хранением и передачей наследственной информации. АТФ — высокоэнергетическое вещество, способное запасать энергию, которая используется для жизнедеятельности клетки.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Элементы-биогены планеты Земля.
2. Уникальное вещество (о воде и её роли в биосистемах).
3. Буферные системы организма: поддержание гомеостаза.
4. Белки — основа жизни.
5. Многообразие и функции углеводов.
6. Липиды вокруг нас.
7. Нуклеиновые кислоты — основа наследственности.

Глава 4. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

§ 12. Плазматическая мембрана. Клеточная стенка

Рассмотрите первый форзац учебника. Из каких частей состоят растительная и животная клетки? В чём их сходство и отличие?

Любая клетка обладает сложным строением. Различают два вида клеток. Прокариотные, или безъядерные, клетки не имеют оформленного ядра, в них выделяется лишь ядерная зона, содержащая молекулу ДНК. Кроме того, в таких клетках отсутствуют почти все органоиды. Эукариотные клетки — это ядерные клетки, имеющие оформленное ядро и все основные органоиды.

Эукариотные клетки состоят из трёх взаимосвязанных частей: 1) наружной клеточной (плазматической) мембраны; 2) цитоплазмы и органоидов; 3) ядра.

Рассматривать строение клетки начнём с плазматической мембраны, которая является обязательным компонентом любой клетки.

Структура плазматической мембраны. Все клетки снаружи покрыты *плазматической мембраной*, или *плазмалеммой* (от греч. *lemma* — оболочка), ограничивающей их живое содержимое от внешней среды. Химический анализ показал, что плазматическая мембрана состоит из липидов и белков. Липиды представлены главным образом фосфолипидами, а также гликолипидами и стеридами (холестерин). Известно, что молекулы фосфолипида обладают

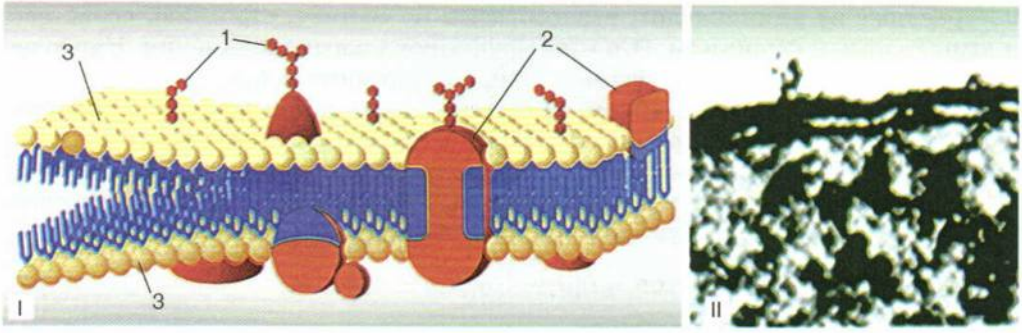


Рис. 43. Жидкостно-мозаичная модель строения плазматической мембраны (I): *1* — углеводы; *2* — белки; *3* — фосфолипиды. Электронная микрофотография плазматической мембраны (II)

гидрофильно-гидрофобными свойствами. При попадании в воду они располагаются так, что их гидрофобные части вступают в тесный контакт друг с другом, а гидрофильные части — с водой. Такие молекулы способны спонтанно образовывать двухслойные структуры в виде маленьких замкнутых пузырьков.

На основе данных химического анализа и знаний о свойствах фосфолипидов английские учёные Г. Давсон и Л. Даниелли в 1935 г. высказали предположение, что наружная клеточная мембрана состоит из липидного *бислоя*, заключённого между двумя слоями белков. Полученная с помощью электронного микроскопа микрофотография позволила в 1959 г. Дж. Робертсону выдвинуть гипотезу о трёхслойном строении «элементарной мембраны», в основу которой была положена модель Давсона — Даниелли. Дальнейшее изучение клеточных структур и появление новых методов исследования показало, что белки не образуют сплошного слоя, а встречаются на отдельных участках в виде вкраплений, погружённых в липидный бислой.

В 1972 г. американские учёные С. Сингер и Г. Николсон предложили *жидкостно-мозаичную модель* плазматической мембраны. Согласно этой модели в липидный бислой мозаично вкраплены молекулы белков, которые могут пронизывать мембрану полностью, располагаться на её поверхности или частично погружаться в неё (рис. 43). С наружной стороны с белками и липидами соединены углеводы. Они образуют гликолипидные и гликопротеиновые комплексы. Толщина плазматической мембраны составляет около 7 нм. Состав плазматических мембран отличается белками и углеводами у разных клеток, а также у мембранных структур внутри эукариотной клетки.

Липидный бислой имеет жидкостную структуру, обладающую текучестью. В этом бислое липиды могут перемещаться, меняя своё положение, т. е. мембрана подвижна. Отдельные молекулы липидов способны легко проникать через бислой или передвигаться в его плоскости. Поэтому мембрана пластична и

способна изменять свою форму без потери внутренних контактов. Текучесть плазматической мембраны связана со способностью гидрофобных хвостов фосфолипидов свободно скользить друг относительно друга.

Другим свойством плазматической мембраны является её способность к самозамыканию. Известно, что во внешней и во внутренней среде клетки находится вода. В месте повреждения мембраны происходит спонтанное замыкание, препятствующее доступу воды в гидрофобный слой. Поэтому если клетку разделить пополам, то каждая часть тут же замкнётся. Этот процесс имеет место при делении клетки. Мембраны двух клеток при определённых условиях могут входить в контакт друг с другом и сливаться вместе.

Третья особенность липидного бислоя — его избирательная проницаемость для веществ. Через мембрану свободно проходят гидрофобные вещества, как бы растворяясь в липидном бислое. Мелкие незаряженные молекулы также способны быстро диффундировать через случайные щели между липидами. Однако крупные полярные молекулы или заряженные ионы не могут проникнуть через плазматическую мембрану.

Липидный бислой служит растворителем для мембранных белков. Белки содержат гидрофильные и гидрофобные участки, благодаря наличию в их молекулах тех или иных аминокислотных остатков. Гидрофобные участки белков взаимодействуют с липидным бислоем. В зависимости от местонахождения и величины этих участков белки могут полностью погружаться в липиды плазматической мембраны или располагаться на её поверхности.

Периферические мембранные белки гидрофильны, не способны взаимодействовать с гидрофобными липидами и располагаются на поверхности мембран. Они не могут перемещаться в билипидном слое, а только скользят или вращаются на его поверхности. *Интегральные*, или пронизывающие, белки обладают гидрофобными свойствами, они способны встраиваться внутрь мембраны и перемещаться в липидном бислое. Внутренняя часть таких белков может иметь гидрофильные каналы, или поры. По этим каналам через мембрану клетки проходят заряженные ионы, полярные, водорастворимые молекулы. Часть белков мембраны может выполнять ферментативную функцию. Это специфические ферменты, способные переносить электроны и преобразовывать их энергию в энергию химических связей. Если липидный бислой определяет основные структурные особенности мембраны, то белки определяют большинство её функций. Это белки-рецепторы, ферменты, белки-переносчики. Мембранные белки, так же как и липиды, способны перемещаться в мембране.

На наружной поверхности плазматической мембраны располагаются углеводы. Они представлены моно- или олигосахаридами, соединёнными с белками (гликопротеины) или липидами (гликолипиды). Углеводы одним концом соединяются с мембраной, а другой конец свободен и напоминает антенну. Эту периферическую часть мембраны, содержащую углеводы, называют *гликокаликсом* (от греч. *glykys* — сладкий и лат. *callum* — толстая кожа). Его функ-

ция окончательно не выяснена, но её связывают с распознаванием участков соседних клеток. Гликокаликс как бы обеспечивает сцепление клеток и их правильную ориентацию в тканях.

Итак, плазматическая мембрана имеет следующие характеристики.

1. Состоит из липидного бислоя и вкрапления белков, имеет жидкостно-мозаичное строение. Толщина варьируется от 5 до 10 нм.

2. Наружная и внутренняя стороны плазмалеммы отличаются по строению и составу. С наружной стороны с плазматической мембраной соединены углеводы, образующие гликокаликс.

3. Липидный бислой плазмалеммы подвижен, способен самозамыкаться и обладает избирательной проницаемостью.

4. Функции мембранных белков разнообразны и зависят от строения и местонахождения в плазматической мембране.

5. Углеводные комплексы выполняют функцию распознавания клеток.

6. Все клетки снаружи покрыты плазматической мембраной. Внутренние мембранные структуры разделяют клетку на отсеки. Клеточные мембраны отличаются друг от друга составом и размерами.

Транспорт веществ через плазматическую мембрану. Благодаря избирательной проницаемости и гидрофобности внутренней части плазматическая мембрана предотвращает утечку содержимого клетки. Мембрана непроницаема для большинства полярных молекул, препятствует перемещению растворимых в воде веществ. Но между внешней средой и клеткой постоянно происходит обмен веществ, клетка должна получать питательные вещества. Существует несколько механизмов транспорта веществ через плазматическую мембрану: диффузия, осмос, активный транспорт, эндоцитоз и экзоцитоз (рис. 44).

Малые незаряженные молекулы и жирорастворимые вещества поступают в клетку диффузно. Так, молекулы кислорода (O_2), углекислого газа (CO_2), этилового спирта (C_2H_5OH) легко диффундируют через липидный бислой. *Диффузия* идёт по градиенту концентрации, т. е. из области с высокой концентрацией в область с низкой концентрацией (рис. 44, *1*).

Несмотря на то что молекулы воды полярны и нерастворимы в жирах, они также быстро диффундируют через плазматическую мембрану. Это связано с тем, что они малы, поэтому легко проникают между молекулами липидов через случайные отверстия, образующиеся в мембране. Диффузию молекул воды называют *осмосом*. Осмос связан с переходом только молекул растворителя по градиенту концентрации через полупроницаемую мембрану. Например, если поместить клетку в гипертонический раствор с более высокой концентрацией солей, то вода из клетки станет поступать в межклеточное пространство. Клетка сморщится, произойдёт плазмолиз (рис. 44, *2*; рис. 45). Если же поместить клетку в дистиллированную воду (гипотонический раствор), то вода начнёт поступать в клетку и за счёт возрастающего давления сможет привести к разрыву плазматической мембраны (рис. 44, *2*).

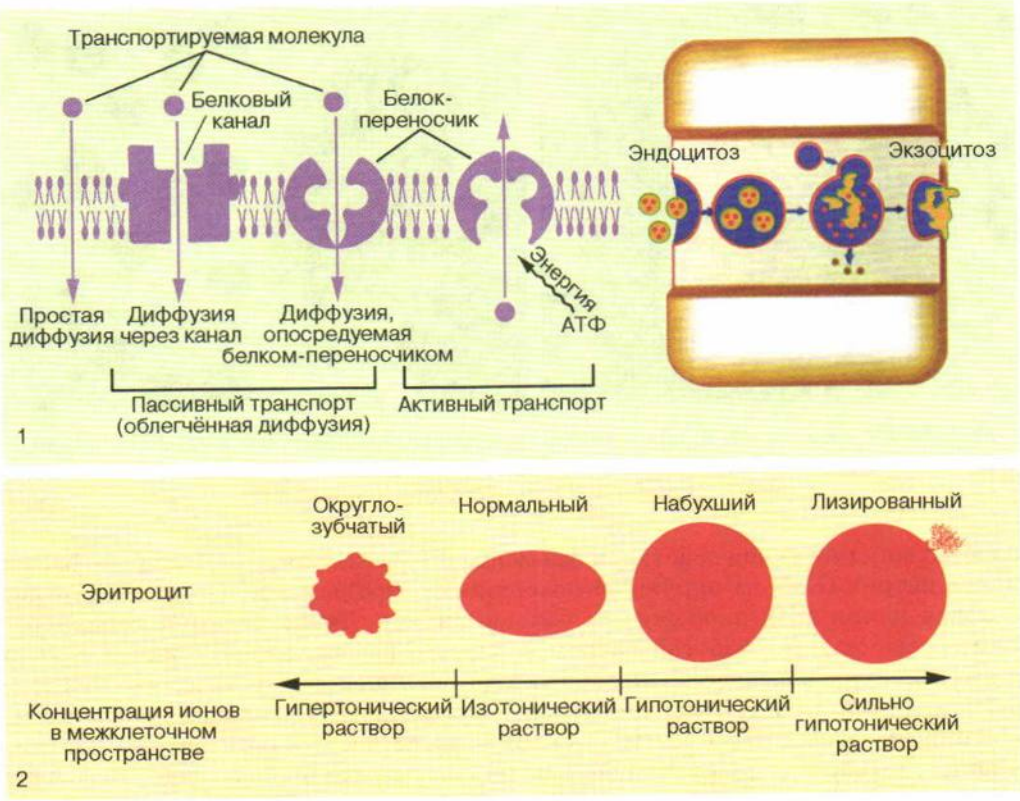


Рис. 44. Транспорт веществ через плазматическую мембрану (*1*). Осмос в животной клетке (эритроцит) (*2*)

Для заряженных ионов и полярных молекул независимо от их размеров плазматическая мембрана непроницаема. Молекулы глюкозы, глицерина, аминокислот, ионы металлов диффундируют через неё медленно, через специальные гидрофильные каналы, которые могут образовывать мембранные белки. При этом никакой затраты энергии не происходит. Такой перенос называют пассивным транспортом или облегчённой диффузией (см. рис. 44, *1*).

Третий путь переноса веществ — *активный транспорт* — осуществляется специальными белками-переносчиками с затратой энергии (см. рис. 44, *1*). Белок-переносчик связывает переносимую молекулу или ион, изменяет свою конфигурацию и прокачивает вещество внутрь клетки или наружу. Белок-переносчик действует как насос. Активный транспорт идёт против градиента концентрации, при этом затрачивается энергия. Энергия выделяется при рас-

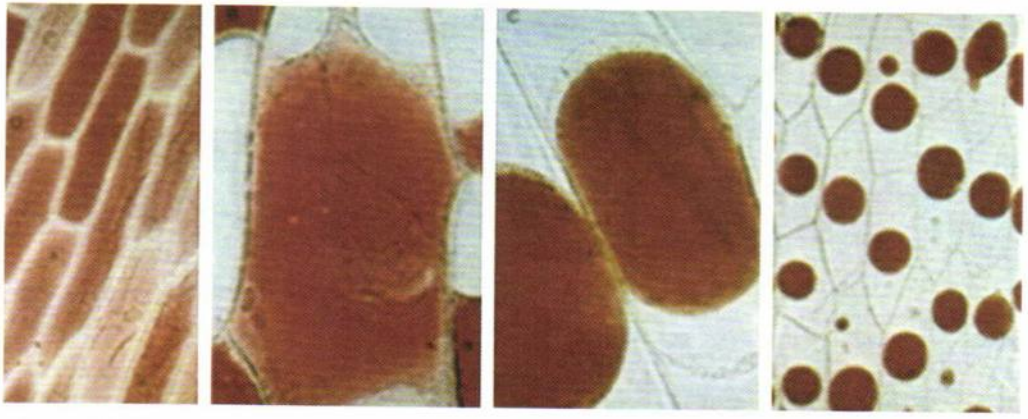


Рис. 45. Плазмолиз в клетках кожицы чешуи лука. На микрофотографиях видно, что цитоплазма, окружённая плазмалеммой, вначале отстаёт от клеточной стенки, а затем сморщивается и превращается в шарик

паде молекул АТФ под действием фермента АТФазы. Например, концентрация ионов натрия (Na^+) на наружной поверхности мембраны больше, чем внутри, а ионов калия (K^+), наоборот, — больше внутри. Такая разница концентраций обеспечивается работой натрий-калиевого насоса. Ионы калия пассивно диффундируют через мембрану клетки во внешнюю среду через каналообразующие белки. Обратно же, внутрь, они закачиваются активным транспортом. Натрий-калиевый насос постоянно закачивает ионы калия внутрь клетки, а ионы натрия — наружу. Одновременно с этим идёт процесс гидролиза АТФ и освобождение энергии, запасённой в макроэргической связи.

Кроме низкомолекулярных веществ в клетку поступают и высокомолекулярные вещества, а также крупные частицы. Они захватываются мембраной клетки, происходит её впячивание и отшнуровывание пузырька внутрь клетки. Этот процесс называют *эндоцитозом*. Различают два вида эндоцитоза: *фагоцитоз* — поглощение твердых частиц, *пиноцитоз* — поглощение жидких веществ. Фагоцитоз осуществляется, например, клетками лейкоцитов — фа-

Рис. 46. Электронные микрофотографии экзоцитоза

гоцитами. При переносе макромолекул из клетки наружу процесс идёт в обратном направлении и называется *экзоцитозом* (см. рис. 44, *1*). Таким способом осуществляется вынос секретов из железистых клеток (рис. 46). Важная особенность эндоцитоза и экзоцитоза заключается в том, что поглощаемые или секретируемые макромолекулы не смешиваются с другими веществами, содержащимися в клетке. Они локализованы в особых пузырьках — везикулах и ограничены однослойной мембраной.

Клеточная стенка. Клетки растений, грибов, кроме плазматической мембраны, снаружи имеют ещё *оболочку*, или *клеточную стенку* (рис. 47). Материал для построения клеточной стенки выделяет сама клетка. Это неживая клеточная структура выполняет функции опоры и защиты, придаёт прочность клетке, ограничивает её подвижность. У растений оболочка клеток состоит из волокон целлюлозы и является своеобразным внутренним каркасом организма. У грибов клеточная стенка содержит полисахарид хитин, из которого формируются волокна, подобные целлюлозным.

В оболочке клетки имеются поры, через которые происходит поступление веществ. Поры выстланы плазматической мембраной и пронизаны тонкими цитоплазматическими нитями — *плазмодесмами*, связывающими цитоплазмы двух соседних клеток. Плазмодесмы объединяют протопласты растительных клеток в единое целое и образуют непрерывную систему — *симпласт*, по которой осуществляется транспорт веществ.

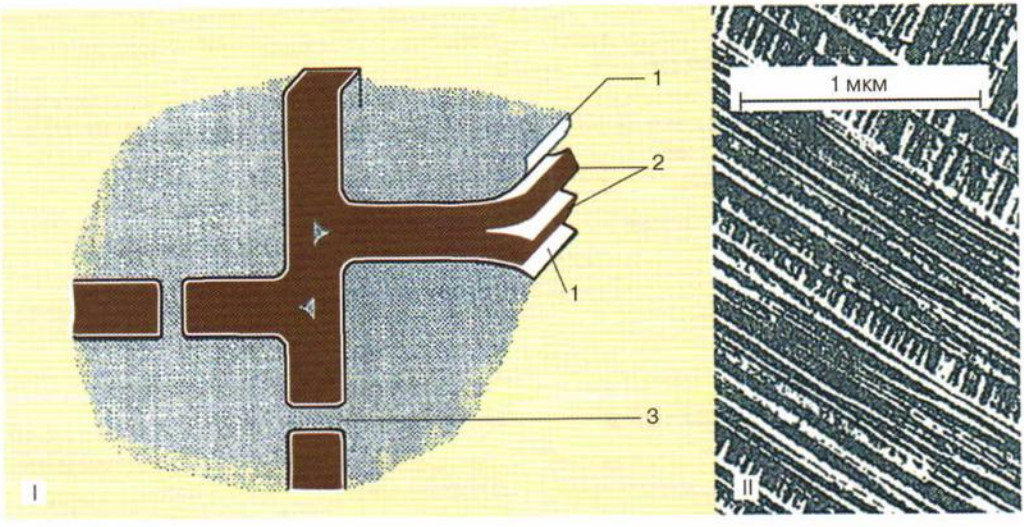


Рис. 47. Клеточная стенка. I — схема строения: *1* — плазматическая мембрана, *2* — клеточная стенка, *3* — пора с плазмодесмой; II — микрофотография волокон целлюлозы, образующих клеточную стенку

Плазматическая мембрана (плазмалемма); жидкостно-мозаичная модель; мембранные белки: периферические, интегральные; гликокаликс; транспорт веществ: диффузия, осмос, активный транспорт, эндоцитоз (фагоцитоз, пиноцитоз), экзоцитоз; оболочка (клеточная стенка); плазмодесмы; симпласт.

Вопросы и задания

1. Объясните, как образуется липидный бислой.
2. Как располагаются белки в плазматической мембране? Какими участками, гидрофильными или гидрофобными, они погружены внутрь плазматической мембраны? Какую функцию выполняют мембранные белки?
3. Какие структуры плазматической мембраны обеспечивают: а) избирательную проницаемость; б) распознавание соседних клеток; в) взаимное сцепление клеток друг с другом в одной ткани?
4. Из каких органических веществ построена оболочка клетки? Для каких организмов характерна эта клеточная структура? Чем оболочка клетки отличается от плазматической мембраны?
5. Какие способы поступления веществ через плазматическую мембрану вам известны? Приведите примеры веществ, поступающих в клетку тем или иным способом.
6. Какие два вида эндоцитоза вам известны? Назовите известные вам специализированные клетки и одноклеточные организмы, способные к эндоцитозу.
7. В извитых канальцах почки при образовании вторичной мочи происходит обратное всасывание глюкозы и ионов натрия в кровь. Какой вид транспорта веществ имеет место в этом процессе? Ответ поясните.
8. Цианистый водород и угарный газ — яды, легко проникающие через плазматическую мембрану. Почему ни одна из клеток не выработала приспособлений, препятствующих поступлению этих веществ внутрь клетки?
9. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Транспорт веществ через плазматическую мембрану

Способ транспорта	Механизм транспорта	Транспортируемые вещества

Дополнительная информация

Углеводы комплекса гликокаликса благодаря чрезвычайному разнообразию химических связей и поверхностному расположению молекул являются маркерами, которые придают специфичность «рисунку» поверхности каждой клетки, индивидуализируют её, и тем самым обеспечивают «узнавание» клетками друг друга. Считается, что рецепторы тканевой совместимости сосредоточены также в гликокаликсе плазмалеммы клетки.

§ 13. Цитоплазма и одномембранные органоиды клетки

Рассмотрите рис. 48. Какие органоиды растительной и животной клеток имеют одномембранное строение?

Живое содержимое клетки представлено цитоплазмой и ядром, которые вместе образуют протоплазму. Термин «протоплазма» был предложен чешским учёным Яном Пуркинье в XIX в. для обозначения внутреннего живого содержимого клетки. Так как микроскопы того времени не позволяли разглядеть что-либо ещё в клетке, то её содержимое представлялось некой жидкостью, в которой происходят все жизненные процессы. Позднее, когда было изучено ядро и другие органоиды, жидкое содержимое клетки с находящимися в ней органоидами определили как *цитоплазму*. Ядро выделили в отдельную структуру с внутренним содержимым — кариоплазмой.

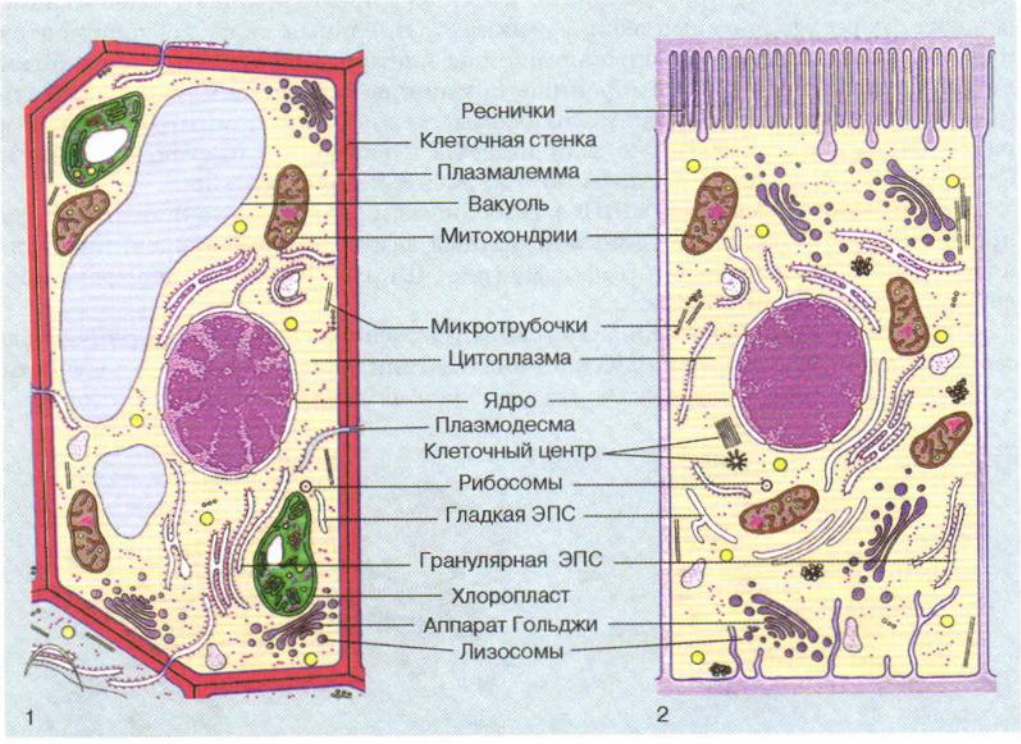


Рис. 48. Ультраструктура обобщённых растительной (*1*) и животной (*2*) клеток, выявленная с помощью электронного микроскопа (схема)

Цитоплазма. Жидкое содержимое цитоплазмы, заполняющее пространство между органоидами, называют *цитозолем*. Он занимает половину всего объёма эукариотной клетки и представляет собой водный раствор различных веществ. На долю воды приходится 90% содержимого цитозоля. Макромолекулы образуют в воде коллоиды, а низкомолекулярные вещества и ионы — истинный раствор. В цитозоле протекают различные реакции промежуточного обмена веществ, такие как гликолиз, синтез высших жирных кислот, аминокислот. Здесь же осуществляются модификации белковых молекул, связывание их с липидами и встраивание в плазматическую мембрану.

В цитозоле находятся нити белковых молекул, образующие фибриллярный *цитоскелет* клетки. Именно он формирует тонкую структуру цитоплазмы. Цитоплазма живых клеток находится в постоянном движении — *циклозе*, что обеспечивает связь органоидов между собой.

Цитоплазма эукариотной клетки разделена на отдельные отсеки — *компартменты* — внутриклеточными мембранами. Клеточные отсеки позволяют разделить процессы, происходящие в клетке, предотвращают смешивание веществ, пересечение химических реакций. Отдельные виды компартментов представляет собой мембранные органоиды клетки. Для эукариотной клетки характерны следующие мембранные органоиды: эндоплазматическая сеть (ретикулум), аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, митохондрии, а в растительных клетках также хлоропласты и вакуоли с клеточным соком. Отдельным специализированным компартментом является ядро.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС). Эта одномембранная клеточная структура представляет собой систему многочисленных замкнутых канальцев, цистерн, которые пронизывают всю цитоплазму (рис. 49). Она осуществляет транспорт веществ во все части клетки.

Различают *гладкую* и *гранулярную (шероховатую) эндоплазматическую сеть*. На мембране гладкой ЭПС идёт синтез липидов и углеводов, в частности гликогена в животных клетках. На мембране гранулярной ЭПС со стороны,

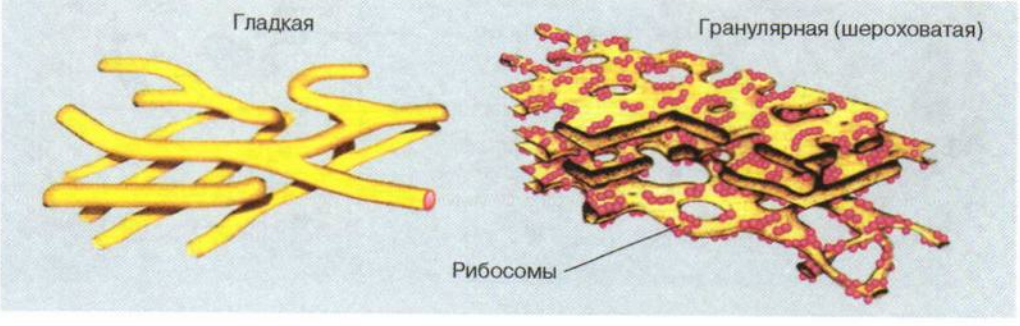


Рис. 49. Эндоплазматическая сеть

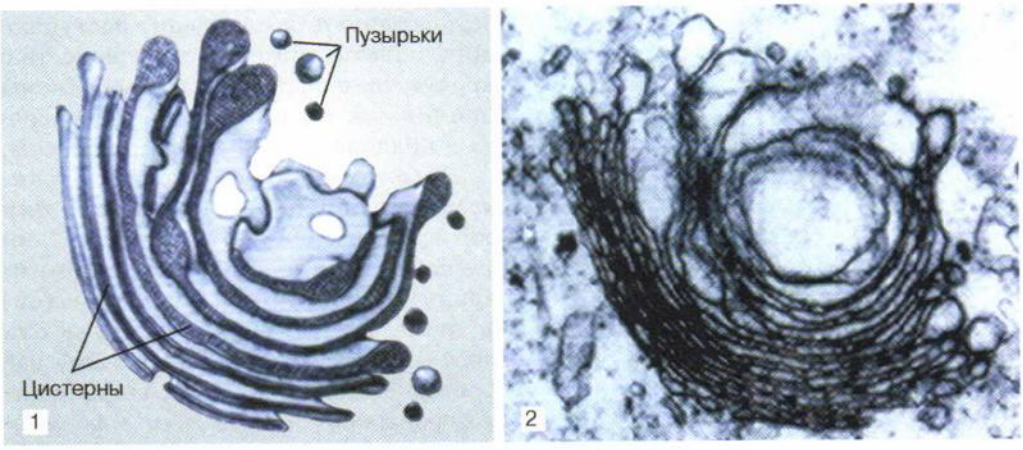


Рис. 50. Аппарат Гольджи: *1* — схема строения; *2* — электронная микрофотография

обращённой к цитозолю, располагаются рибосомы. Здесь идёт синтез белков, предназначенных для секреции или для построения других органоидов клетки, а также их транспорт. В канальцах ЭПС синтезируемый белок претерпевает изменения и транспортируется в аппарат Гольджи.

Аппарат Гольджи. Это также одномембранная структура, состоящая из стопок уплощённых мембранных мешочков, цистерн и пузырьков (рис. 50). С наружной выпуклой стороны *аппарат Гольджи* связан с эндоплазматической сетью, от которой постоянно отшнуровываются мембранные пузырьки с синтезируемым там веществом. Пузырьки сливаются в цистерны аппарата Гольджи. В них происходит модификация веществ, их концентрация и упаковка. Цистерны постепенно передвигаются к вогнутому краю, от которого вновь отшнуровываются пузырьки. Эти пузырьки с содержащимся внутри веществом подходят к плазматической мембране и встраиваются в неё. Путём экзоцитоза секретируемое вещество выносится из клетки. Таким образом аппарат Гольджи обеспечивает упаковку, созревание и вынос синтезируемых веществ из клетки. Мембраны аппарата Гольджи способны встраиваться в наружную плазматическую мембрану и становиться её частью. Особенно хорошо аппарат Гольджи развит в секреторных клетках, синтезирующих ферменты, гормоны, медиаторы нервных импульсов (рис. 51).

Из структур аппарата Гольджи образуются лизосомы, содержащие лизирующие ферменты, а также пероксисомы.

Лизосомы. *Лизосомы* (от греч. *lysis* — разложение и *soma* — тело) были открыты в 1949 г. — позже других органоидов — методом электронного микроскопирования (рис. 52). Это тельца различной формы в виде мембранных пузырьков, заполненных гидролитическими ферментами, которые

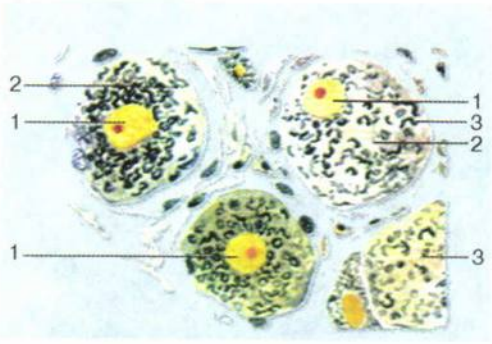


Рис. 51. Аппарат Гольджи в клетках поджелудочной железы: *1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — аппарат Гольджи

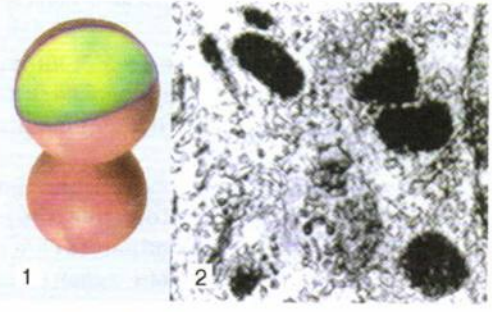


Рис. 52. Лизосома: *1* — схема; *2* — микрофотография

осуществляют расщепление поступающих в клетку органических веществ в присутствии воды. Ферменты активны при pH = 5, именно такая кислая среда и поддерживается внутри лизосом.

Лизосомы хорошо развиты в клетках, способных к фагоцитозу. Они образуются в аппарате Гольджи. Сами ферменты синтезируются на мембранах гранулярной (шероховатой) эндоплазматической сети. Далее они поступают в аппарат Гольджи, где претерпевают изменения. От него отшнуровываются пузырьки с ферментами — *первичные лизосомы* (рис. 53). Первичные лизосомы сливаются с фагоцитозными пузырьками и образуют *вторичные лизосомы*, внутри которых в результате реакций гидролиза происходит переваривание поступивших в клетку веществ. Лизосомы иногда ещё называют пищеварительными вакуолями клетки. Образовавшиеся в лизосомах в результате реакции расщепления низкомолекулярные органические вещества диффундируют через мембрану лизосом и используются клеткой. Непереваренные остатки удаляются экзоцитозом: вторичные лизосомы встраиваются в наружную плазматическую мембрану и выносят остаточные непереваренные вещества наружу. Таким же образом лизосомы переваривают ненужные клетке внутриклеточные структуры, отмершие, разрушенные клеточные органоиды. Этот процесс называют *автофагией*.

Так как гидролитические ферменты лизосом обеспечивают внутриклеточное переваривание всех органических макромолекул, они должны быть хорошо изолированы от остального содержимого клетки. В норме мембрана лизосом непроницаема для ферментов. Однако при повреждении мембраны ферменты могут попасть в клетку и осуществить расщепление её внутреннего содержимого. Обычно это маловероятно, тем более что реакция среды в клетке близка к нейтральной и гидролитические ферменты неактивны в ней. Однако в некоторых случаях в клетках изменяется pH среды, происходит высвобождение гидролитических ферментов и самопереваривание внутриклеточного содержи-

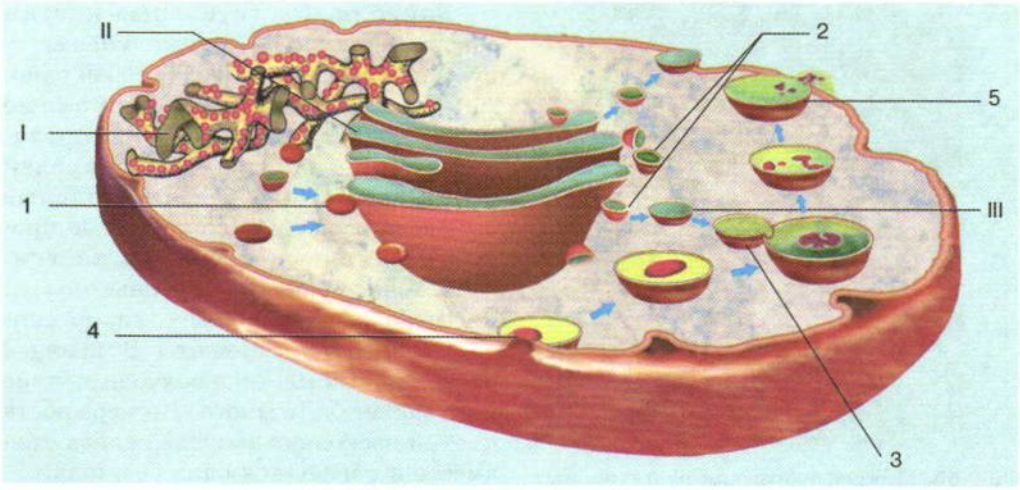


Рис. 53. Взаимосвязь одномембранных органоидов клетки: I — эндоплазматическая сеть, II — аппарат Гольджи, III — лизосома; *1* — встраивание пузырьков в аппарат Гольджи, *2* — отшнуровка и образование первичных лизосом, *3* — соединение первичной лизосомы с эндоцитозным пузырьком, *4* — эндоцитоз, *5* — экзоцитоз

мого — *автолиз*. Так, благодаря автолизу происходит рассасывание хвоста у головастика лягушки в процессе метаморфоза.

Все одномембранные органоиды клетки взаимосвязаны (рис. 53). На ЭПС синтезируются белки, ферменты, гормоны и др. В аппарате Гольджи эти вещества упаковываются, частично используются для нужд клетки, а также транспортируются наружу. Из аппарата Гольджи формируются лизосомы, которые обеспечивают внутриклеточное переваривание и вынос непереваренных остатков из клетки.

Пероксисомы. В цитоплазме встречается ещё один вид мембранных органоидов — *пероксисомы* (рис. 54). Это шарообразные тельца, по размеру в два-три раза большие, чем лизосомы.

Пероксисомы содержат фермент каталазу, катализирующий разложение пероксида водорода до воды с выделением кислорода. Пероксид водорода образуется в качестве побочного продукта в результате окислительно-восстановительных реакций и должен быть разрушен мгновенно, так как является агрессивным для клетки веществом. Скорость действия каталазы поэтому очень велика, это самый быстродействующий фермент.

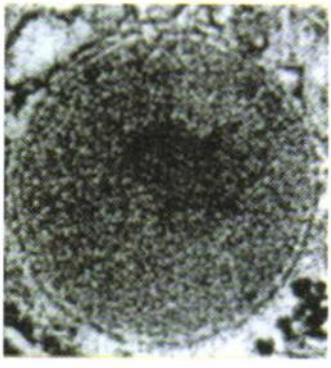


Рис. 54. Электронная микрофотография пероксисомы

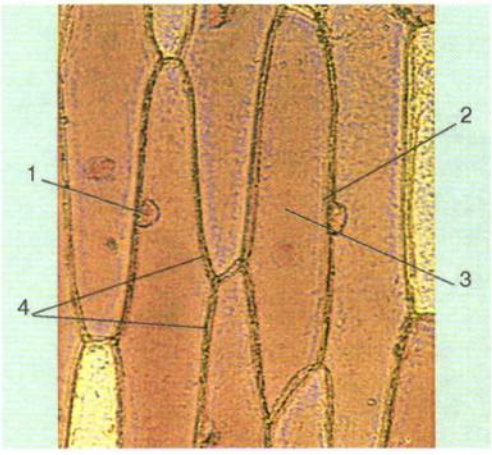


Рис. 55. Микрофотография растительных клеток (кожица чешуи лука): *1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — вакуоль; *4* — клеточные стенки

Вакуоли. Растительные клетки содержат *вакуоли* (от лат. *vacuus* — пустой). Они представляют собой одномембранные мешки, заполненные *клеточным соком* (рис. 55). В отличие от пищеварительных вакуолей в них накапливаются питательные вещества и различные конечные продукты обменных процессов клетки. В клеточном соке растворены сахара, пигменты, минеральные соли, органические кислоты, ферменты. В молодых растительных клетках вакуоли мелкие и их может быть много. По мере роста клетки несколько вакуолей сливаются вместе и образуется одна большая.

Вакуоли поддерживают тургорное давление клетки. Вода быстро поступает внутрь вакуоли по закону осмоса, так как в ней содержится концентрированный клеточный сок. В результате этого вакуоль начинает давить на наружную мембрану клетки, что играет важную роль для её растяжения.

Вакуоли выполняют ещё одну немаловажную функцию. В них, как и в лизосомах, содержатся гидролитические ферменты. В живых клетках они не могут пройти через мембрану. Но когда клетка погибает, гидролитические ферменты освобождаются и вызывают автолиз.

Цитоплазма; цитозоль; цитоскелет; циклоз; компартменты; эндоплазматическая сеть (ЭПС): гладкая, гранулярная (шероховатая); аппарат Гольджи; лизосомы: первичные, вторичные; автофагия; автолиз; пероксисомы; вакуоли; клеточный сок.

Вопросы и задания

1. Какие органоиды клетки относят к одномембранным структурам? Опишите их строение. Из каких веществ они состоят?
2. Какие функции выполняют в клетке одномембранные органоиды?
3. Приведите примеры клеток и тканей, где одномембранные органоиды наиболее хорошо развиты. Объясните, с чем это связано.
4. С какой из мембран (наружной клеточной или ядерной) могут соединяться: а) эндоплазматическая сеть; б) аппарат Гольджи; в) лизосомы?

5. Назовите процессы, протекающие в клетке, где участвуют одномембранные органоиды. Какая существует связь между строением органоидов и их функциями?
6. Опишите взаимосвязь одномембранных органоидов клетки (см. рис. 53).
7. Опишите строение и функции вакуоли в растительной клетке. Объясните, как она образуется, какие вещества накапливаются в вакуоли. В клетках каких растительных тканей хорошо развиты вакуоли? С чем это связано?

§ 14. Полуавтономные органоиды клетки

Рассмотрите рис. 57, 58. В чём сходство внутреннего строения митохондрий и хлоропластов?

Митохондрии и пластиды относят к полуавтономным органоидам клетки, поскольку они имеют свою собственную ДНК, способны к самостоятельной передаче наследственной информации и делению независимо от ядра клетки. Эти органоиды выполняют одну из наиболее значимых функций — они преобразуют энергию в формы, которые могут быть использованы для внутриклеточных реакций. Специфические функции этих органоидов связаны с их строением, которое отличается обилием внутренних мембран. Их относят к двумембранным структурам, так как они отделены от остального содержимого клетки двумя мембранами. Рассмотрим строение и функции каждого из этих органоидов.

Митохондрии. *Митохондрии* (от греч. *mitos* — нить и *chondrion* — зёрнышко, крупинка) — полуавтономные органоиды, характерные для клеток эукариот. Митохондрии занимают значительную часть цитоплазмы (рис. 56). Они имеют продолговатую, вытянутую форму, а их величина колеблется от 1,5 до 10 мкм. Митохондрии достаточно велики, поэтому их можно увидеть в световой микроскоп. С помощью микросъёмки живых клеток удалось обнаружить, что митохондрии подвижны и пластичны. Они перемещаются внутри цитоплазмы, могут изменять свою форму, сливаться друг с другом и вновь расходиться. Ориентация и движение митохондрий в клетке определяются микротрубочками. Их количество в клетках различно и с ростом клеток увеличивается в результате деления.

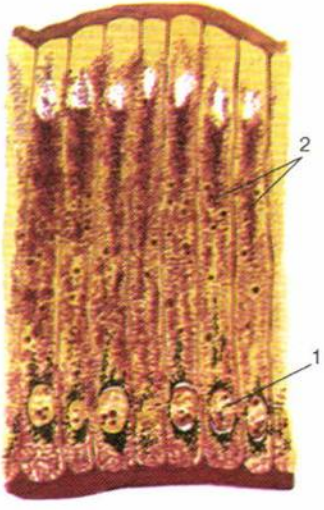


Рис. 56. Митохондрии в клетках эпителия: *1* — ядра клеток; *2* — скопления митохондрий

Митохондрии имеют довольно сложное строение (рис. 57). Их наружная мембрана гладкая, а внутренняя имеет складки и выросты — *кристы*. Кристы существенно увеличивают внутреннюю

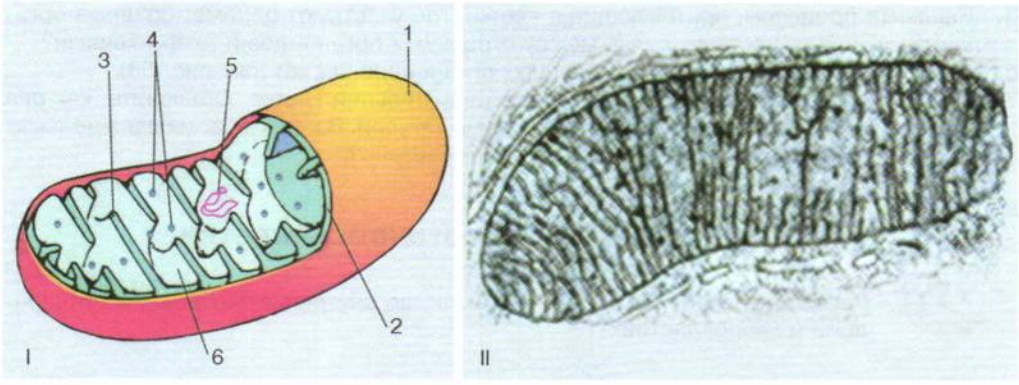


Рис. 57. Строение митохондрий. I — схема строения: *1* — наружная мембрана, *2* — внутренняя мембрана, *3* — кристы, *4* — рибосомы, *5* — ДНК митохондрий, *6* — матрикс; II — электронная микрофотография

мембранную поверхность. Внутренняя мембрана высокоспецифична, её фосфолипидный бислой практически непроницаем для ионов. Кроме того, в состав внутренней мембраны митохондрий входит большое количество транспортных белков, обусловливающих её избирательную проницаемость для малых молекул. На внутренней мембране располагаются дыхательные ферменты, обеспечивающие процесс окислительного фосфорилирования, в результате которого синтезируются молекулы АТФ.

Внутри митохондрии заполнены *матриксом*, в котором расположены кольцевая молекула ДНК, РНК, рибосомы. В матриксе содержится значительное количество ферментов, участвующих в процессах кислородного дыхания клетки.

Митохондрии — это «энергетические станции» клетки. В процессе дыхания в них происходит окончательное окисление веществ кислородом воздуха. При этом выделяющаяся энергия запасается в молекулах АТФ, синтез которых происходит в этих структурах. Эти процессы более подробно будут рассмотрены позже, при изучении энергетического обмена.

Наличие в митохондриях ДНК, РНК и рибосом обеспечивает синтез собственных митохондриальных белков, передачу наследственной информации в процессе деления. Однако исследования показали, что ДНК митохондрий несёт информацию только о 30 видах белков. Этого явно недостаточно для построения тела митохондрии, следовательно, белки поставляются в них из цитоплазмы. Можно сделать вывод, что между митохондриями, ядром и всей клеткой существует взаимосвязь.

Пластиды. В отличие от митохондрий *пластиды* (от греч. *plastos* — оформленный) характерны только для растительных клеток. Они встречаются в клетках некоторых одноклеточных животных, способных как к гетеротроф-

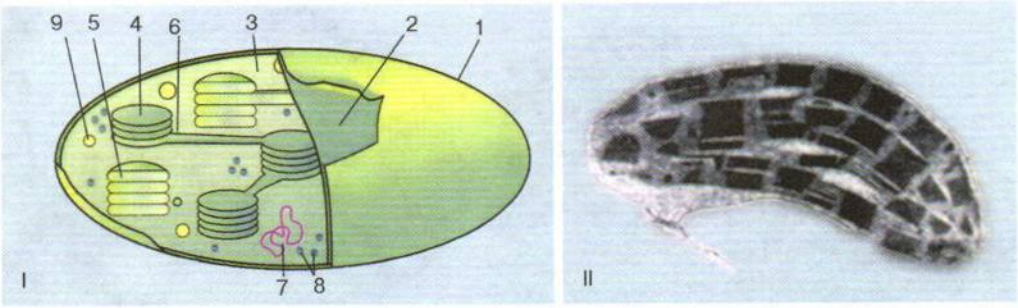


Рис. 58. Строение хлоропластов. I — схема строения: *1* — наружная мембрана, *2* — внутренняя мембрана, *3* — строма, *4* — граны, *5* — тилакоид, *6* — ламелла, *7* — ДНК, *8* — рибосомы, *9* — зёрна крахмала; II — электронная микрофотография

ному, так и к автотрофному питанию, например у эвглены зелёной (тогда их называют хроматофорами). Различают несколько видов пластид.

Хлоропласты — это также двумембранные полуавтономные органоиды клетки, несколько крупнее митохондрий. Их размеры составляют около 3—10 мкм, в среднем 5 мкм, поэтому хлоропласты, так же как и митохондрии, хорошо видны в световой микроскоп. Они зелёного цвета, который придаёт им пигмент *хлорофилл* (рис. 58). Форма хлоропластов высших растений продолговатая, двояковыпуклая, но у водорослей (хлоропласты водорослей — хроматофоры) она может быть разнообразной: чашевидной (у хламидомонады), спиралевидной (у спирогиры), полукольцевой (у улотрикса).

Наружная мембрана хлоропластов гладкая. Внутренняя мембрана хлоропластов образует выросты — *ламеллы*, которые сохраняют с ней связь. Внутри хлоропласт заполнен *стромой* — полужидким содержимым, аналогичным матриксу митохондрий. В строму погружены мембранные структуры — *тилакоиды* (дисковидные мешочки с тилакоидным пространством внутри). Они образуют как бы внутренние компартменты хлоропластов и уложены в виде стопок, называемых *гранами*. Каждая грана похожа на стопку монет. Граны соединены между собой ламеллами.

В состав мембран хлоропластов входит фотосинтезирующий пигмент — хлорофилл, а также фермент АТФ-синтетаза, которая обеспечивает синтез молекул АТФ. В хлоропластах протекает процесс фотосинтеза. На мембранах тилакоидов идут реакции световой фазы, а в строме — темновой фазы фотосинтеза. В строме также имеются кольцевая молекула ДНК, РНК, рибосомы, ферменты, осуществляющие синтез белков, глюкозы и других органических веществ. Здесь же содержатся крахмальные зёрна и капли масла. Хлоропласты, так же как и митохондрии, способны к делению.

Кроме хлоропластов в растительных клетках имеются ещё два вида пластид: хромопласты и лейкопласты (рис. 59).

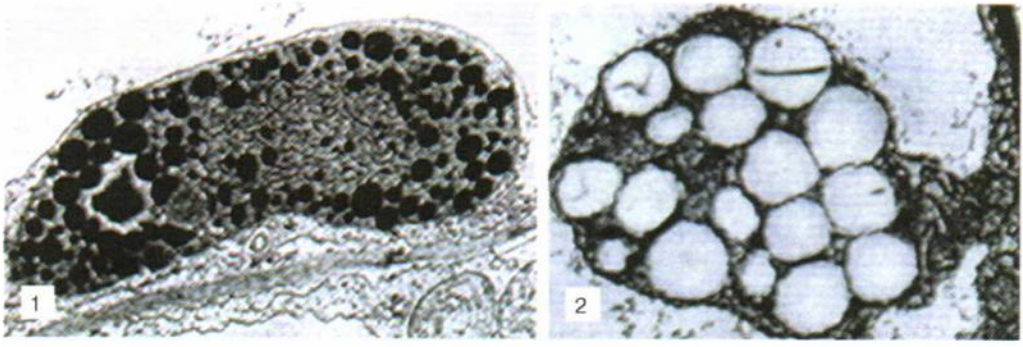


Рис. 59. Электронные микрофотографии: *1* — хромопласта; *2* — лейкопласта. В хромопластах заметны пятна каротиноидов. В лейкопластах видны крахмальные зёрна

Хромопласты — это двумембранные органоиды продолговатой формы, содержащие каротиноиды — красный, оранжевый, жёлтый пигменты. В отличие от хлоропластов они не способны к фотосинтезу. Хромопласты придают окраску цветкам и плодам и образуются из хлоропластов. Каротиноиды содержатся и в хлоропластах. Но их количество там незначительно и замаскировано зелёным пигментом. Хлоропласты могут превращаться в хромопласты, при этом зелёный пигмент разрушается, а количество каротиноидов увеличивается, в результате чего окраска листьев, цветков и плодов изменяется.

Лейкопласты — это бесцветные пластиды округлой формы, находящиеся в неокрашенных частях растений. Они содержат запасные питательные вещества и могут на свету превращаться в хлоропласты.

Митохондрия: кристы, матрикс; пластиды; хлоропласты: строма, граны, тилакоид, ламелла; хромопласты, лейкопласты.

Вопросы и задания

1. Опишите строение митохондрии. Какую функцию выполняют митохондрии в клетке? Какие процессы протекают в митохондриях?
2. Какую роль играет складчатая структура внутренней мембраны митохондрий?
3. Опишите строение хлоропластов. Какую функцию они выполняют в клетке? Какие процессы протекают в хлоропластах?
4. В растительных клетках встречаются три вида пластид. Назовите их. Расшифруйте схему, изображающую взаимный переход одних видов пластид в другие:

2-й вид ↔ 1-й вид → 3-й вид.

5. С какими из известных вам организмов обнаруживают сходство полуавтономные органоиды клетки? Что вы можете предположить об их происхождении?
6. В клетках разных органов у серой крысы суммарный объём митохондрий по отношению к общему объёму клетки составляет: в печени — 18,4%, в поджелудочной железе — 7,9%, в сердце — 35,8%. Объясните причину такой разницы в содержании митохондрий в клетках.
7. Аппарат Гольджи наиболее развит в железистых клетках (поджелудочная железа, гипофиз, слюнные железы). Митохондрий в этих же клетках значительно меньше. Объясните эти факты с точки зрения функций, выполняемых органоидами.

Дополнительная информация

В 60-е гг. XX в. было выяснено, что в хлоропластах и митохондриях есть собственные ДНК и рибосомы. Это привело к гипотезе о том, что в тех клетках, где имеются данные органоиды, они могут быть частично или полностью независимы от клеточного ядра. Было даже высказано предположение, что митохондрии и хлоропласты — это прокариотные организмы, внедрившиеся в клетки эукариот на ранних этапах органической эволюции. Согласно гипотезе симбиогенеза эти органоиды — пример крайней формы симбиоза.

Предположительно, митохондрии и хлоропласты были некогда свободноживущими прокариотами, наподобие бактерий. Разница между ними состояла в том, что бактерии-митохондрии были гетеротрофами, а бактерии-хлоропласты — автотрофами. Эти прокариоты, случайно проникнув в клетку-хозяина, вступили с ней во взаимовыгодные отношения — симбиоз. По-видимому, условия внутри клетки оказались благоприятными для прокариот, в свою очередь, прокариоты своим присутствием резко повысили «производительность» клетки по синтезу АТФ и придали ей способность к аэробному дыханию. Причём митохондрии оказались внедрены во все клетки эукариот, а хлоропласты — только в растительные клетки.

В пользу гипотезы симбиогенеза свидетельствует ряд данных. Во-первых, ДНК митохондрий и пластид представлены обычно кольцевой молекулой, а именно такая ДНК встречается у бактерий. Во-вторых, рибосомы митохондрий и хлоропластов меньше цитоплазматических и сходны по своим размерам с бактериальными рибосомами. В-третьих, движения митохондрий напоминают движения некоторых бактерий. В-четвёртых, отмечено, что ферменты белкового синтеза у митохондрий, хлоропластов и бактерий, с одной стороны, и в цитоплазме — с другой, чувствительны к разным антибиотикам. Например, хлорамфеникол и стрептомицин подавляют синтез белка в митохондриях и у бактерий, а циклогексимид блокирует синтез белка в цитоплазме. Наконец, известно, что если эукариотные клетки лишить митохондрий или хлоропластов, то они не появляются вновь. Эти органоиды в новых клетках передаются только от исходной материнской клетки путём деления предшествующих.

Однако у теории симбиогенеза есть и противники. Они считают, что митохондрии и хлоропласты возникли в клетке путём разрастания ранее существовавших мембран, в пользу чего свидетельствует наличие у этих органоидов белков, кодируемых генами ядерных ДНК. Единого мнения по данному вопросу пока нет.

§ 15. Немембранные органоиды клетки

Рассмотрите рис. 60—62. В чём сходство и отличия строения немембранных органоидов клетки? Предположите, каковы их функции.

Кроме мембранных структур в клетке находятся различные немембранные органоиды: рибосомы, микротрубочки, клеточный центр и др.

Рибосомы. Это очень мелкие тельца грибовидной формы, в которых идёт синтез белка. *Рибосома* состоит из двух субъединиц: большой и малой. Каждая субъединица состоит из рибосомальной РНК (рРНК) и белка.

Выделение рибосом из клеток путём центрифугирования показало, что рибосомы бывают двух видов: 80S (крупные) и 70S (мелкие). 70S-рибосомы обнаружены в прокариотных, а 80S — в эукариотных клетках. Исследования показали, что рибосомы митохондрий и хлоропластов также содержат 70S-рибосомы, что является доказательством их родства с прокариотами и подтверждением гипотезы их происхождения путём симбиогенеза.

Рибосомы обычно находятся в диссоциированном состоянии, т. е. большая и малая субъединицы не связаны друг с другом (рис. 60). Во время синтеза белка две субъединицы рибосомы соединяются с иРНК и образуют единый комплекс, в котором происходит биосинтез белка. Одни рибосомы находятся на гранулярной ЭПС, и синтезируемый ими белок поступает внутрь ЭПС и транспортируется дальше по отсекам клетки. Другие, так называемые свободные, рибосомы находятся в цитоплазме и участвуют в синтезе белков цитоплазмы. Несколько рибосом способны во время синтеза белка соединяться с иРНК и образовывать длинные цепи — *полисомы*. На полисоме одновременно идёт синтез нескольких молекул одного и того же белка.

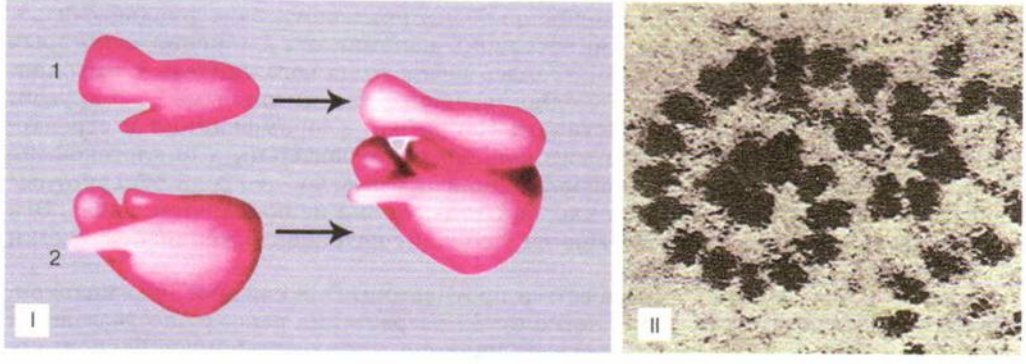


Рис. 60. Строение рибосомы (I): *1* — малая субъединица; *2* — большая субъединица. Электронная микрофотография полисомы (II)

Микротрубочки. Во всех эукариотных клетках имеются полые цилиндрические органоиды — *микротрубочки*. Они состоят из множества субъединиц сократительного белка *тубулина*. Молекулы тубулина соединяются между собой, образуя длинные цепи, которые упаковываются в плотную спираль с полостью внутри. В результате образуется полый цилиндр, стенки которого состоят из белков (рис. 61). Растут микротрубочки только с одного конца путём присоединения новых молекул белка тубулина.

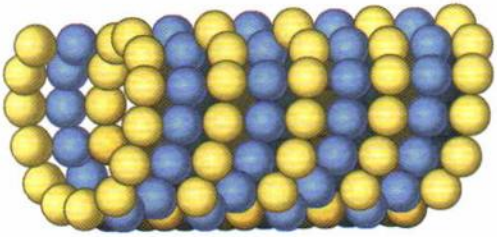


Рис. 61. Строение микротрубочки

От стенок каждого цилиндра отходят перемычки из дополнительных белков, которые связывают микротрубочки друг с другом попарно — дуплетом или по три — триплетом. Другие дополнительные белки способны связывать между собой дуплеты или триплеты микротрубочек по кругу, образуя цилиндр. Внутри цилиндра может находиться ещё один дуплет, который связан с наружными микротрубочками третьим видом белков. На микрофотографии они напоминают спицы колеса.

Микротрубочки формируют внутреннюю структуру — цитоскелет клетки, который выполняет опорную функцию. Они обеспечивают движение цитоплазмы, перемещение в клетке некоторых органоидов, например митохондрий, лизосом и пузырьков аппарата Гольджи. При повреждении микротрубочек движение цитоплазмы в клетке приостанавливается.

Обнаружена ещё одна важная функция микротрубочек: форма клеток зависит от их взаимного расположения. При его нарушении клетка приобретает шарообразную форму. Микротрубочки участвуют в образовании таких клеточных структур, как клеточный центр, базальные тельца и реснички.

Клеточный центр и центриоли. *Центриоль* — небольшой цилиндрический органоид, представляющий собой полый цилиндр, стенки которого образованы девятью триплетами микротрубочек (9 + 0) (рис. 62, I). Каждый триплет расположен по отношению к окружности под углом 45°, словно лопасти турбины. Совокупность двух центриолей и *центросферы* составляет *клеточный центр*, или *центросому*. Центриоли располагаются перпендикулярно друг к другу. Центросфера состоит из одиночных микротрубочек и волокон, образующих вокруг центриолей окрашенный ореол. Центриоли и центросфера принимают участие в процессе деления клетки. Они образуют нити веретена деления и обеспечивают равномерное распределение хромосом между дочерними клетками. Перед делением центриоли удваиваются и расходятся к полюсам клетки, образуя веретено деления. Клеточный центр характерен для всех клеток животных и некоторых растений.

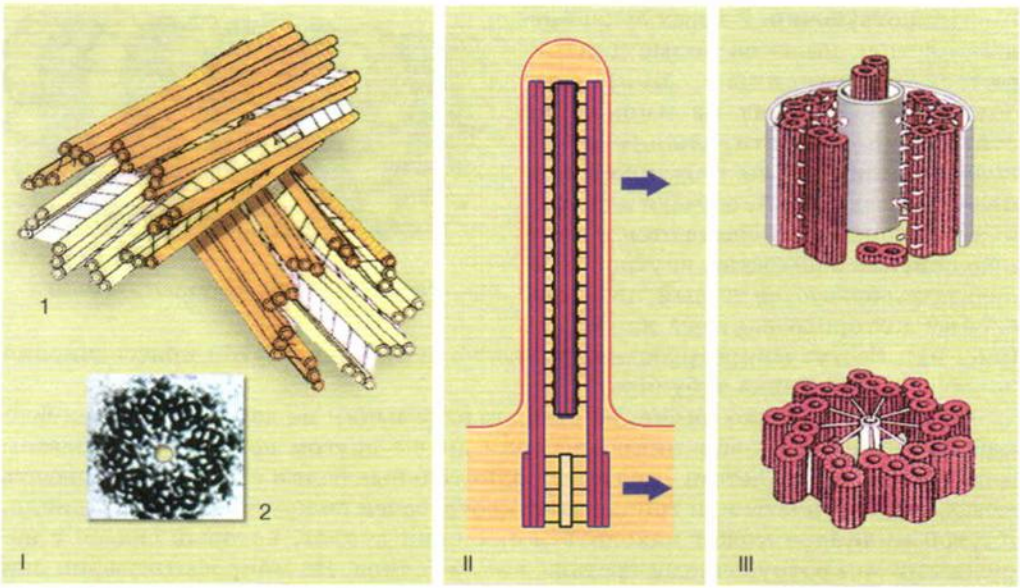


Рис. 62. Строение органоидов. I — клеточный центр: *1* — схема строения центриолей, *2* — электронная микрофотография центриоли; II — ресничка; III — базальное тельце (внизу), поперечный разрез реснички (вверху)

Органоиды движения. *Реснички* и *жгутики* являются органоидами движения в основном одноклеточных организмов (жгутиконосцев, инфузорий, водорослей). Имеются они и у некоторых эукариотных клеток, образующих ткани многоклеточных организмов, например реснитчатый эпителий. Реснички и жгутики у эукариот представляют собой выросты цитоплазмы, снаружи окружённые плазматической мембраной (рис. 62, II). Внутри выростов находятся микротрубочки, сокращение которых приводит одноклеточный организм в движение или обеспечивает ток веществ по поверхности ткани, образованной клетками с ресничками.

Органоиды движения, так же как и центриоли, имеют цилиндрическое строение и состоят из микротрубочек, скомпанованных несколько иначе. Стенки цилиндра образованы девятью парами (дуплетами) микротрубочек, а в центре располагаются ещё две микротрубочки (9 + 2). Снаружи цилиндр окружён плазматической мембраной. Цилиндры жгутиков и ресничек связаны с базальным тельцем и являются его производными, однако механизм образования до конца не выяснен. Базальные тельца, связанные с цитоскелетом, обеспечивают согласованное движение ресничек и жгутиков.

Базальное тельце. Эти органоиды сходны по строению с центриолями клеточного центра. *Базальное тельце* представлено одним цилиндром, состоящим

из девяти триплетов микротрубочек (9 + 0) (рис. 62, III). В отличие от центриолей от каждого триплета базального тельца отходят к центру белковые нити, образуя некое подобие спиц. Базальные тельца являются производными центриолей и связаны с микротрубочками цитоскелета. В клетке они всегда располагаются в основании жгутиков или ресничек.

Кроме структурных элементов в цитоплазме клетки могут находиться различные включения, которые не относятся к постоянным клеточным органоидам, а образуются временно в процессе метаболизма.

Рибосома, полисома, микротрубочки, тубулин, клеточный центр (центросома): центриоли, центросфера; жгутики, реснички, базальное тельце.

Вопросы и задания

1. Каково внешнее строение рибосомы? Из чего она состоит?
2. Где в клетке встречаются рибосомы, с какими клеточными структурами связана их деятельность? Какие функции выполняют рибосомы?
3. В каких клетках содержится больше рибосом: в клетках жировой ткани, волосяного фолликула или железистого эпителия? Ответ поясните.
4. Объясните строение микротрубочек. Какие функции они выполняют?
5. Какие клеточные структуры являются производными микротрубочек? В чём их сходства и отличия? Какие функции они выполняют?
6. Опишите строение и принцип действия органоидов движения.
7. Какие органоиды из перечисленных ниже обязательно присутствуют в эукариотной клетке: микротрубочки, клеточный центр, центриоли, базальное тельце, цитоскелет? Объясните почему.

§ 16. Ядро. Прокариотная клетка

Вспомните, чем клетки прокариот отличаются по строению от клеток эукариот. Какие организмы образованы эукариотными, а какие — прокариотными клетками?

Ядро характерно для всех клеток эукариот, за исключением высокоспециализированных клеток, например зрелых эритроцитов млекопитающих. Прокариотная клетка оформленного ядра не имеет, в ней выделяется лишь ядерная зона, содержащая кольцевую молекулу ДНК.

Ядро. Этот органоид служит центром регуляции жизнедеятельности клетки. *Ядро* отделено от цитоплазмы *ядерной оболочкой*, состоящей из двух мембран (рис. 63). Внутренняя мембрана ядра специфична и отличается от плазматической. Наружная мембрана ядра сходна по строению с мембраной эндоплазматической сети и связана с ней, поэтому её можно рассматривать как производную ЭПС. Наружная мембрана ядра усеяна рибосомами, участвующими

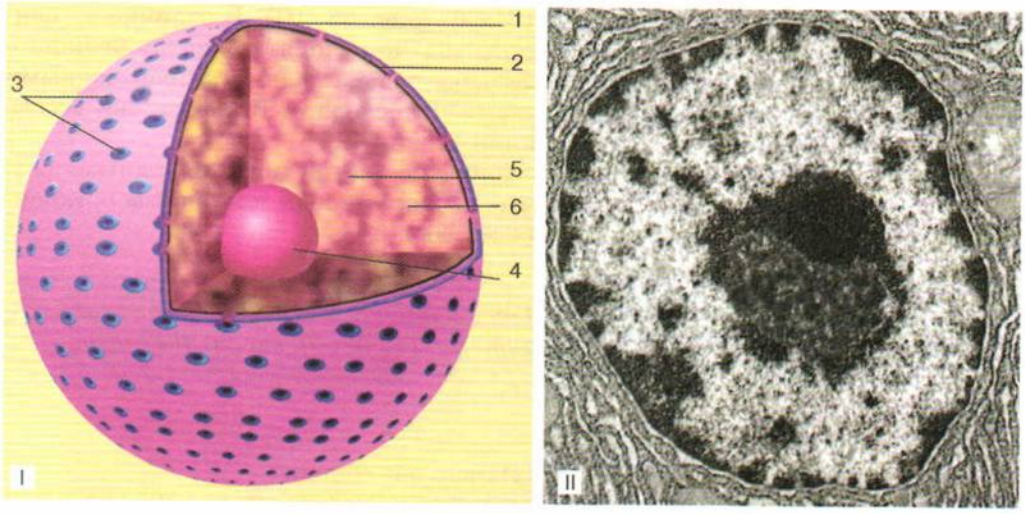


Рис. 63. Строение ядра. I — схема строения: *1* — наружная ядерная мембрана, *2* — внутренняя ядерная мембрана, *3* — ядерные поры, *4* — ядрышко, *5* — хроматин, *6* — кариоплазма; II — электронная микрофотография ядра

в синтезе белков. В ядерной оболочке имеются *ядерные поры*, через которые осуществляется обмен между цитоплазмой и ядром. Из ядра транспортируются молекулы РНК, рибосомы, из цитоплазмы в ядро проникают белки.

Внутри ядро заполнено *нуклеоплазмой*, или *кариоплазмой*, в которой находятся молекулы ДНК. Они несут наследственную информацию, определяющую признаки данного организма, органа, ткани, клетки. Каждая молекула ДНК упакована в отдельную хромосому, а вся генетическая информация, хранящаяся в хромосомах организма, называется *ге́номом*. Например, геном человека представлен $6 \cdot 10^9$ парами нуклеотидов, распределённых в 46 хромосомах. Строение хромосом будет рассмотрено позже.

В ядре молекулы ДНК не видны, так как находятся в виде тонких нитей *хроматина*, который окрашивается более интенсивно, чем остальная часть нуклеоплазмы (рис. 64). Хроматин представляет собой комплекс нитей ДНК, связанных с белками — гистонами. В период между клеточными делениями нити ДНК в основном деспирализованы. Они сосредоточены в центре ядра и носят название *эухроматина*. В них находятся гены, которые активно участвуют в синтезе РНК. Однако часть молекул ДНК остаётся в спиральном, плотно уложенном состоянии, поэтому окрашивается интенсивно, — это *гетерохроматин*. Данные части молекул ДНК малоактивны или неактивны, поэтому они плотно упакованы. Во время деления клетки молекулы ДНК сильно спирализуются, утолщаются, образуют комплексы с белком и превращаются в хорошо

заметные структуры — хромосомы. Каждой молекуле ДНК соответствует одна хромосома.

Часто в ядре можно увидеть одно или несколько тёмных округлых образований — *ядрышек*. В ядрышках происходит синтез рРНК, образуются и скапливаются рибосомы. Участок молекул ДНК, на котором осуществляется синтез рРНК, называется ядрышковым организатором.

Ядерный аппарат регулирует все процессы жизнедеятельности клетки, обеспечивает хранение и передачу наследственной информации. Здесь же происходит синтез ДНК, РНК и сборка субъединиц рибосом.

Строение прокариотной клетки. Снаружи *прокариотная клетка* покрыта оболочкой, или клеточной стенкой (рис. 65). Она придаёт клетке определённую форму, однако в отличие от целлюлозной оболочки клеток растений состоит из вещества — *муреина*, свойственного только клеткам прокариот. Муреин является гликопротеином. Его основу образуют волокна полисахарида, подобного целлюлозе, но несколько отличающегося по составу. Между параллельно расположенными волокнами находятся короткие цепи пептидов, которые соединены с полисахаридными волокнами и как бы сшивают их в поперечном направлении. Образуется довольно жёсткий и плотный сетевидный мешок, окружающий прокариотную клетку. Снаружи муреиновая оболочка может быть покрыта слоем липидов, который выполняет защитную функцию и придаёт оболочке устойчивость к воздействию различных веществ, например пенициллина. Кроме того, клетка может иметь дополнительные слизистые слои и капсулу, которые выполняют защитную функцию, предотвращая её пересыхание и предохраняя от воздействия посторонних веществ.

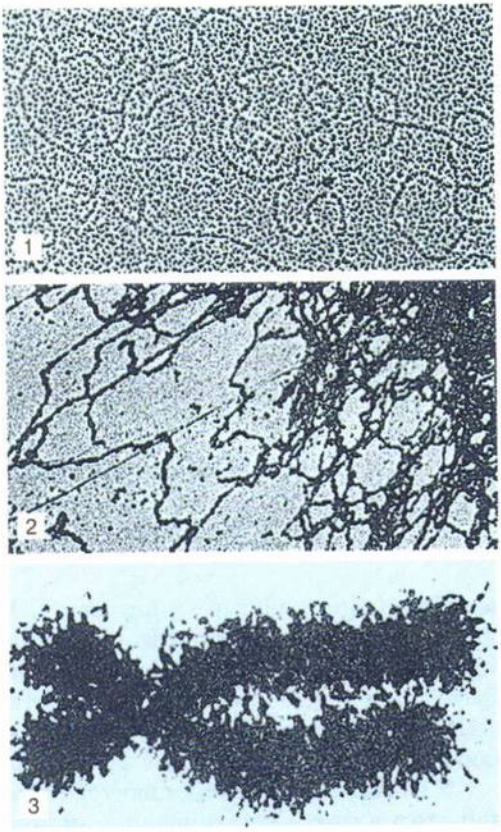


Рис. 64. Молекулы ДНК (*1*); нити хроматина (*2*); хромосома (*3*) при одинаковом увеличении

Под оболочкой прокариотной клетки располагается плазматическая мембрана, сходная по структуре и функциям с аналогичной структурой эукариотной клетки. У прокариот мембрана образует впячивания внутрь протоплазмы —

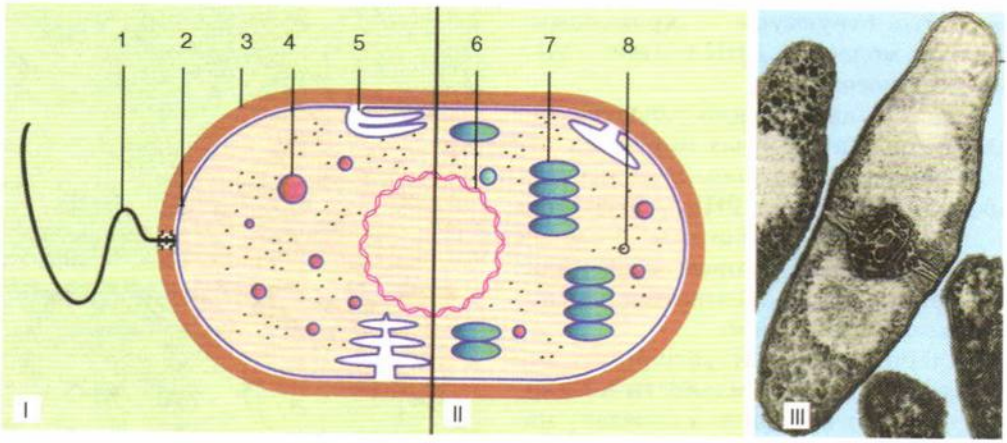


Рис. 65. Схема строения прокариотной клетки: I — гетеротрофная, II — фотосинтезирующая: *1* — жгутик, *2* — плазматическая мембрана, *3* — оболочка, *4* — включения, *5* — мезосома, *6* — молекула ДНК, *7* — фотосинтезирующие мембраны, *8* — рибосомы; III — электронная микрофотография бактерий

мембранные складки — *мезосомы*. На поверхности мезосом располагаются дыхательные ферменты. Мезосомы, подобно митохондриям, выполняют функцию дыхания в клетке. Они напоминают кристы, имеющиеся в митохондриях эукариотной клетки. Во время клеточного деления мезосомы связываются с ДНК и, по-видимому, облегчают разделение двух дочерних ДНК, способствуют образованию перегородки в прокариотной клетке.

У фотосинтезирующих бактерий на впячиваниях плазматической мембраны находятся фотосинтетические пигменты. Это *фотосинтетические мембраны*. Они могут располагаться в виде мембранных стопок в цитоплазме клетки и напоминают тилакоиды и граны хлоропластов.

Генетический аппарат прокариотной клетки представлен одиночной кольцевой молекулой ДНК. Она ничем не защищена от внутреннего содержимого клетки. Геном бактериальной клетки во много раз меньше генома эукариотной клетки, а следовательно, и меньше объём её генетической информации. В клетке имеются рибосомы, которые обеспечивают процесс биосинтеза белка, но они мельче, чем эукариотные. Это 70S-рибосомы.

Многие прокариотные организмы подвижны и имеют один или несколько жгутиков, которые у бактерий устроены гораздо проще, чем у эукариот. Жгутики не окружены плазматической мембраной и не являются выростами цитоплазмы. По своей структуре они напоминают одну микротрубочку эукариотического жгутика, но вместо тубулина здесь присутствует белок *флагеллин*. Его молекулы также расположены по спирали и образуют полый цилиндр. Механизм движения жгутика уникален. Его основание вращается по кругу,

в результате чего жгутик как бы ввинчивается в среду, обеспечивая прокариотной клетке поступательные движения.

На клеточной стенке у некоторых бактерий имеются тонкие выросты — *пили*. Они короче жгутиков и имеют другое строение. Пили служат для прикрепления прокариотных клеток друг к другу.

Ядро; ядерная оболочка; ядерные поры; нуклеоплазма (кариоплазма); геном; хроматин: эухроматин, гетерохроматин; ядрышко; прокариотная клетка; муреин; мезосома; фотосинтетические мембраны; флагеллин; пили.

Вопросы и задания

1. Какие структуры выделяют в ядре? Каковы основные функции ядра?
2. Сравните строение ядерной мембраны с плазматической. Укажите их сходство и отличия. Чем обусловлены отличия?
3. Что представляет собой хромосома и чем она отличается от хроматина? Из каких веществ построена хромосома? Объясните отличия эухроматина от гетерохроматина. Чем обусловлены эти отличия?
4. Что представляет собой ядрышко? Изолировано ли оно от содержимого ядра?
5. С помощью современных приборов у амёбы было удалено ядро. Некоторое время организм продолжал передвигаться и питаться, но перестал расти и размножаться. Объясните почему.
6. Назовите основные структуры, которые присутствуют в клетках прокариот. Можно ли их назвать органоидами? Ответ поясните.
7. Существует гипотеза симбиогенеза, согласно которой митохондрии и хлоропласты произошли от прокариотных клеток. Приведите не менее пяти доказательств, свидетельствующих в её пользу.
8. Предположите, какие прокариотные организмы могли быть родоначальниками митохондрий, а какие — хлоропластов.
9. Сравните строение прокариотной и эукариотной клеток. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Строение прокариотной и эукариотной клеток

Органоиды	Прокариотная клетка	Эукариотные клетки	
		животная	растительная

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 4

Клетки всех существующих ныне организмов по строению можно разделить на два типа: прокариотные и эукариотные. Наиболее древними являются прокариотные клетки. Они устроены просто, не имеют основных органоидов, в них отсутствует ядро.

Эукариотные клетки по размеру значительно больше прокариотных и устроены сложнее. Они содержат значительное количество ДНК, заключённой в ядерную оболочку. Клетки эукариот имеют чётко оформленное ядро, а в их цитоплазме находится множество органоидов, выполняющих различные функции. Цитоплазма клеток эукариот разделена на компартменты. Мембранные структуры клетки: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, вакуоли с клеточным соком. Полуавтономными мембранными органоидами клетки являются митохондрии и пластиды. Целый ряд данных свидетельствует о происхождении этих органоидов от ранних прокариотных клеток, ставших внутренними симбионтами более крупной эукариотной клетки. Немембранные органоиды клетки: рибосомы, центросома, микротрубочки. Органоидами движения являются жгутики и реснички. Отличительной особенностью эукариотных клеток является наличие цитоскелета, организующего цитоплазму и обеспечивающего механизм её движения.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Прокариоты и эукариоты: особенности строения клеток.
2. Полуавтономные органоиды клетки и гипотеза симбиогенеза.
3. Мембранная структура клетки: взаимосвязь органоидов.
4. Химия плазмалеммы.
5. Трансмембранный транспорт веществ в клетке.

Глава 5. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

§ 17. Ассимиляция и диссимиляция — две стороны обмена веществ

Рассмотрите рис. 67. Какие организмы используют для жизнедеятельности готовые органические вещества, а какие — создают их из неорганических соединений? За счёт каких процессов это происходит?

Как вам уже известно, любая биосистема, в том числе и клетка, считается открытой системой, так как непрерывно обменивается с окружающей средой веществом и энергией. Единый процесс обмена веществ и превращения энергии служит основой жизнедеятельности клетки: поставляет необходимые ей соединения, является источником энергии для внутриклеточных процессов, выводит из клетки вредные конечные продукты распада.

Понятие об обмене веществ. *Обмен веществ и превращение энергии*, или *метаболизм* (от греч. *metabole* — перемена, превращение), — это совокупность всех реакций синтеза и распада, протекающих в клетке, связанных

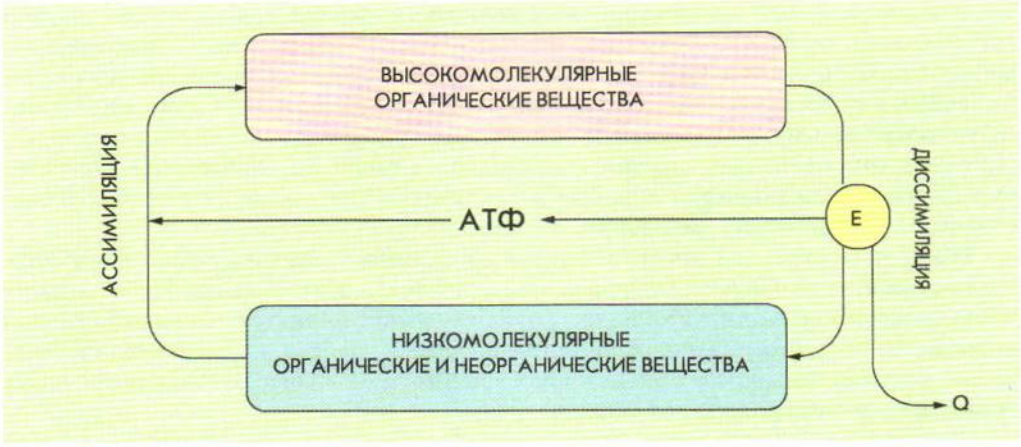


Рис. 66. Схема обмена веществ и превращения энергии в биосистеме

с выделением или поглощением энергии. Обмен веществ и превращение энергии состоит из двух взаимосвязанных и противоположных процессов — ассимиляции и диссимиляции.

Ассимиляция, анаболизм (от греч. *anabole* — подъём), или *пластический обмен*, — это совокупность реакций синтеза высокомолекулярных органических веществ из низкомолекулярных органических или неорганических, сопровождающихся поглощением энергии за счёт распада молекул АТФ.

Диссимиляция, катаболизм (от греч. *katabole* — разрушение), или *энергетический обмен*, — это совокупность реакций распада высокомолекулярных органических веществ до низкомолекулярных органических или неорганических, сопровождающихся выделением энергии и запасанием её в синтезируемых молекулах АТФ.

Обмен веществ и превращение энергии являются замкнутым процессом, так как химические элементы, из которых синтезируются органические вещества, переходят от одного организма к другому или выделяются в окружающую среду и вновь поступают в организмы (рис. 66).

Типы обмена веществ. Основной источник энергии на Земле — это Солнце. По способу получения энергии, питания и синтеза органических веществ все организмы разделяют на автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные организмы, или *автотрофы* (от греч. *autos* — сам и *trophe* — пища, питание), синтезируют в клетках своего тела органические вещества из неорганических. К автотрофам принадлежат все зелёные растения и цианобактерии. Автотрофно питаются и хемосинтезирующие бактерии, использующие энергию, которая выделяется при окислении неорганических веществ, например серы, железа, азота.

Гетеротрофные организмы, или *гетеротрофы* (от греч. *heteros* — другой и *trophe* — пища, питание), используют только готовые органические вещества. Источником энергии для них служит энергия, запасённая в органических веществах и выделяющаяся в клетке при их распаде и окислении. К гетеротрофам принадлежат все животные, грибы и большинство бактерий. При гетеротрофной ассимиляции организм с пищей в готовом виде получает органические соединения, которые затем преобразует в своих клетках в собственные органические вещества.

Процессы диссимиляции у организмов также различаются. *Аэробным организмам*, или *аэробам* (от греч. *aer* — воздух и *bios* — жизнь), для жизнедеятельности необходим кислород. Дыхание у них является основной формой диссимиляции. Богатые энергией органические вещества в присутствии кислорода в клетках полностью окисляются до энергетически бедных неорганических веществ — углекислого газа и воды.

Анаэробным организмам, или *анаэробам* (от греч. *an* — отрицательная частица, *aer* — воздух и *bios* — жизнь), кислород не нужен: процессы их жизнедеятельности могут протекать в анаэробных условиях. Органические вещества в этом случае в клетках расщепляются не полностью. Поэтому продукты жизнедеятельности анаэробов могут использовать аэробные организмы. Например, все молочнокислые продукты являются результатом жизнедеятельности анаэробных молочнокислых бактерий.

Большинство организмов на Земле — аэробы: все растения, животные (за исключением некоторых паразитов), основные группы грибов и бактерий. Количество анаэробов значительно меньше: это многие почвенные микроорганизмы (бактерии и грибы), внутренние паразиты, утратившие способность использовать кислород в связи с образом жизни.

Автотрофные и гетеротрофные организмы связаны между собой процессами обмена веществ и превращения энергии. Самая важная группа организмов — фотоавтотрофы. Они способны синтезировать первичные органические вещества из неорганических за счёт энергии света в результате фотосинтеза. Вторая группа — хемоавтотрофные организмы, обеспечивающие себя питательными веществами в результате хемосинтеза.

Роль АТФ в обменных процессах. АТФ является основным веществом, обеспечивающим энергетические процессы в клетке: аккумулирует энергию в процессе энергетического обмена и высвобождает в процессе пластического обмена.

В отличие от круговорота веществ круговорота энергии в природе не происходит. Вначале в энергетический поток вовлекается энергия Солнца. Клетки зелёных растений и цианобактерий в процессе фотосинтеза аккумулируют солнечную энергию, превращая её в энергию химических связей АТФ, а далее в энергию химических связей молекул синтезированных органических веществ. Растения осуществляют первичный синтез органических веществ из неорганических — углекислого газа и воды (рис. 67).

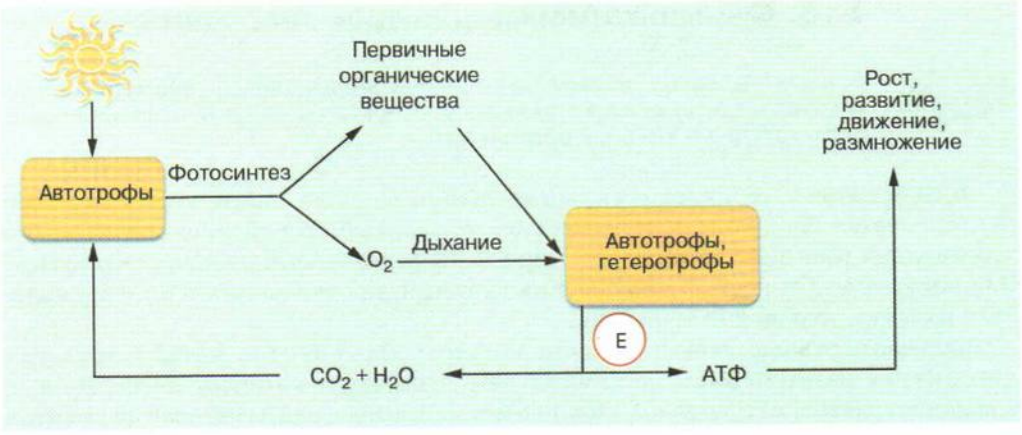


Рис. 67. Круговорот веществ и поток энергии в биосфере

Все остальные организмы используют готовые органические вещества, расщепляют их, а освобождающуюся энергию запасают в молекулах АТФ. Эта энергия расходуется в процессе пластического обмена на синтез органических веществ, специфичных для каждого организма. Часть энергии в процессе обмена веществ постоянно теряется в виде тепла, поэтому организмам необходим постоянный приток энергии из внешней среды.

Таким образом, энергия Солнца аккумулируется в органических веществах, а затем используется в процессе жизнедеятельности организмов. Бóльшая часть энергии выделяется в окружающую среду в виде тепла. Поэтому биосистемы, замкнутые на вещества, разомкнуты на энергию.

Обмен веществ (метаболизм); ассимиляция, анаболизм, или пластический обмен; диссимиляция, катаболизм, или энергетический обмен, автотрофы, гетеротрофы, анаэробы, аэробы.

Вопросы и задания

1. Какие две группы реакций составляют обмен веществ?
2. Охарактеризуйте процессы анаболизма и катаболизма. Какова их взаимосвязь?
3. Какие вы знаете типы обмена веществ? Приведите примеры организмов, отличающихся по использованию источников энергии и кислорода, необходимого для обмена веществ. Какова роль этих организмов в природе?
4. За счёт какой энергии происходит синтез молекулы АТФ?
5. Почему АТФ можно назвать ключевым источником энергии в реакциях обмена веществ? На какие процессы расходуется АТФ?
6. Назовите основной источник энергии на Земле. В результате какого процесса аккумулируется эта энергия?

§ 18. Ферментативные реакции. Ферменты

Вспомните, какие органические вещества выполняют ферментативную функцию. Какое влияние оказывают ферменты на химические реакции, протекающие в клетке и организме?

Любая клетка — животная, растительная, грибная, бактериальная — характеризуется сложной химической деятельностью. В ней происходят сотни химических реакций, которые идут при непосредственном участии ферментов. Важнейшей особенностью химических реакций, протекающих в клетке, является их каталитический характер.

Ферментативные реакции. Специализированные белки, катализирующие химические реакции в клетках, называют *ферментами* (от лат. *fermentum* — брожение, закваска) или *энзимами*. Вещество, которое связывается с ферментом для осуществления химической реакции, называют *субстратом*. Ферменты активизируют субстрат, делают его доступным для проведения химической реакции. Ускоряя химические реакции, эти вещества не влияют на природу конечных продуктов. Небольшое количество фермента может активизировать превращение большого количества субстрата, так как освобождение фермента каждый раз идёт с высокой скоростью.

Сравним скорость действия неорганических катализаторов и ферментов. Для гидролиза белка до аминокислот в лабораторных условиях необходимо в течение 10—15 ч кипятить его в 20-процентном растворе соляной кислоты. Если же к белку при комнатной температуре добавить несколько капель фермента трипсина или химотрипсина, входящих в состав желудочного сока, то гидролиз закончится за 60—80 мин. Сопоставим условия этих двух реакций. Фермент действует в мягких условиях, а скорость реакции с его участием во много раз выше, чем в реакции с неорганическими катализаторами.

Молекулярная масса ферментов колеблется от нескольких тысяч до миллиона. Например, трипсин имеет молекулярную массу 40 000, а синтетаза ВЖК, ускоряющая синтез высших жирных кислот, относится к ферментам-гигантам с молекулярной массой более 1 000 000, причём состоит из целого конвейера белков, объединённых в единую структуру.

Как правило, для высокомолекулярных ферментов характерна четвертичная структура. Например, каталаза, содержащаяся в пероксисомах и расщепляющая пероксид водорода, состоит из 6 субъединиц.

Строение и свойства ферментов. Ферменты имеют белковую природу, причём представляют собой глобулярные белки. Часто ферменты образуют комплексы с небелковыми компонентами: металлами (марганцем, цинком, железом, медью и др.), низкомолекулярными органическими соединениями, витаминами. Например, в каталазе, расщепляющей пероксид водорода, присутствует железо; витамин *PP* (никотиновая кислота) является компонентом

окислительно-восстановительных ферментов; витамин B_1 (тиамин) входит в состав ферментов, отщепляющих углерод от молекул органических веществ.

Несколько ферментов могут следовать один за другим, образуя конвейер, на котором идёт синтез или расщепление химических веществ.

Каждый фермент имеет определённое строение. Как и у всех белков, оно зависит от первичной структуры, которая определяет все остальные структуры, т. е. форму молекулы, её пространственную конфигурацию. Результаты исследований показали, что молекулы ферментов во много раз больше молекул веществ, которые они активируют.

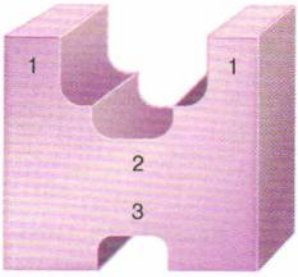


Рис. 68. Схема строения фермента:
1 — субстратный центр;
2 — активный центр;
3 — регуляторный (аллостерический) центр

В реакции непосредственно участвует лишь небольшая часть белка, обычно от 3 до 15 остатков аминокислот. Это каталитическая часть фермента. Остальные аминокислоты белка определяют её конфигурацию, связывают субстрат, присоединяют дополнительные ионы. В сложных белках-ферментах роль каталитического центра может выполнять небелковая часть.

Рассмотрим строение фермента. В ферменте различают три центра: субстратный, активный и регуляторный (аллостерический) (рис. 68).

Субстратный центр служит «якорной» площадкой для соединения фермента с субстратом. При этом между ними возникают определённые связи, позволяющие ферменту удерживать субстрат.

Активный центр фермента является его главной частью. Здесь происходит видоизменение субстрата, он делается доступным для проведения реакции, проходит собственно реакция, образуются продукты или продукт реакции.

Активный и субстратный центры ферментов часто находятся рядом или совпадают. Для работы активного и субстратного центров, т. е. присоединения субстрата и катализа химической реакции, необходима строго определённая форма белка-фермента. Функции активного центра может выполнять небелковый компонент, например витамин, который в этом случае связан с ферментом и составляет единое целое.

Фермент сохраняет свою активность до тех пор, пока в нём поддерживается специфическая конфигурация молекулы, а это связано с третичной и четвертичной структурами белка-фермента. Конфигурация белковой молекулы может изменяться таким образом, чтобы обеспечить быстрый доступ веществ в активный центр или, наоборот, затормозить реакцию. Эту функцию выполняет *регуляторный*, или *аллостерический*, центр фермента. К этому центру могут присоединяться неорганические ионы, низкомолекулярные вещества, которые заставляют молекулу фермента принять такую форму, которая будет способствовать быстрому соединению с субстратом.

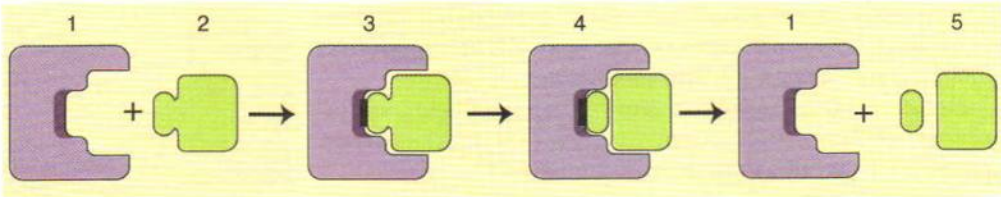


Рис. 69. Механизм действия фермента: *1* — фермент (*E*); *2* — субстрат (*S*); *3* — фермент-субстратный комплекс (*E*—*S*); *4* — фермент-продуктный комплекс (*E*—*P*); *5* — продукты реакции (*P*)

Механизм действия фермента. Рассмотрим общий принцип действия ферментов. В начале химической реакции происходит соединение фермента (*E*) с субстратом (*S*), образуется фермент-субстратный комплекс (*E*—*S*). Далее в активном центре фермента происходят преобразования субстрата, изменяются связи в молекуле субстрата, его конфигурация. Образуется комплекс фермента с видоизменённым субстратом (*E**—*S**). Затем происходит собственно химическая реакция и образуется фермент-продуктный комплекс (*E**—*P*). После окончания реакции комплекс распадается, освобождается продукт (или продукты), а фермент вновь восстанавливается, каким был до начала реакции (*E*, *P*). Теперь он готов к новой ферментативной реакции. Этот процесс можно представить в виде схемы (рис. 69).

На скорость ферментативных реакций могут оказывать влияние различные факторы. Известно, что скорость химических реакций зависит прежде всего от концентрации веществ. У ферментативных реакций есть особенность. Их скорость зависит не столько от концентрации субстрата, сколько от концентрации фермента (рис. 70, *1*, *2*).

Таким образом, скорость реакции прямо пропорциональна концентрации фермента. Однако при увеличении концентрации субстрата она возрастает лишь в начале. Это связано с тем, что число молекул фермента определяет, как быстро будет происходить химическая реакция.

Скорость реакции и активность фермента зависят от температуры, причём она понижается как при низких температурах, так и при высоких. При низких температурах слишком мала энергия активации молекул как субстрата, так и фермента. При высоких температурах белки-ферменты денатурируют, т. е. сворачиваются и полностью разрушаются. Оптимальным считается температурный интервал от 30 до 40 °С (рис. 70, *3*).

На активность фермента и скорость реакции влияет и pH среды (рис. 70, *4*, *5*). Ферменты активны при различной концентрации ионов H^+ и OH^-. Большинство из них работают эффективно в узких пределах pH, чаще в нейтральной среде. Сдвиг концентрации ионов водорода может изменить электрический заряд белка-фермента, что приведёт к изменению конфигурации

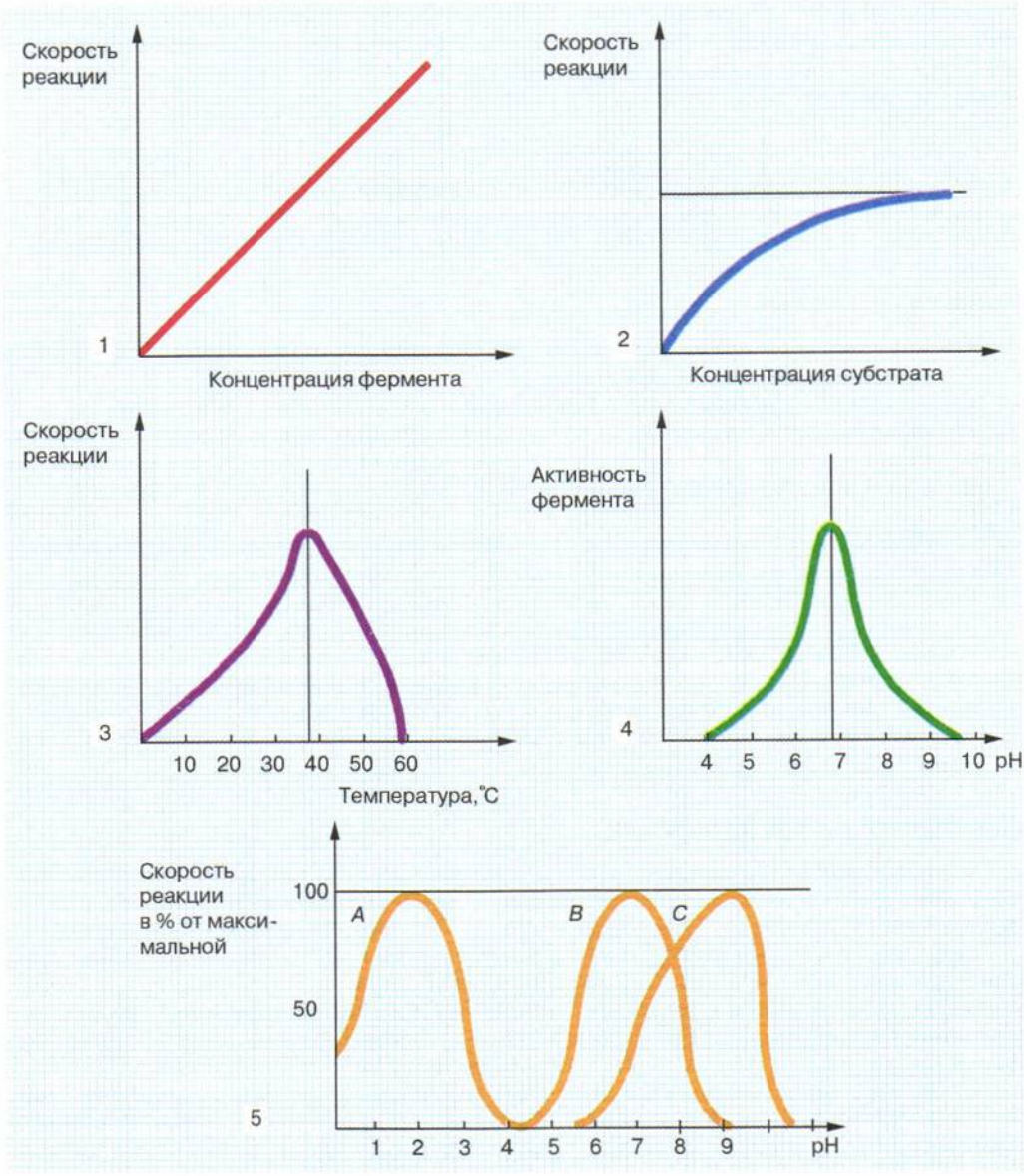


Рис. 70. Зависимость скорости ферментативных реакций от различных факторов: *1* — концентрации фермента; *2* — концентрации субстрата; *3* — температуры; *4* — pH среды; *5* — влияния pH среды на активность ферментов (*A*, *B*, *C*)

молекулы и падению активности. Некоторые ферменты работают в слабощелочной среде, например амилаза слюны. Фермент желудка пепсин наиболее активен в кислой среде. Перепады pH среды также вызывают денатурацию фермента, но она, как правило, обратима.

Фермент (энзим); центры фермента: субстратный, активный, регуляторный (аллостерический).

Вопросы и задания

1. Какова химическая природа ферментов? Охарактеризуйте строение фермента и каждого его центра (см. рис. 68).
2. Объясните последовательность взаимодействия субстрата с ферментом.
3. Как скорость реакции зависит от концентрации фермента и субстрата? Почему при повышении концентрации субстрата скорость реакции возрастает до определённой величины, а далее остаётся неизменной?
4. Рассмотрите график 3 на рис. 70. Как изменяется скорость реакции в пределах 0—40 °С? Какая температура является оптимальной и почему? Как изменяется скорость реакции в интервале от 40 до 60 °С? Ответ поясните.
5. Как изменяется активность фермента в зависимости от pH среды? Почему ферменты работают в основном в среде, близкой к нейтральной, а не в кислых или щелочных средах? Какие ферменты активны в кислой среде?
6. На графике 5 рис. 70 приведены кривые активности трёх ферментов — амилазы слюны, липазы поджелудочной железы и пепсина желудочного сока. Зная, где в пищеварительном тракте находятся эти ферменты, определите, какой график соответствует активности каждого из них.

Дополнительная информация

Одним из наиболее важных отличий ферментов от неорганических катализаторов является их высокая специфичность. Эту удивительную избирательность изучали многие учёные, в частности немецкий химик-органик Эмиль Фишер.

При рассмотрении углеводов мы упоминали о том, что в организме животных и человека отсутствует фермент, расщепляющий целлюлозу, но крахмал и гликоген легко гидролизуются ферментом амилазой. Разница в строении этих углеводов заключается только в том, что в первом случае молекула состоит из остатков β-глюкозы, а в двух других — из остатков α-глюкозы.

Э. Фишер, исследуя специфичность ферментов, высказал предположение о наличии в молекуле фермента участка, структура которого соответствует структуре субстрата, т. е. «субстрат подходит к ферменту, как ключ к замку». Это одно из самых важных свойств ферментов. Они строго специфичны к субстрату. Именно этим обусловлено свойство каждого фермента катализировать только определённую реакцию с данным субстратом или группу похожих реакций, т. е. действовать на какую-то определённую химическую связь. Например, фермент трипсин

расщепляет как природный белок, так и искусственный полипептид, так как действует исключительно на пептидную связь. Фермент амилаза обладает групповой специфичностью и действует на α-гликозидную связь как в молекуле крахмала, так и в молекуле гликогена.

Однако есть такие ферменты, которые катализируют реакцию только с одним-единственным веществом. Такие ферменты обладают строгой специфичностью. Например, фермент ацетилхолинэстераза катализирует только реакцию гидролиза ацетилхолина, играющего роль нейромедиатора. Ацетилхолин обеспечивает передачу нервного импульса от одного нейрона к другому через синапс. Сразу после прохождения ацетилхолина через синаптическую щель вещество должно гидролизоваться, чтобы освободить нейрон для следующего импульса. Фермент ацетилхолинэстераза обладает строгой специфичностью.

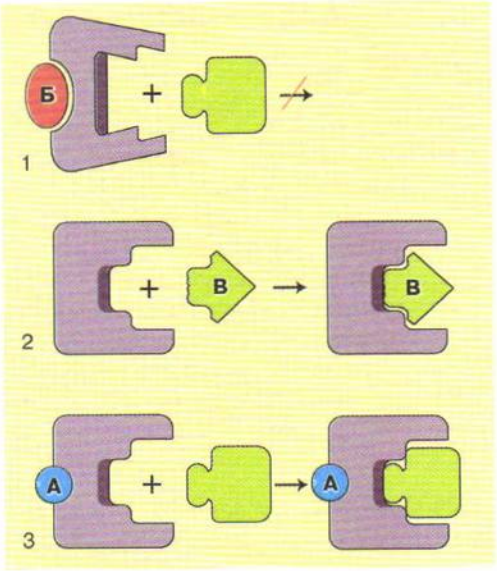


Рис. 71. Действие ингибиторов и активаторов на фермент: *1* — действие неконкурентного ингибитора *Б* приводит к изменению фермента; *2* — конкурентный ингибитор *В* блокирует активный центр; *3* — действие активатора *А* изменяет конфигурацию фермента и облегчает присоединение субстрата

На активность ферментов могут влиять различные низкомолекулярные вещества. Катализаторами активности ферментов являются ионы ряда металлов, которые могут соединяться с ферментом в аллостерическом центре, изменять его конфигурацию и повышать активность. Некоторые ферменты работают только в присутствии определённых ионов (рис. 71).

Ряд низкомолекулярных соединений — ингибиторов, наоборот, замедляет или совсем прекращает работу ферментов. Ингибирование может быть двух типов: конкурентное и неконкурентное. При конкурентном ингибировании низкомолекулярное вещество, похожее по строению на субстрат, занимает его место в активном или субстратном центре фермента. Ингибитор не может реагировать с ферментом и блокирует доступ настоящего субстрата, являясь его конкурентом. Неконкурентный ингибитор не похож на субстрат и не может занять его место в активном центре фермента. Но он легко присоединяется к аллостерическому центру фермента и изменяет его конфигурацию. Активный центр в результате такого присоединения видоизменяется и не способен проводить ферментативную реакцию с субстратом. На свойстве ингибирования ферментов основано действие многих ядов и лекарственных препаратов.

Некоторые ферменты полностью ингибируются ионами тяжёлых металлов — ртути, мышьяка, свинца. Они образуют комплексы с сульфидными группировками и вызывают необратимую денатурацию фермента.

§ 19. Пластический обмен. Фотосинтез

Рассмотрите рис. 72. Какие химические соединения служат исходными веществами, а какие — продуктами фотосинтеза?

Жизнь на Земле зависит от фотосинтеза. Предполагают, что первые организмы располагали избыточным количеством органических соединений, образовавшихся в результате геохимических процессов. Однако бóльшая часть этих веществ была израсходована на заре развития жизни. С тех пор почти все органические вещества производятся в процессе фотосинтеза.

Первичный синтез органических веществ. *Фотосинтез* — это процесс первичного синтеза органических веществ из неорганических (углекислого газа и воды), осуществляемый с использованием энергии Солнца. Общее уравнение фотосинтеза можно представить так:

$$6H_2O + 6CO_2 \xrightarrow{\text{свет (h}\nu\text{)}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2\uparrow$$

Энергетически бедные вещества — вода и углекислый газ — в процессе фотосинтеза превращаются в энергоёмкие органические вещества, при этом солнечная энергия аккумулируется в их химических связях. В результате для организмов становятся доступными энергия и углерод. Кроме того, в процессе фотосинтеза в атмосферу выделяется кислород, необходимый для дыхания.

Фазы фотосинтеза. При анализе общего уравнения фотосинтеза возникает целый ряд вопросов. Как образуется кислород? Какое из двух веществ — вода или углекислый газ — является его поставщиком? Как влияет свет на химические реакции фотосинтеза? Какова его роль в этом процессе? Как происходит связывание углекислого газа?

Эти вопросы долгое время оставались нерешёнными. В 40-х гг. XX в. с помощью метода меченых атомов удалось установить, что кислород образуется не из углекислого газа, как предполагалось долгое время, а из воды. В молекулу воды был введён радиоактивный изотоп кислорода ^{18}O. Эта вода была использована растением для фотосинтеза. Весь радиоактивный кислород оказался выделенным в свободном виде.

$$6CO_2 + 6H_2{}^{18}O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,{}^{18}O_2\uparrow$$

Дальнейшие исследования показали, что фотосинтез протекает в две фазы: световую и темновую (рис. 72).

Всё многообразие реакций, происходящих при этом, можно разделить на две группы:

1) благодаря солнечной энергии происходит фотолиз воды, сопровождающийся образованием водорода и выделением свободного кислорода, одновременно идёт накопление энергии в процессе синтеза АТФ и связывание водорода с переносчиком;

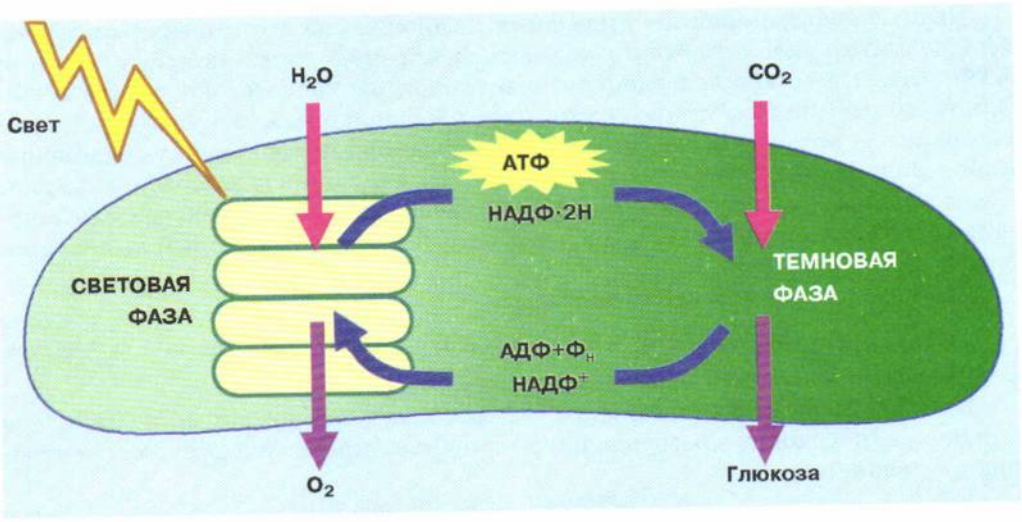


Рис. 72. Общая схема фотосинтеза

2) происходит фиксация углекислого газа, его восстановление водородом и синтез глюкозы за счёт энергии АТФ.

Первая фаза фотосинтеза — световая — протекает только при участии энергии света.

Вторая фаза фотосинтеза — темновая — проходит в строме хлоропластов. Раньше считалось, что для её осуществления свет необязателен. Однако последующие исследования показали, что свет необходим для активизации деятельности ферментов этой фазы. Тем не менее историческое название фазы сохранилось.

Световая фаза. Реакции световой фазы происходят на мембранах тилакоидов хлоропластов. Именно здесь располагается фотосинтетический пигмент — хлорофилл. Существует несколько форм хлорофилла, из них у высших растений встречаются только две формы: *a* и *b*. Их спектры поглощения находятся в разных областях. Хлорофилл способен поглощать кванты света, что приводит к возбуждению его электронов. Наиболее интенсивно процесс происходит в красном спектре. Чем выше энергия света, тем больше возможность перехода электронов в возбуждённое состояние (рис. 73). В *световую фазу* протекают следующие параллельно происходящие процессы:

1) возбуждение хлорофилла и перемещение электронов;

2) фотолиз воды и образование кислорода;

3) синтез молекул АТФ;

4) соединение водорода со специальным переносчиком НАДФ$^+$ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат) и образование НАДФ·2Н.

Кванты света, попав на хлорофилл, выбивают из его молекулы возбуждённые электроны, которые проходят по мембране и достигают места синтеза АТФ, где выделившаяся энергия электронов расходуется на синтез АТФ. Одновременно под действием света идёт расщепление молекулы воды и образование ионов водорода. На мембране тилакоидов происходит соединение ионов водорода с переносчиком НАДФ$^+$ за счёт электронов хлорофилла. Образовавшиеся при фотолизе воды ионы кислорода отдают электроны молекулам хлорофилла и превращаются в свободный кислород, который выделяется в атмосферу (рис. 74).

Суммарная реакция световой фазы:

$$H_2O + НАДФ^+ + 2АДФ + 2Ф_н \longrightarrow НАДФ\cdot 2H + 2АТФ + {}^1/_2O_2\uparrow$$

Рассмотрим каждый из этих процессов подробно.

Под действием солнечной энергии хлорофилл, расположенный на мембране тилакоида, переходит в возбуждённое состояние, становится донором электронов и окисляется:

$$\text{хлорофилл} \xrightarrow{\text{свет (h}\nu\text{)}} \text{хлорофилл}^{2+} + 2\bar{e} \qquad (1)$$

Известны два типа фотосинтетических систем, содержащих хлорофилл, — ФС I (фотосинтетическая система I) и ФС II (фотосинтетическая система II). Каждая фотосистема способна поглощать кванты света и испускать возбуждённые электроны, которые попадают на электронно-транспортную цепь

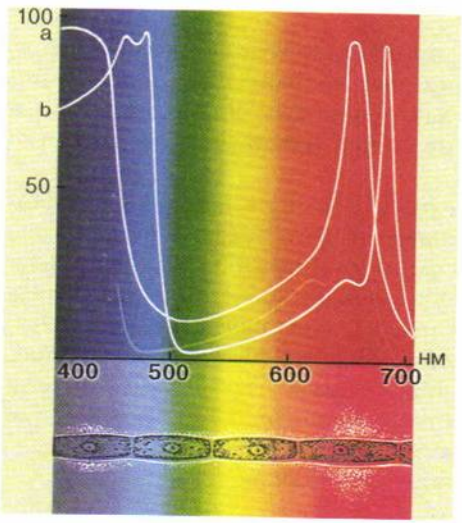


Рис. 73. Интенсивность фотосинтеза (хлорофиллов *a* и *b*) при разной длине волны

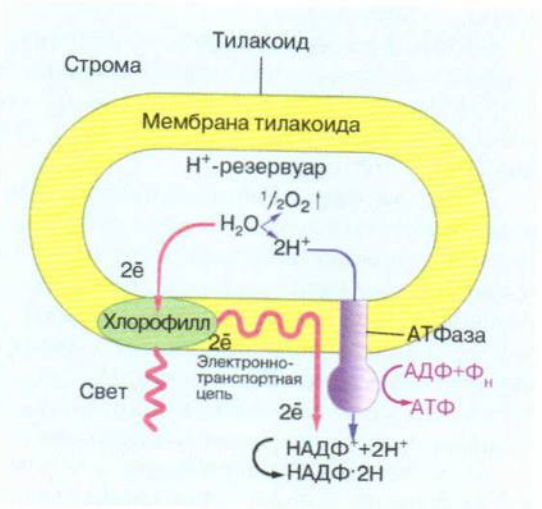


Рис. 74. Общая схема процессов световой фазы фотосинтеза, протекающей в тилакоиде

ферментов, расположенных на мембране тилакоидов. Эти процессы в обеих фотосистемах протекают синхронно (рис. 75).

Хлорофилл ФС II, поглощая кванты света, испускает возбуждённые электроны. За счёт энергии этих электронов, летящих по цепи от ФС II к ФС I, происходит синтез АТФ.

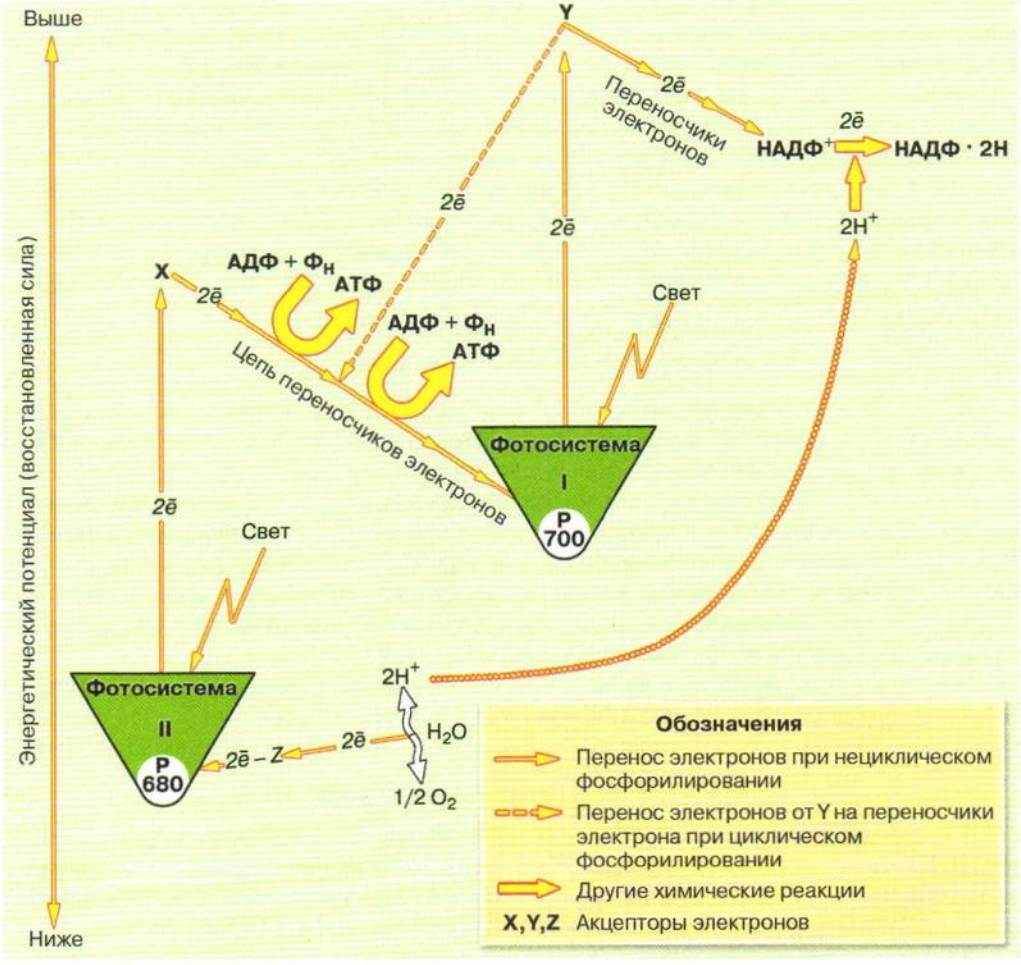


Рис. 75. Схема переноса электронов хлорофилла в процессе синтеза АТФ (фосфорилировании). При нециклическом фосфорилировании за счёт энергии ФС II идёт синтез АТФ, а за счёт электронов ФС I идёт синтез НАДФ · 2H. При циклическом фосфорилировании работает только ФС I и происходит синтез АТФ

Процесс образования АТФ называется *фосфорилированием*:

$$АДФ + Ф_н \xrightarrow{E} АТФ, \quad (2)$$

где $Ф_н$ — неорганический фосфат (H_3PO_4), Е — энергия.

Электроны ФС II, потерявшие энергию, попадают на ФС I, которая является их конечным акцептором. Одновременно под действием света происходит возбуждение хлорофилла в ФС I. Электроны, покидающие хлорофилл этой фотосистемы, также движутся по электронно-транспортной цепи. Но за счёт их энергии идёт соединение протонов H^+ с переносчиком $НАДФ^+$.

Одновременно под действием света происходит разложение молекулы воды — *фотолиз*. Световую фазу иначе называют фотолизом воды.

Молекула воды разлагается, образуя два протона и свободный кислород, который в качестве побочного продукта выделяется в атмосферу. При этом освобождаются два электрона, которые захватываются хлорофиллом ФС II, потерявшим свои электроны, и он восстанавливается. Электроны, отданные молекулой воды, как бы восполняют электроны, потерянные хлорофиллом.

$$H_2O - 2\bar{e} \longrightarrow 2H^+ + {}^1/_2O_2\uparrow \quad (3)$$
$$\text{хлорофилл}^{2+} + 2\bar{e} \longrightarrow \text{хлорофилл}$$

Фотолиз воды идёт на внутренней поверхности мембраны тилакоида, которая непроницаема для ионов водорода. Они скапливаются в так называемом H^+-резервуаре в тилакоидном пространстве (см. рис. 74).

На мембране имеются специальные протонные каналы, по которым в определённый момент ионы водорода могут переходить в строму хлоропласта. Каналы связаны с ферментом АТФазой (АТФ-синтетазой), катализирующей синтез молекул АТФ. Через каналы происходит перекачивание протонов в строму. Когда возбуждённые электроны доходят до протонного канала, он открывается и в него устремляются ионы водорода.

На наружной мембране тилакоида скапливаются молекулы переносчика водорода в окисленном состоянии в виде $НАДФ^+$. Они принимают электроны от ФС I и за счёт их энергии соединяются с ионом H^+ с образованием $НАДФ \cdot 2H$.

$$НАДФ^+ + 2H^+ + 2\bar{e} \longrightarrow НАДФ \cdot 2H \quad (4)$$

Таким образом, синтез АТФ и $НАДФ \cdot 2H$ протекает на мембранах тилакоидов и сопряжён с переносом возбуждённых электронов по электронно-транспортной цепи. Энергия Солнца преобразуется в энергию возбуждённых электронов, а далее запасается в молекулах АТФ и $НАДФ \cdot 2H$.

Темновая фаза. Восстановление углекислого газа и синтез глюкозы происходят в *темновую фазу* фотосинтеза.

Реакции темновой фазы протекают в строме хлоропластов, куда поступают молекулы $НАДФ \cdot 2H$, АТФ и углекислый газ из атмосферы. В отличие от реакций первой фазы здесь имеют место циклические процессы. Последовательность

циклических реакций темновой фазы была описана американским учёным-биохимиком Мэлвином Кальвином и получила название *цикла Кальвина* (рис. 76). Здесь происходит связывание молекул CO_2, активирование соединений за счёт АТФ (фосфорилирование), восстановление углерода водородом НАДФ·2Н и синтез глюкозы. Источником энергии для реакций темновой фазы является синтезированная в световую фазу АТФ.

Рис. 76. Общая схема темновых реакций фотосинтеза. Цикл Кальвина

В строме хлоропласта постоянно присутствует пятиуглеродный углевод (рибоза), связанный с двумя остатками фосфорной кислоты, — рибулозодифосфат. Это вещество как бы начинает цикл. Первая реакция связана с соединением молекул углекислого газа с рибулозодифосфатом — C_5-углеводом. Происходит фиксация неорганического углерода (рис. 77). Образующееся шестиуглеродное соединение неустойчиво и распадается на две триозы (C_3-углеводы). Далее происходит активирование этих молекул за счёт соединения с одним фосфатом из молекулы АТФ. Энергия АТФ расходуется

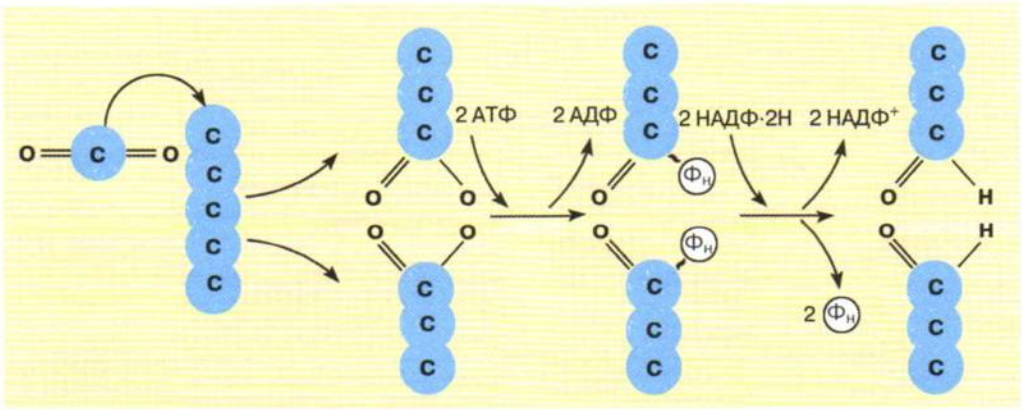


Рис. 77. Фиксация углекислого газа, его фосфорилирование и восстановление

на синтез триозофосфатов. После этого происходит их восстановление молекулами НАДФ·2Н.

Судьба образовавшихся молекул триоз различна:

1) две молекулы триозы соединяются между собой, и образуется глюкоза, которая превращается в другие моно-, ди- и полисахариды:

$$2C_3 \longrightarrow C_6H_{12}O_6;$$

2) триозы могут использоваться для синтеза аминокислот, глицерина, высших жирных кислот;

3) часть триоз продолжает участвовать в циклических реакциях и превращается в рибулозодифосфат, который вновь начинает цикл.

Так как в каждом цикле присоединяется только одна молекула CO_2, то для создания одной новой молекулы глюкозы цикл должен повториться шесть раз, т. е. должно усвоиться шесть молекул CO_2.

Общее уравнение темновой фазы фотосинтеза:

$$6CO_2 + 12НАДФ\cdot2Н + 12АТФ \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 12НАДФ^+ + 12АДФ + 12Ф_н$$

Освобождённые молекулы АДФ и $НАДФ^+$ вновь возвращаются к мембранам тилакоидов для участия в световых реакциях.

Влияние на скорость фотосинтеза различных факторов. Интенсивность фотосинтеза зависит от целого ряда факторов. Во-первых, от длины световой волны. Наиболее интенсивно процесс протекает под действием волн сине-фиолетовой и красной частей солнечного спектра (см. рис. 73). Кроме того, на скорость фотосинтеза влияет степень освещённости, и до определённого момента скорость процесса возрастает пропорционально количеству света, но далее уже не зависит от него (рис. 78).

Рис. 78. Зависимость скорости фотосинтеза от различных факторов

Другим фактором является концентрация углекислого газа. Чем она выше, тем интенсивнее идёт процесс фотосинтеза. В обычных условиях недостаток углекислого газа — главный ограничивающий фактор, так как в атмосферном воздухе его содержится небольшой процент. Однако в тепличных условиях можно устранить этот дефицит, что благоприятно скажется на скорости фотосинтеза и темпе роста растений.

Немаловажным фактором интенсивности фотосинтеза является температура. Все реакции фотосинтеза катализируются ферментами, для которых оптимальной температурой является интервал 25—30 °С. При более низких температурах скорость действия ферментов резко снижается.

Вода — важный фактор, влияющий на фотосинтез. Однако оценить количественно этот фактор невозможно, поскольку вода участвует во многих других обменных процессах, происходящих в растительной клетке.

Значение фотосинтеза. Фотосинтез является основополагающим процессом в живой природе. Благодаря ему из неорганических веществ — углекислого газа и воды — при участии энергии солнечного света зелёные растения синтезируют органические вещества, необходимые для жизнедеятельности всего живого на Земле. Первичный синтез этих веществ обеспечивает осуществление процессов ассимиляции и диссимиляции у всех организмов.

Продукты фотосинтеза — органические вещества — используются организмами:

- для построения клеток;
- как источник энергии для процессов жизнедеятельности.

Человек использует созданные растениями вещества:

- в качестве продуктов питания (плоды, семена и др.);
- в качестве источников энергии (уголь, торф, древесина);
- как строительный материал в производстве мебели и т. д.

Человечество своим существованием обязано фотосинтезу. Все запасы горючего на Земле — это продукция фотосинтеза. Используя ископаемое топливо, мы получаем энергию, запасённую в результате фотосинтеза древними растениями, существовавшими в прошлые геологические эпохи.

Одновременно с синтезом органических веществ в атмосферу Земли выделяется побочный продукт фотосинтеза — кислород, который необходим для дыхания организмам. Без кислорода жизнь на нашей планете невозможна. Его запасы постоянно расходуются на процессы горения, окисления, дыхания, происходящие в природе. По подсчётам учёных, без фотосинтеза весь запас кислорода был бы израсходован в течение 3000 лет. Следовательно, фотосинтез имеет величайшее значение для жизни на Земле.

Фотосинтез; фазы фотосинтеза: световая, темновая; фосфорилирование; фотолиз; НАДФ$^+$ (переносчик водорода); цикл Кальвина.

Вопросы и задания

1. В каких органоидах идёт процесс фотосинтеза? Какое они имеют строение?
2. Где в клетке располагается пигмент хлорофилл? Какова его роль в реакциях фотосинтеза? Как воздействуют на хлорофилл кванты света?
3. Как происходит фотолиз воды? Объясните роль H^+-резервуара. Как происходит восстановление потерянных хлорофиллом электронов?
4. Как используется энергия возбуждённых электронов? Какова роль каналов АТФазы? Какое вещество образуется при фосфорилировании?
5. Какое вещество связывает протоны? Как происходит этот процесс?
6. В какой части хлоропластов протекают реакции световой фазы? Назовите основные реакции, вызываемые светом. Напишите их уравнения.
7. В какой части хлоропластов протекают реакции темновой фазы? Назовите основные реакции этой фазы. Напишите их уравнения.
8. За счёт какой энергии осуществляются циклические реакции в темновой фазе?
9. Почему при фотосинтезе используется только 1% солнечной энергии? Какова судьба остальной энергии, поглощённой растением?
10. Сравните световую и темновую фазы фотосинтеза. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Фазы фотосинтеза

Параметры для сравнения	Световая фаза	Темновая фаза
Место протекания реакций		
Условия реакций		
Исходные вещества		
Продукты реакции		
Источник энергии		
Суммарное уравнение		

Дополнительная информация

В течение многих веков учёные-биологи пытались разгадать тайну зелёного листа. Долгое время считалось, что растения создают питательные вещества из воды и минеральных веществ. Это убеждение было связано с экспериментом голландского исследователя Яна ван Гельмонта, проведённым ещё в XVII в. Он посадил деревце ивы в кадку, точно измерив массу растения (2,3 кг) и сухой почвы (90,8 кг). В течение пяти лет он только поливал растение, ничего не внося в почву. Через пять лет масса дерева увеличилась на 74 кг, тогда как масса почвы уменьшилась лишь на 0,06 кг. Я. ван Гельмонт сделал вывод, что растение образует все вещества из воды. Таким образом, учёный экспериментально установил одно вещество, которое усваивает растение при фотосинтезе.

Первую попытку научного определения функции зелёного листа предпринял в 1667 г. итальянский натуралист Марчелло Мальпиги, основатель анатомии растений. Он заметил, что если у проростков тыквы оторвать первые зародышевые листочки, то растение перестаёт развиваться. Изучая строение растений, М. Мальпиги высказал следующее предположение: под действием солнечных лучей в листьях растения происходят какие-то преобразования и испаряется вода. Однако на эти предположения в то время не обратили особого внимания.

Через 100 лет швейцарский учёный Шарль Бонне отметил любопытный факт: листья растений, погружённые в воду и выставленные на солнце, покрываются пузырьками воздуха. Ш. Бонне попытался определить, откуда берётся воздух — из растений или из воды. Он поставил опыт: взял стакан с прокипячённой водой, т. е. не содержащей воздуха, и поместил в неё листья растения. Пузырьки не появлялись. Отсюда учёный заключил, что пузырьки выделяются не из листьев, а из воды на поверхности листьев. Тогда Ш. Бонне решил видоизменить опыт. Через газоотводную трубку он несколько раз подышал в воду и заметил, что пузырьки снова стали появляться. На основании этого был сделал вывод: растение не играет существенной роли в процессе выделения пузырьков, они собираются из воды на поверхности листа. Вывод оказался неверным.

Открытие роли зелёного листа принадлежит не биологу по профессии, а химику, англичанину Джозефу Пристли. В 1772 г., изучая значение воздуха для горения веществ и дыхания, он поставил следующий опыт. Под стеклянный колпак, под которым потухла свеча, он поместил мяту и оставил на некоторое время. Растение не погибло, а, наоборот, дало новые листья. А когда он внёс туда горящую лучину, то она ярко вспыхнула. Воздух под колпаком вновь стал «хорошим». Дж. Пристли сделал важный вывод: растения улучшают воздух и делают его пригодным для дыхания и горения. Так впервые была установлена роль зелёных растений. Проводя свои дальнейшие опыты, Дж. Пристли обратил внимание на то, что растения улучшают воздух на свету. Он первым высказал предположение о роли света в жизнедеятельности растений.

Позже, в 1800 г., швейцарский учёный Жан Сенебье научно разъяснил сущность этого процесса, попытался разобраться в физико-химической стороне вопроса. К этому времени французский химик Антуан Лавуазье уже открыл кислород и изучил его свойства. Ж. Сенебье установил, что листья растений разлагают углекислый газ и выделяют кислород только под действием солнечного света.

Многие учёные, пытаясь разгадать тайну зелёного листа, внесли большой вклад в физиологию растений. Во второй половине XIX в. была получена спиртовая вытяжка из листьев растений зелёного цвета с сильной кроваво-красной флюоресценцией. Это вещество назвали хлорофиллом.

Новой вехой в развитии знаний о фотосинтезе можно считать сделанное немецким естествоиспытателем Робертом Майером открытие поглощения растением энергии солнечного света и превращения её в энергию химических связей органических веществ. Он впервые пришёл к заключению, что количество запасающегося в растении углерода в виде органических веществ напрямую зависит от количества падающего на растение света.

Важный вклад в изучение процесса фотосинтеза внёс русский учёный Климент Аркадьевич Тимирязев. Он исследовал влияние различных участков спектра

Климент Аркадьевич Тимирязев (1843—1920)

солнечного света на процесс фотосинтеза. Ему удалось установить, что именно в красных лучах фотосинтез протекает наиболее эффективно, и доказать, что интенсивность этого процесса соответствует поглощению света хлорофиллом.

К. А. Тимирязев подчеркнул, что, усваивая углерод, растение усваивает и солнечный свет, переводя его энергию в энергию органических веществ. В книге «Солнце, жизнь и хлорофилл» он подробно описал и научно обосновал свои опыты. Методы и приёмы лабораторных исследований К. А. Тимирязева использовались другими учёными для последующих работ по изучению фотосинтеза. Актом авторитетного признания научных заслуг учёного явилось приглашение К. А. Тимирязева в 1903 г. в Лондонское королевское общество для чтения знаменитой лекции «Космическая роль растений». Он был избран почётным доктором ряда западноевропейских университетов.

§ 20. Хемосинтез

Вспомните, в результате каких процессов на Земле создаются первичные органические вещества. Какой ещё источник энергии, кроме Солнца, может использоваться для реакций этого синтеза?

На Земле встречаются организмы, способные извлекать энергию путём окисления различных неорганических веществ и использовать её для фиксации углекислого газа в органических веществах без участия света. Такой процесс синтеза органических веществ из неорганических за счёт энергии окисления неорганических веществ называют *хемосинтезом*.

Хемосинтезирующие организмы были открыты русским микробиологом Сергеем Николаевичем Виноградским в 1887 г. Все хемосинтезирующие организмы являются бактериями (рис. 79).

Разнообразие хемосинтетиков. В зависимости от того, окисление какого вещества сопровождается выделением энергии, различают нитрифицирующие бактерии, железобактерии, серобактерии, водородные бактерии. В клетках этих организмов отсутствуют специализированные мембранные органоиды, а процессы хемосинтеза происходят на внутренних выростах плазматической мембраны — мезосомах (см. рис. 65).

Источником водорода в окислительно-восстановительных реакциях является не только вода, но и другие неорганические вещества, например сероводород — H_2S и водород — H_2. Углерод бактерии-хемосинтетики извлекают из углекислого газа. Рассмотрим химические процессы, которые протекают в клетках некоторых *хемосинтезирующих бактерий*.

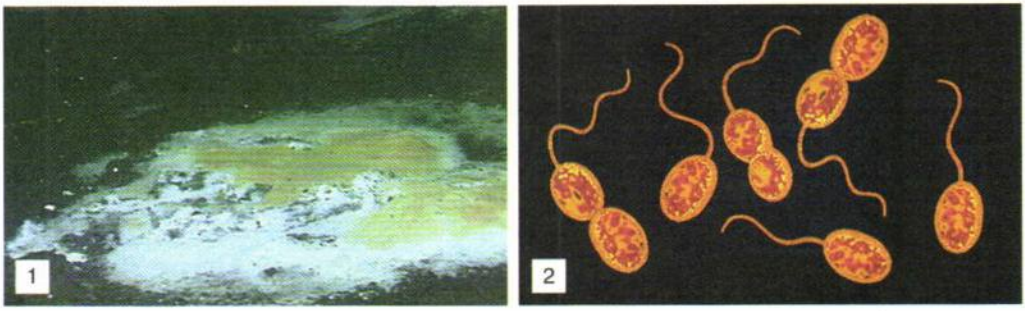


Рис. 79. Хемосинтезирующие бактерии: *1* — колония на дне моря; *2* — серобактерии

Нитрифицирующие бактерии, например нитрозомонас и нитробактер, населяют почву, где осуществляют окисление аммиака, образующегося при гниении органических остатков, до солей азотной кислоты. Процесс окисления идёт в два этапа. Сначала образуются соли азотистой кислоты — нитриты, а затем соли азотной кислоты — нитраты:

$$2NH_3 + 3O_2 \xrightarrow{\text{нитрозомонас}} 2HNO_2 + 2H_2O + E$$

$$2HNO_2 + O_2 \xrightarrow{\text{нитрозомонас}} 2HNO_3 + E$$

Железобактерии, например кренотрикс и лептотрикс, окисляют двухвалентное железо в трёхвалентное, процесс сопровождается выделением энергии. Получившийся в результате такой реакции гидроксид железа оседает, образуя так называемую болотную железную руду:

$$4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O \longrightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2\uparrow + E$$

Серобактерии — бежиатоа, тиотрикс — обитают в водоёмах с высоким содержанием сероводорода. Например, их очень много в Чёрном море, воды которого на глубине насыщены сероводородом (см. рис. 79). Серобактерии окисляют сероводород до свободной кристаллической серы, а в дальнейшем окисляют серу до серной кислоты:

$$2H_2S + O_2 \longrightarrow 2H_2O + 2S + E$$

$$2S + 3O_2 + 2H_2O \longrightarrow 2H_2SO_4 + E$$

Водородные бактерии широко распространены в почве, где окисляют водород, постоянно образующийся при анаэробном (бескислородном) разложении органических остатков, до воды:

$$2H_2 + O_2 \longrightarrow 2H_2O + E$$

Все перечисленные бактерии являются аэробами и окисляют неорганические вещества в присутствии кислорода. Высвобождающаяся при этом энергия запасается в синтезированных молекулах АТФ. Эта энергия потом используется для образования органических веществ.

В анаэробных условиях некоторые хемосинтетики, например сульфатные бактерии, восстанавливают сульфаты и извлекают из них водород. К анаэробам относят и денитрифицирующие бактерии, восстанавливающие в почве свободный азот из соединений аммиака.

Значение хемосинтеза. Хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в природе и жизни человека. Нитрифицирующие и денитрифицирующие бактерии участвуют в круговороте азота, повышают плодородие почвы. Так, клубеньковые бактерии из рода *Ризобиум*, живущие в корнях бобовых растений, связывают атмосферный азот, переводя его в соединения, доступные для растений. Железобактерии в прошлые геологические эпохи участвовали в образовании залежей железных и марганцевых руд на нашей планете. Водородные бактерии человек использует для получения пищевого и кормового белка, а также для регенерации атмосферы в замкнутых пространствах, например на водоочистных станциях при биологической очистке воды.

Хемосинтез; хемосинтезирующие бактерии: нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии, водородные бактерии.

Вопросы и задания

1. Какой ещё способ синтеза первичных органических веществ, кроме фотосинтеза, существует на Земле? Каково его значение?
2. Чем хемосинтезирующие бактерии отличаются от фотосинтезирующих организмов?
3. Как вы думаете, почему в процессе эволюции фотосинтезирующие организмы получили приоритетное развитие по сравнению с хемосинтетиками? Ответ поясните.

§21. Энергетический обмен

Вспомните, какие органические вещества выполняют в клетке энергетические функции. С каким универсальным источником энергии связаны превращения этих веществ?

Клетка и организм нуждаются в энергии для своей жизнедеятельности: движения, роста, развития и т. д. Откуда они берут эту энергию?

Вам уже известно, что энергия запасается в органических веществах при фотосинтезе и хемосинтезе. Процесс выделения и преобразования энергии при расщеплении органических веществ называется диссимиляцией или энергетическим обменом. Рассмотрим его протекание в организмах животных и человека, где он складывается из трёх последовательных этапов.

Первый этап энергетического обмена — *подготовительный*. Пища поступает в организм животных и человека в виде сложных высокомолекулярных соединений. Прежде чем попасть в клетки и ткани, эти органические вещества должны превратиться в низкомолекулярные соединения, более доступные для клеточного усвоения.

На этом этапе происходит гидролитическое расщепление органических веществ, идущее при непосредственном участии воды. Этот процесс протекает в пищеварительном тракте организма, а на клеточном уровне — в лизосомах под действием гидролитических ферментов.

Реакции подготовительного этапа:

белки + H_2O ⟶ аминокислоты + Q;

жиры + H_2O ⟶ глицерин + высшие жирные кислоты + Q;

полисахариды + H_2O ⟶ глюкоза + Q.

Так, в организме человека белки расщепляются в желудке и в двенадцатиперстной кишке под действием ферментов (пепсина, трипсина, химотрипсина и др.) до аминокислот. Расщепление полисахаридов начинается в ротовой полости, а продолжается в двенадцатиперстной кишке при участии фермента слюны амилазы. В двенадцатиперстной кишке под действием ферментов липаз расщепляются и жиры.

Образующиеся низкомолекулярные вещества поступают в кровь и доставляются ко всем органам и клеткам. В клетках они проникают в лизосомы или непосредственно в цитоплазму. На клеточном уровне расщепление происходит в лизосомах, в этом случае вещества сразу же поступают в цитоплазму.

На первом этапе энергетического обмена идёт подготовка веществ к внутриклеточному расщеплению. Вся энергия, выделяющаяся на подготовительном этапе, рассеивается в виде тепла.

Второй этап энергетического обмена происходит в бескислородных условиях, поэтому его называют *бескислородным* или *анаэробным*.

Рассмотрим расщепление глюкозы как одного из ключевых веществ энергетического обмена в клетке. Многие другие органические вещества на разных стадиях втягиваются в процессы её превращения. Бескислородное расщепление глюкозы называют *гликолизом*.

Процесс гликолиза протекает в цитоплазме. Глюкоза претерпевает ряд последовательных превращений. Вначале одна её молекула изомеризуется, фосфорилируется (активируется двумя молекулами АТФ), превращаясь во фруктозодифосфат, который далее распадается на два триозофосфата (глицерофосфат). Триозы окисляются, теряя два атома водорода, которые соединяются с переносчиком водорода НАД$^+$ (никотинамидадениндинуклеотид). Он является таким же переносчиком водорода, как и НАДФ$^+$, но участвует в реакциях энергетического обмена. Восстановленные молекулы НАД·2Н в дальнейшем поступают в митохондрии, где окисляются, отдавая водород.

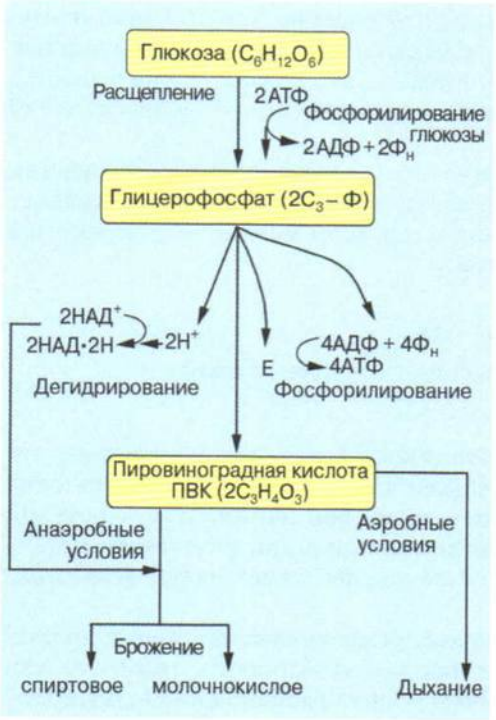


Рис. 80. Схема процесса гликолиза

После ряда реакций образуются две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК). В процессе превращения глюкозы в две молекулы ПВК синтезируются четыре молекулы АТФ. Таким образом, выделяющаяся в результате реакций расщепления глюкозы энергия частично запасается в двух молекулах АТФ, а частично расходуется в виде тепла (рис. 80).

Гликолиз заканчивается образованием ПВК. В зависимости от типа клеток и организмов пировиноградная кислота может превращаться в молочную кислоту, спирт или другие органические вещества. У человека при интенсивной мышечной работе ПВК превращается в молочную кислоту, которая вызывает болевые ощущения в мышцах. В дальнейшем молочная кислота вновь переходит в ПВК. У анаэробных организмов бескислородные процессы называют *брожением*.

Рассмотрим обобщённую схему реакций гликолиза:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2C_3H_6O_3$$

$$2C_3H_6O_3 + 2НАД^+ \longrightarrow 2C_3H_4O_3 + 2НАД\cdot 2Н$$

$$2АДФ + 2Ф_н \quad 2АТФ$$

Молочнокислое брожение:

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow \underset{\text{ПВК}}{2C_3H_4O_3} + 2НАД\cdot 2Н \longrightarrow \underset{\text{молочная кислота}}{2C_3H_6O_3}$$

$$2АДФ + 2Ф_н \quad 2АТФ$$

Спиртовое брожение:

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow \underset{\text{ПВК}}{2C_3H_4O_3} + 2НАД\cdot 2Н \longrightarrow \underset{\text{этиловый спирт}}{2C_2H_5OH} + 2CO_2\uparrow$$

$$2АДФ + 2Ф_н \quad 2АТФ$$

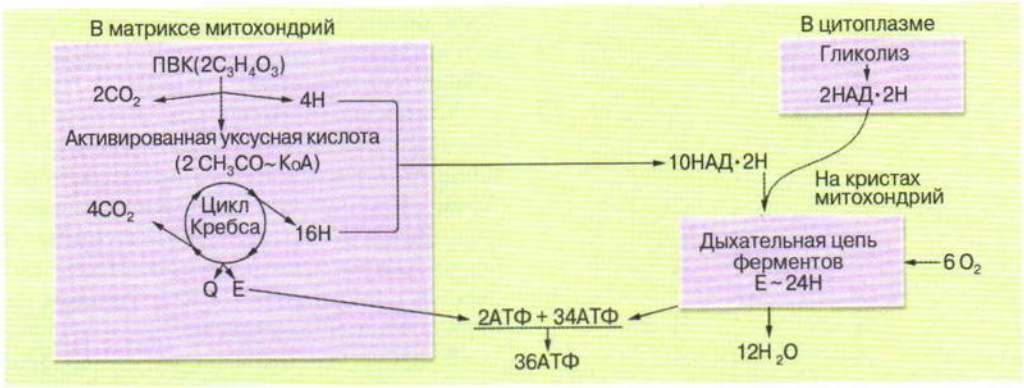


Рис. 81. Схема биологического окисления ПВК в митохондриях

Третий этап энергетического обмена — *кислородный*, или *аэробный*, происходит только в присутствии кислорода. Иначе его ещё называют *биологическим окислением* или *дыханием*. Биологическое окисление протекает в митохондриях, где пировиноградная кислота преобразуется в уксусную кислоту, соединяясь с веществом-переносчиком коэнзимом А (КоА). Образующийся ацетил-КоА вступает в серию циклических реакций (рис. 81).

Циклические реакции, в которых происходит преобразование ПВК, носят название *цикла Кребса*. В результате этих реакций происходит последовательное декарбоксилирование — образование углекислого газа и окисление, т. е. отщепление водорода. В процессе окисления из двух молекул ПВК образуются 2АТФ, углекислый газ и высвобождаются атомы водорода, которые связываются с $НАД^+$. Этот процесс происходит в матриксе митохондрий. Образовавшийся углекислый газ выделяется из клетки и выводится из организма.

Суммарное уравнение реакций в цикле Кребса:

$$2C_3H_4O_3 + 6H_2O + 10НАД^+ \longrightarrow 6CO_2 + 10НАД \cdot 2H$$

Проследим теперь путь переносчика НАД·2H. Молекулы НАД·2H поступают на кристы митохондрий, где расположена дыхательная цепь ферментов. На мембране крист митохондрий атомы водорода отщепляются от переносчика с одновременным снятием электронов. Каждая молекула восстановленного НАД·2H отдаёт два атома водорода и два электрона. Атомы водорода превращаются в протоны и перекачиваются через мембрану митохондрий: с внутренней стороны на наружную сторону (рис. 82).

Энергия высвобожденных электронов очень велика. Эти электроны поступают на дыхательную цепь ферментов, которая состоит из белков-переносчиков — цитохромов. Перемещаясь по этой системе каскадно, как бы «падая вниз»,

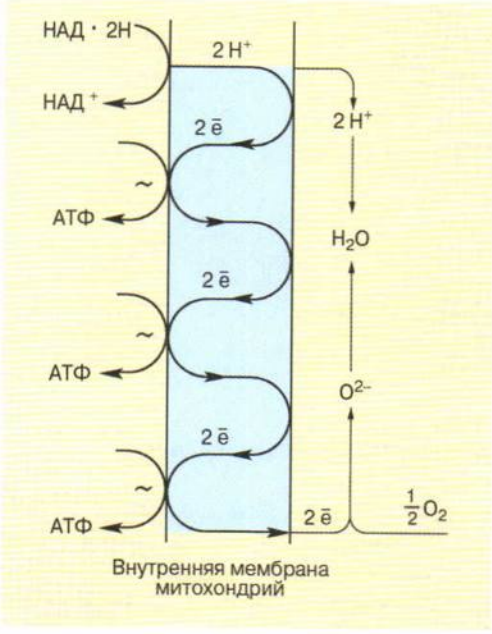


Рис. 82. Окислительное фосфорилирование. Схема работы дыхательной цепи ферментов

электрон теряет энергию. За счёт энергии «падающего» электрона фермент АТФаза синтезирует молекулы АТФ.

Конечным акцептором электронов является молекула кислорода, поступающая в митохондрии при дыхании. Атомы кислорода на наружной стороне мембраны принимают электроны и заряжаются отрицательно. Ионы водорода соединяются с кислородом, и образуются молекулы воды.

В процессе окисления одной молекулы НАД·2Н синтезируется три молекулы АТФ. В результате реакций биологического окисления двух молекул ПВК в митохондриях синтезируются 36 молекул АТФ.

Синтез молекул АТФ, сопряжённый с процессом окисления водорода, называется *окислительным фосфорилированием*. Этот процесс был открыт и изучен отечественным учёным Владимиром Александровичем Энгельгардтом в 1931 г.

Обобщённое уравнение реакции кислородного этапа выглядит следующим образом:

$$2C_3H_4O_3 + 4H + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$

$$36АДФ + 36Ф_н \longrightarrow 36АТФ$$

При расщеплении глюкозы на двух этапах энергетического обмена образуется всего 38 молекул АТФ, причём основная часть при кислородном дыхании, или биологическом окислении.

Суммарное уравнение энергетического обмена глюкозы:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2\uparrow + 6H_2O + E \longrightarrow Q \text{ (тепло)}$$

$$\downarrow$$

$$38АДФ + 38Ф_н \longrightarrow 38АТФ$$

Выход молекул АТФ в процессе кислородного окисления глюкозы в 19 раз больше, чем при бескислородном расщеплении. Такой выигрыш энергии обеспечил преимущественное развитие на нашей планете аэробных организмов по сравнению с анаэробными.

Эффективность энергетического обмена. В результате всех реакций энергетического обмена на двух этапах образуется 38 молекул АТФ. Энергия, запасённая в 1 моль АТФ, составляет 30,6 кДж/моль.

Всего при аэробном окислении глюкозы на двух этапах освобождается $E_{общ}$ = 2880 кДж/моль, из них 1162,8 кДж/моль запасается в виде молекул АТФ (38 · 30,6 = 1162,8 кДж/моль).

Эффективность аэробного дыхания = (38 · 30,6 : 2880) · 100 % = 40,37 %.

При анаэробном дыхании запасается лишь 2 молекулы АТФ. Рассчитаем эффективность этих процессов.

Спиртовое брожение: $E_{общ}$ = 210 кДж/моль.

Эффективность = (2 · 30,6 : 210) · 100 % = 29,14 %.

Молочнокислое брожение (гликолиз в мышцах):

$E_{общ}$ = 150 кДж/моль.

Эффективность = (2 · 30,6 : 150) · 100 % = 40,8 %.

Сравним эти данные с КПД различных двигателей. В лучших турбинах КПД составляет 20—25 %. В двигателях внутреннего сгорания — 35 %. Эффективность биологического окисления не вызывает сомнения. Процессы клеточного дыхания, или биологического окисления, и горения схожи по конечному результату, но не по сберегаемости энергии. При горении вся энергия переходит в световую и тепловую, ничего не запасается. В процессе дыхания энергия запасается в молекулах АТФ, затем она будет расходоваться на биосинтез органических веществ, необходимых клетке.

Этапы энергетического обмена: подготовительный, бескислородный (анаэробный), кислородный (аэробный); гликолиз; брожение; биологическое окисление (дыхание); цикл Кребса; окислительное фосфорилирование.

Вопросы и задания

1. Что общего в реакциях превращения белков, жиров и углеводов в пищеварительном тракте человека? Как называют такие реакции? В каких органоидах клетки могут происходить аналогичные процессы расщепления?
2. Как используется организмом энергия, освобождающаяся на подготовительном этапе энергетического обмена?
3. Как продукты расщепления белков, жиров, углеводов доставляются к тканям и клеткам? Объясните механизм их транспорта через клеточную мембрану.
4. Сравните и оцените энергетическую эффективность двух типов брожения глюкозы. Сделайте вывод об эффективности анаэробного пути обмена веществ.
5. Опишите последовательность превращения пировиноградной кислоты в процессе биологического окисления. В результате каких реакций образуется углекислый газ? В каких органоидах клетки идут эти процессы?

6. Где и как используется кислород, поступающий в организм при дыхании? Где происходит образование молекул воды?
7. Как идёт преобразование энергии, выделяющейся в процессе реакций кислородного этапа энергетического обмена? Сравните количество образующихся молекул АТФ в результате циклических реакций и на дыхательной цепи. Объясните этот факт.
8. Как используется энергия электронов в процессе окислительного фосфорилирования? Почему этот процесс так называется? Назовите структуры митохондрий, в которых идут циклические реакции и окислительное фосфорилирование. Какие из этих реакций будут идти с большей скоростью? Ответ поясните.
9. АТФ синтезируется в митохондриях и хлоропластах. Объясните, в чём сходство и различие процессов, приводящих к синтезу этих молекул в органоидах.

§ 22. Реакции матричного синтеза

Рассмотрите рис. 83. Какие органические вещества принимают участие в синтезе информационной РНК? Каким образом соединяются нуклеотиды молекул ДНК и РНК между собой?

Способность клеток поддерживать высокую степень упорядоченности своей химической и структурной организации связана с генетической информацией. Именно она определяет особенности строения и жизнедеятельности клеток, тканей, органов и всего организма в целом.

ДНК и гены. Вся информация о жизнедеятельности клетки находится в молекуле ДНК. Долгое время учёные считали, что передача наследственной информации в клетке осуществляется белками. На тот период это были единственные известные науке органические вещества, обладающие большим структурным разнообразием, поэтому предполагали, что они могут служить генетическим материалом. Многочисленные исследования бактерий и вирусов показывали несостоятельность этой гипотезы, однако до 50-х гг. XX в. такое положение в науке сохранялось.

Предложенная Дж. Уотсоном и Ф. Криком модель молекулы ДНК привлекла к себе пристальное внимание учёных. Были высказаны предположения, что две её цепи способны раскручиваться и служить основой для синтеза новых молекул ДНК. Модель Уотсона и Крика позволила сформулировать общие принципы процесса передачи генетической информации от клетки к клетке, от организма к организму.

Специфичность каждой клетки определяется имеющимся в ней набором белков. Информация о первичной структуре белка записана в виде нуклеотидной последовательности ДНК и находится в ядре. Центральным вопросом молекулярной биологии в 50-х гг. XX в. стал вопрос о том, как клетка осуществляет перевод последовательности нуклеотидов ДНК в последовательность аминокислотных остатков в молекуле белка.

Генетический код. Белки составляют половину всей массы клетки. Они выполняют разнообразные и многочисленные функции, обеспечивают рост,

развитие, дифференциацию клеток, поддержание их структуры и функций. Синтез белка представляет собой сложный многоэтапный процесс и зависит от деятельности ДНК и различных видов РНК.

В молекулах ДНК находятся гены. Они представляют собой наследственные факторы, состоящие из набора нуклеотидов, расположенных в определённой последовательности. В генах закодирована информация о строении и свойствах каждой клетки и организма в целом.

Реализация наследственной информации происходит по схеме:

$$\text{ген} \longrightarrow \text{белок} \longrightarrow \text{признак}.$$

Ген (от греч. *genos* — род, происхождение) — это участок молекулы ДНК, несущий информацию о первичной структуре молекулы одного белка и ответственный за её синтез.

Многочисленная наследственная информация записана в ДНК в виде линейной последовательности четырёх типов нуклеотидов — А, Т, Г, Ц, т. е. четырёхбуквенным алфавитом. Последовательность нуклеотидов ДНК определяет соответствующее информационное содержание. Число вариантов различных последовательностей нуклеотидов в молекуле ДНК составляет 4^n, где n — число нуклеотидов в одной цепи молекулы ДНК. Величина n очень велика. Так, ДНК в клетке животного обычно содержит $3 \cdot 10^9$ нуклеотидов.

Систему перевода последовательности нуклеотидов в нуклеиновой кислоте в аминокислотную последовательность белка называют *генетическим кодом*. Он был расшифрован в 60-х гг. XX в.

В результате ряда экспериментов и математических расчётов было определено, что одна аминокислота должна кодироваться тремя нуклеотидами. Всего в молекуле ДНК или РНК встречаются четыре типа нуклеотидов. Если бы каждой аминокислоте соответствовал один нуклеотид, то закодировать можно было бы только четыре аминокислоты. Но этого мало, так как в клетке имеется 20 аминокислот. Если предположить, что одна аминокислота кодируется сочетанием из двух нуклеотидов, то закодировать можно было бы лишь 16 аминокислот:

$$4^2 = 16,$$

тогда четыре аминокислоты не имеют шансов попасть в белок. Учёные предположили, что одну аминокислоту кодирует три нуклеотида:

$$4^3 = 64.$$

Последовательность из трёх нуклеотидов называют *кодоном* или *триплетом*. Количества кодонов — 64 — с избытком хватает для 20 аминокислот, а следовательно, одна аминокислота кодируется не одним, а, возможно, несколькими кодонами. Экспериментальная проверка подтвердила высказанные предположения (табл. 5).

Таблица 5

Генетический код (кодоны иРНК)

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	Стоп-кодон	Стоп-кодон	А
	Лей	Сер	Стоп-кодон	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Правила пользования таблицей: первый нуклеотид в кодоне берётся из левого вертикального ряда, второй — из верхнего горизонтального ряда и третий — из правого вертикального. Там, где пересекутся линии, идущие от всех трёх нуклеотидов, и находится искомая аминокислота.

Генетический код обладает следующими свойствами:

1) код *триплетен* — каждой аминокислоте соответствует сочетание из трёх нуклеотидов; всего таких сочетаний 64; из них 61 кодон смысловой, т. е. соответствует 20 аминокислотам, а три кодона — *стоп-кодоны,* или «нонсенс-кодоны», которые не соответствуют аминокислотам, а заполняют промежутки между генами и сигнализируют об окончании одного гена;

2) код *однозначен* — каждый кодон соответствует только одной аминокислоте;

3) код *вырожден (избыточен)* — аминокислоты кодируются более чем одним кодоном; например, глицин кодируется четырьмя кодонами: ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ; чаще аминокислоты кодируются двумя-тремя кодонами;

4) код *универсален* — все организмы, живущие на Земле, имеют один и тот же генетический код, т. е. одинаковые аминокислоты кодируются у разных организмов одними и теми же кодонами;

5) код *непрерывен* — между кодонами нет промежутков;

6) код *неперекрываем* — конечный нуклеотид одного кодона не может служить началом другого.

Собственно биосинтез белка происходит в цитоплазме клетки на рибосомах. Следовательно, необходим посредник для переноса генетической информации от ДНК к месту синтеза белка. Таким посредником является информационная, или матричная, РНК (иРНК).

Генетический код, записанный в виде последовательности нуклеотидов в ДНК, переписывается на молекулу информационной РНК.

Кроме переносчика информации необходимы вещества, которые обеспечивали бы доставку аминокислот к месту синтеза и определяли их место в полипептидной цепи. Такими веществами являются транспортные РНК (тРНК), которые кодируют и доставляют аминокислоты к месту синтеза.

Синтез РНК. Многочисленные эксперименты позволили установить, что именно ДНК служит *матрицей* (от лат. *matrix* — матка) для синтеза всех нуклеиновых кислот. Эти процессы носят название *реакций матричного синтеза*. В клетках протекают три типа таких реакций: синтез РНК, синтез белка, репликация ДНК. В каждой из них информация, заключённая в линейной последовательности нуклеотидов, используется для создания другой линейной последовательности: либо нуклеотидов (при синтезе РНК или ДНК), либо аминокислот (при синтезе белка). Простота и одномерность матричных реакций позволили подробно изучить и понять их механизм.

Процесс биосинтеза РНК на ДНК называют *транскрипцией* (от лат. *transcriptio* — переписывание). Этот процесс протекает в ядре.

Синтез РНК имеет ряд особенностей. В отличие от ДНК молекула РНК никогда не остаётся связанной с исходной ДНК-матрицей и освобождается после окончания реакции синтеза. Кроме того, синтезируемые РНК значительно короче и являются копиями только определённого, небольшого участка ДНК, где находится информация о структуре данной РНК или белка. Процесс транскрипции протекает в три этапа.

Первый этап — *инициация* — начало реакции. Синтез РНК-копий катализируется ферментом *РНК-полимеразой*. Фермент соединяется с определённой зоной на ДНК, которая называется *промотором*. Эта зона содержит определённый набор нуклеотидов, который является старт-сигналом. С них и начинается синтез РНК. Под действием специальных белков раскручивается участок спирали ДНК, при этом разрушаются водородные связи между двумя её цепями. Одна из них служит матрицей для синтеза РНК.

Второй этап — *элонгация* — основная часть реакции. На одной цепи ДНК по принципу комплементарности выстраиваются нуклеотиды. Фермент РНК-полимераза, продвигаясь по цепи ДНК, соединяет между собой нуклеотиды (рис. 83). В результате синтезируется РНК-копия.

Например:

Ц А Г Г Т Ц Т А Ц — участок молекулы ДНК;

Г У Ц Ц А Г А У Г — участок молекулы иРНК.

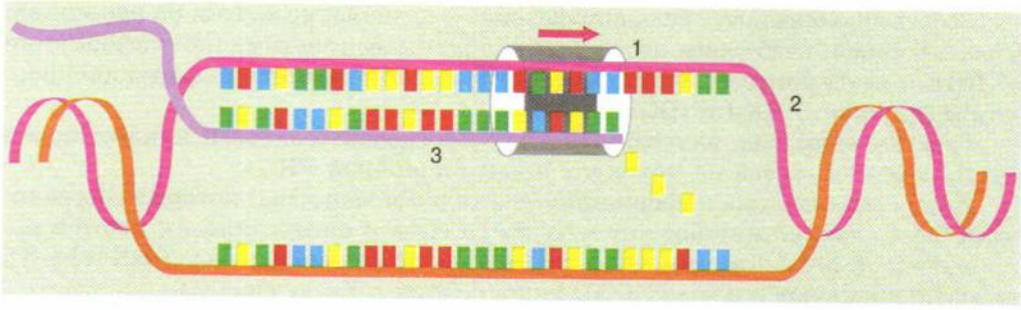


Рис. 83. Синтез информационной РНК: *1* — фермент РНК-полимераза; *2* — цепь молекулы ДНК; *3* — синтезируемая молекула иРНК

Процесс удлинения РНК продолжается до стоп-сигнала — одного из трёх стоп-кодонов, который прекращает движение фермента и синтез РНК.

Третий, последний этап — *терминация*. Это стадия окончания синтеза полинуклеотидной цепи. Фермент РНК-полимераза отделяется от ДНК. Одновременно освобождается и синтезированная молекула РНК-копии, ДНК восстанавливает двойную спираль. Синтез завершён.

На разных участках ДНК синтезируются разные виды РНК: рибосомальные, транспортные, информационные, которые впоследствии участвуют в биосинтезе белка.

В одном гене матрицей для транскрипции молекулы РНК служит только одна из цепей молекулы ДНК. Однако матрицей двух соседних генов могут служить разные цепи ДНК. Какая из двух цепей будет транскрибироваться, определяется промотором, который направляет фермент РНК-полимеразу на ту или другую цепь молекулы ДНК.

После транскрипции молекула иРНК эукариотных клеток подвергается перестройке, т. е. из неё специальными ферментами «вырезаются» нуклеотидные последовательности, которые не несут информации о данном белке. Этот процесс называют *сплайсингом*. В зависимости от типа клетки и стадии её развития удаляются разные участки молекулы РНК. Следовательно, на одном участке ДНК могут синтезироваться разные иРНК, которые несут информацию о различных белках. Это обеспечивает передачу генетической информации с одного гена, а также облегчает генетическую рекомбинацию.

Ген; генетический код; кодон (триплет); свойства генетического кода: триплетность, однозначность, вырожденность, универсальность, непрерывность, неперекрываемость; стоп-кодоны; матрица; реакции матричного синтеза; транскрипция; РНК-полимераза; промотор; этапы транскрипции: инициация, элонгация, терминация; сплайсинг.

Вопросы и задания

1. Объясните последовательность передачи генетической информации: ген — белок. Какие вещества участвуют в этом процессе?
2. Что представляет собой генетический код? Охарактеризуйте каждое из его свойств. Что доказывает универсальность генетического кода?
3. Как называют процесс синтеза РНК? Какие виды РНК синтезируются на ДНК? Из каких этапов складывается синтез РНК? Опишите каждый из этапов.
4. Определите структуру фрагмента молекулы иРНК, если фрагмент одной из цепей молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: АГГЦТТАЦАГТА.

§ 23. Биосинтез белка

Вспомните, какая структура белка определяет его строение и свойства. Как закодирована эта структура в молекуле ДНК?

Белки являются необходимыми компонентами всех клеток, поэтому наиболее важным процессом пластического обмена является биосинтез белка. Он протекает во всех клетках организмов. Это единственные компоненты клетки (кроме нуклеиновых кислот), синтез которых осуществляется под прямым контролем генетического аппарата. Весь генетический аппарат клетки — ДНК и разные виды РНК — фактически настроен на синтез белков.

Условия биосинтеза белка. Для непосредственного биосинтеза белка необходимы следующие компоненты:

1) информационная РНК (иРНК) — переносчик информации от ДНК к месту синтеза белковой молекулы;

2) рибосомы — органоиды, где происходит собственно синтез белка;

3) набор аминокислот в цитоплазме клетки, из которых собирается белковая молекула;

4) транспортные РНК (тРНК), кодирующие аминокислоты и переносящие их к месту синтеза белка на рибосомы;

5) макроэргические вещества (АТФ), обеспечивающие энергией процесс биосинтеза белка.

Биосинтез белка состоит из трёх взаимосвязанных процессов: транскрипции (синтеза иРНК), кодирования и активирования аминокислот и трансляции (собственно синтеза белка на рибосомах).

Строение транспортной РНК и кодирование аминокислот. Транспортные РНК (тРНК) представляют собой небольшие молекулы с количеством нуклеотидов от 70 до 90. На долю тРНК приходится примерно 15 % всех РНК клетки. Функция тРНК зависит от её строения. Изучение структуры молекул тРНК показало, что они имеют сложную пространственную конфигурацию, названную клеверным листом (рис. 84, I, II). В молекуле выделяются петли

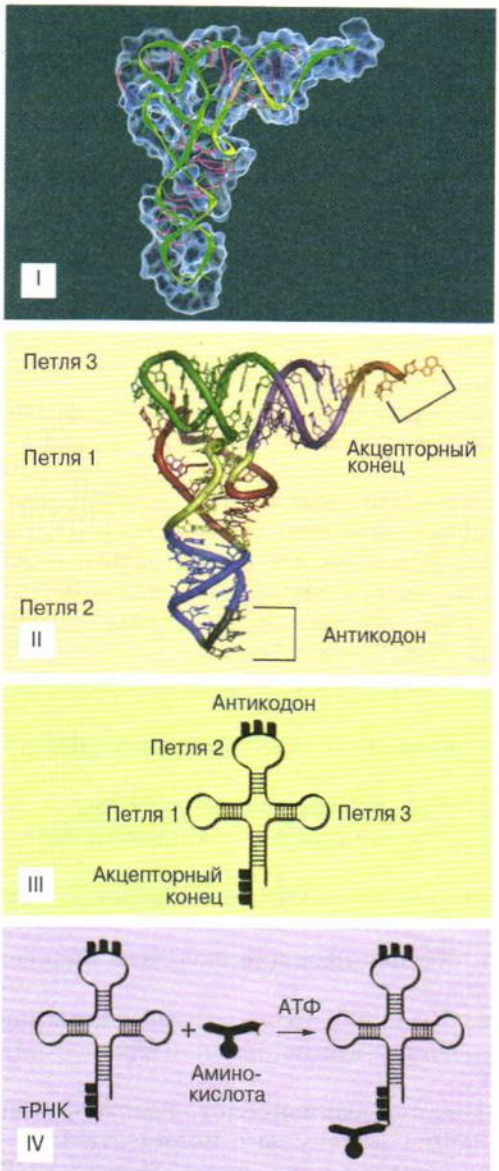


Рис. 84. Строение молекулы тРНК: I — объёмная модель; II — общий вид; III — схема; IV — соединение тРНК и аминокислоты

и спиральные участки, образованные за счёт взаимодействия комплементарных оснований. Наиболее важной является центральная петля, в которой находится *антикодон* — нуклеотидный триплет, соответствующий кодону определённой аминокислоты. Своим антикодоном тРНК способна по принципу комплементарности соединяться с соответствующим кодоном на иРНК. Каждая тРНК может переносить только одну из 20 аминокислот. Значит, для каждой аминокислоты имеется по меньшей мере один вид тРНК. Трём стоп-кодонам молекулы иРНК не соответствует ни одна тРНК.

На одном конце молекулы тРНК всегда находится нуклеотид гуанин, а на другом — триплет нуклеотидов ЦЦА. Именно к этому концу молекулы тРНК присоединяется аминокислота. Каждая аминокислота присоединяется строго к своей тРНК с соответствующим антикодоном. Процесс присоединения катализируется специфическими ферментами — аминоацил-тРНК-синтетазами. Для каждой аминокислоты имеется своя синтетаза, которая распознаёт свою аминокислоту и соответствующую тРНК.

Соединение аминокислоты с тРНК осуществляется за счёт энергии АТФ, причём в результате реакции макроэргическая связь образуется между тРНК и аминокислотой. Так происходит активирование и кодирование аминокислот (рис. 84, IV).

Этапы биосинтеза белка. Процесс синтеза полипептидной цепи, осуществляемый на рибосоме, называют *трансляцией* (от лат. *translatio* — передача). Информационная РНК (иРНК)

является посредником в передаче информации о первичной структуре белка, транспортная (тРНК) переносит закодированные аминокислоты к месту синтеза белковой молекулы и обеспечивает последовательность их соединений в полипептидную цепь (рис. 85).

В рибосомах осуществляется сборка полипептидной цепи. В ней имеются три основных центра, с которыми связываются молекулы РНК: один центр для иРНК и два для тРНК. Одна тРНК с аминокислотой удерживается в *аминоацильном центре рибосомы*, а другая в *пептидильном центре*, где происходит рост полипептидной цепи.

Первый этап — *инициация* (рис. 86, *1*). Синтезированная в процессе транскрипции иРНК выходит из ядра и направляется в цитоплазму к месту синтеза белка — к рибосоме. За счёт различных белковых факторов и макроэргических веществ (АТФ и др.) происходит соединение иРНК и двух субъединиц рибосомы, которые до этого момента находились в диссоциированном состоянии. Прежде чем рибосома начнёт синтез полипептидной цепи, к ней должна присоединиться особая молекула тРНК с определённой аминокислотой — *инициаторная тРНК*. С неё всегда начинается синтез белка. По принципу комплементарности инициаторная тРНК своим антикодоном соединяется с первым кодоном на иРНК и входит в рибосому. Этот кодон на иРНК называют старт-кодоном. Образуется комплекс:

рибосома — иРНК — инициаторная тРНК-аминокислота.

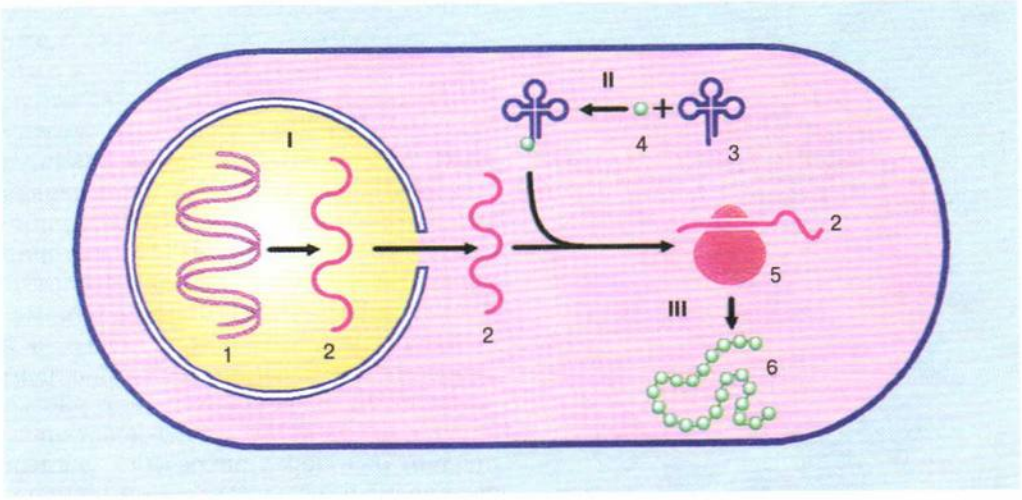


Рис. 85. Общая схема биосинтеза белка: I — транскрипция (в ядре клетки), II — активирование аминокислоты, III — трансляция; *1* — ДНК, *2* — иРНК, *3* — тРНК, *4* — аминокислота, *5* — рибосома, *6* — синтезированный белок

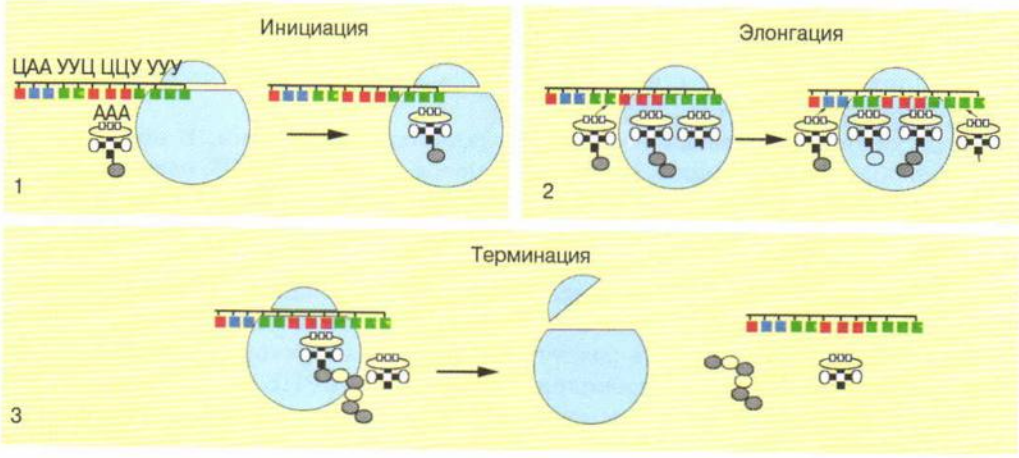


Рис. 86. Схема биосинтеза полипептидной цепи

Второй этап — *элонгация* — процесс роста полипептидной цепи (рис. 86, *2*). Следующая тРНК с аминокислотой по принципу комплементарности антикодона с кодоном соединяется с иРНК и входит в рибосому. Первая тРНК с аминокислотой передвигается и закрепляется в пептидильном центре, а вторая тРНК с аминокислотой — в аминоацильном центре. Аминокислоты сближаются друг с другом, между ними возникает пептидная связь, и образуется дипептид. При этом первая тРНК освобождается и, покидая рибосому, тянет за собой иРНК, которая продвигается ровно на один триплет. Вторая тРНК с дипептидом перемещается в пептидильный центр, а в рибосому входит третья тРНК с аминокислотой. Весь процесс повторяется вновь и вновь: иРНК, последовательно продвигаясь через рибосому, каждый раз вносит новую тРНК с аминокислотой и выносит освободившуюся тРНК. Происходит постепенное наращивание полипептидной цепи. Весь процесс

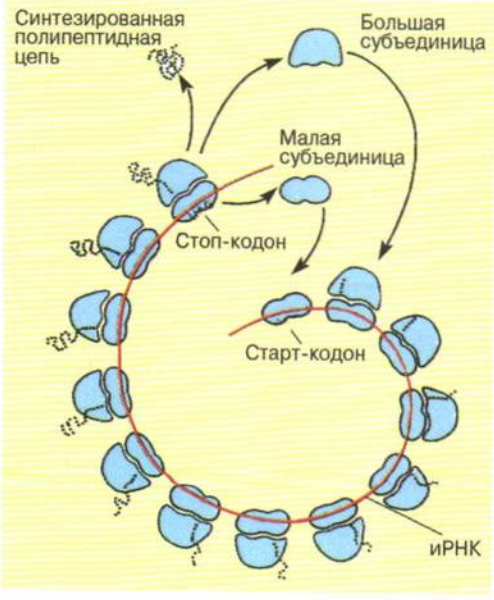


Рис. 87. Полисома

синтеза полипептидной цепи обеспечивается деятельностью ферментов и энергией макроэргических связей молекул АТФ.

Третий, завершающий этап — *терминация* — окончание биосинтеза белка (рис. 86, *3*). Как только в аминоацильный центр попадает один из стоп-кодонов, синтез прекращается. Место тРНК занимает в этом случае специфический белок-фермент, который осуществляет гидролиз связи между последней тРНК и синтезированным белком. Рибосома снимается с иРНК и распадается на две субъединицы, последняя тРНК также освобождается и вновь попадает в цитоплазму. Синтезированная молекула белка поступает в ЭПС или цитоплазму, где приобретает соответствующие структуры.

Процесс трансляции в клетке обычно осуществляется многократно. Одна иРНК может соединяться с несколькими рибосомами, образуя *полирибосому*, или *полисому*, где одновременно идёт синтез нескольких молекул одного белка (см. рис. 60, II; рис. 87).

Биосинтез белка протекает как в цитоплазме клетки, так и на поверхности каналов гранулярной ЭПС. Весь процесс синтеза одной молекулы длится в среднем от 20 до 500 с и зависит от длины собираемого полипептида. Например, в рибосоме кишечной палочки белок из 300 аминокислотных остатков синтезируется всего лишь за 15—20 с.

Антикодон; трансляция; центры рибосомы: аминоацильный, пептидильный; этапы трансляции: инициация, элонгация, терминация; инициаторная тРНК; полирибосома (полисома).

Вопросы и задания

1. В каких органоидах клетки происходит биосинтез белка?
2. Какое строение имеет молекула тРНК? Назовите её ключевые участки. Как происходит соединение тРНК с аминокислотой?
3. За счёт каких связей поддерживается конфигурация молекулы тРНК?
4. Сколько видов тРНК имеется в клетке? Чем они отличаются друг от друга? Как объяснить, что число видов тРНК больше, чем число видов аминокислот, встречающихся в белках? Для ответа используйте рис. 86.
5. Охарактеризуйте этапы биосинтеза белка в клетке. Как связан биосинтез белка с другими реакциями матричного синтеза?
6. Каким образом в клетке синтезируются одновременно несколько молекул одного и того же белка? Для ответа используйте рис. 87.
7. Используя таблицу генетического кода (табл. 5), определите аминокислотный состав фрагмента полипептидной цепи, если участок гена на молекуле ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов:
   ГАТГАТЦАГГАТГЦЦТГТЦТГТТЦААГГГАЦТЦАТТ.

§ 24. Регуляция обменных процессов в клетке

Вспомните, какие обменные процессы протекают в клетке. В каких клеточных органоидах они локализованы? Каким образом внутриклеточные обменные процессы связаны между собой?

Клетка сохраняет свою стабильность и устойчивость благодаря динамическому равновесию между ядром и цитоплазмой, клеткой и окружающей средой. Регуляция обменных процессов в клетке происходит автоматически и связана с молекулами белков и нуклеиновых кислот.

Белки — основа регуляции. Белки являются основой регуляции всех процессов жизнедеятельности клетки. Белки-ферменты катализируют все реакции обмена веществ; строительные белки определяют специфические особенности клетки, её форму; регуляторные белки стимулируют или тормозят реализацию информации в ДНК, работу клетки, ткани, органа, и, наконец, организма в целом. В сущности, все особенности организма определяются теми белками, которые синтезируются в его клетках.

В ДНК каждой клетки закодирована информация обо всех белках, которые входят в её состав. У бактерий имеется всего несколько тысяч генов, а у человека их более одного миллиарда. В каждой клетке многоклеточного организма содержится одинаковый набор генов, тем не менее клетки многоклеточного организма весьма разнообразны по структуре и по функциям, в них синтезируются и накапливаются различные белки. Исследования учёных показали, что это связано не с потерей части генов в ДНК при дифференцировке клеток, а с активностью определённых генов. Доказательством служит возможность вырастить из одной клетки организма самостоятельный организм, полностью идентичный исходному материнскому организму. Например, из клеток образовательной ткани растений, культивируемых на искусственной питательной среде, можно получить полноценное взрослое растение. По каким же правилам в определённой клетке активизируются различные наборы генов? Каков механизм регуляции их активности?

Регуляция активности генов. Впервые на этот вопрос попытались ответить в 1961 г. французские учёные Франсуа Жакоб и Жак Люсьен Моно. Проведя ряд экспериментов на бактериях с пересаживанием их на разные искусственные среды, они обнаружили, что синтез некоторых ферментов у бактерий может как подавляться, так и активизироваться в зависимости от условий окружающей среды. Учёные предположили существование механизмов, включающих (активирующих) и выключающих (репрессирующих) гены. Такими регуляторами могли быть только белки. Согласно гипотезе Жакоба и Моно, в ДНК существуют два вида генов: *структурные гены*, которые определяют структуру ферментов или других белков с различной функцией, и *регуляторные гены*, ответственные за синтез специальных

регуляторных белков, которые связаны непосредственно с ДНК и определяют активность того или иного участка.

Ген-регулятор содержит генетическую информацию для синтеза белка-регулятора, который воздействует на определённый участок молекулы ДНК — *оператор*. За оператором находится зона структурного гена, но для функционирования последнего необходимо связывание белка-регулятора с оператором или, наоборот, освобождение оператора от белка-регулятора. Участок ДНК, состоящий из зоны оператора и структурного гена, называют *опероном* (от лат. *operor* — работаю, действую). Таким образом, белок-регулятор через взаимодействие с оператором руководит работой всего оперона. Имеются данные о том, что на ДНК существует специальная зона, расположенная рядом с оператором, где связывается фермент РНК-полимераза, обеспечивающий процесс транскрипции. Эта же зона определяет, на какой из цепей и каком участке ДНК будет происходить синтез РНК (рис. 88).

Белки-регуляторы, как уже было сказано, определяют активность структурных генов, причём иногда для включения одного структурного гена необходимо несколько белков-регуляторов. Возможно, в клетке существует разветвлённая система взаимодействия белков, согласно которой одни регуляторные гены действуют на другие. Комбинация нескольких регуляторных белков осуществляет активацию (или торможение) считывания информации со структурных генов. В первом случае действует *белок-активатор*, во втором — *белок-репрессор*. Однако не все регуляторные белки равны по значимости. Имеются такие белки, которые координируют работу целой системы генов-регуляторов органа и даже целого организма (рис. 89). Например, отсутствие одного-единственного гена — регулятора мужского полового гормона тестостерона — приводит к тому, что эмбрион с мужским типом наследственной информации развивается по женскому типу и превращается в почти нормальную женщину.

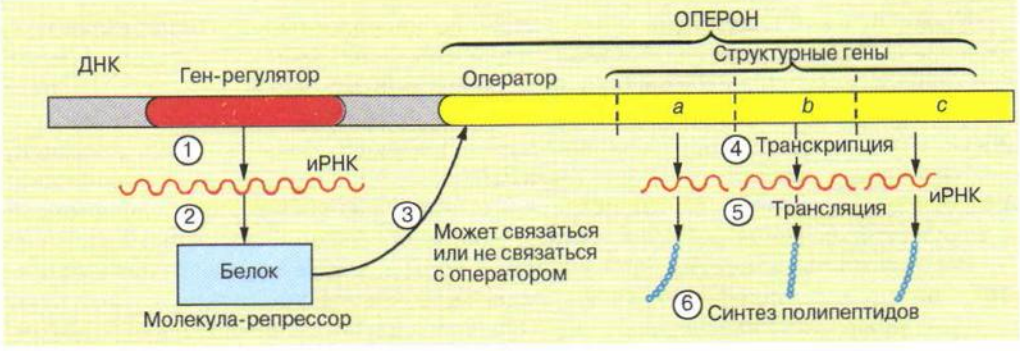


Рис. 88. Схема оперонной регуляции активности генов. Гипотеза Жакоба и Моно. Цифрами указана последовательность событий

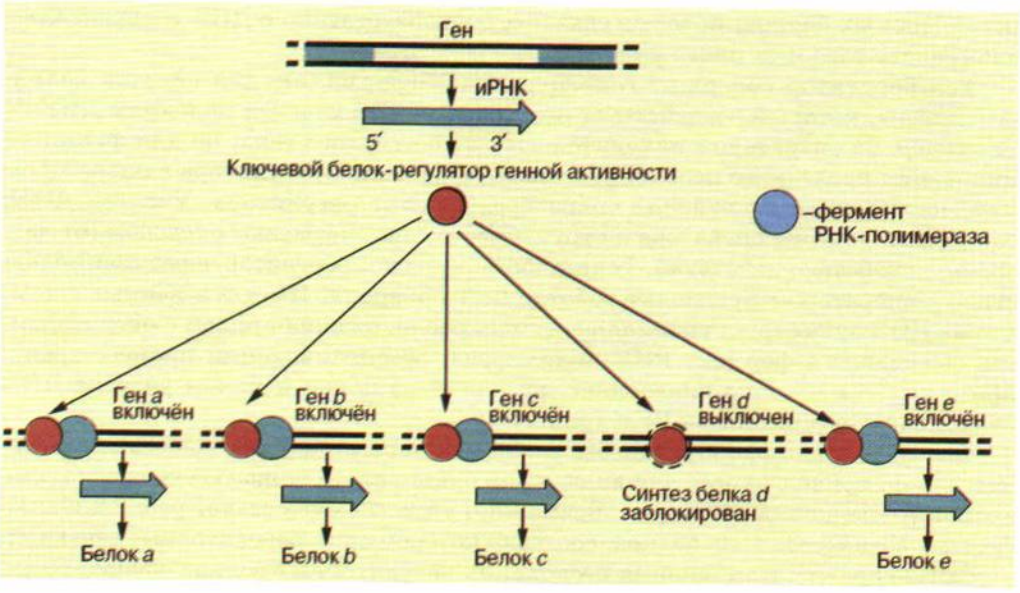


Рис. 89. Белок-регулятор контролирует активность сразу нескольких генов

Биосинтез белка состоит из ряда реакций, поэтому на пути от ДНК к белку контроль может осуществляться на любом этапе. Первичный контроль синтеза белков происходит на уровне транскрипции при участии регуляторных белков. Кроме того, он может осуществляться на этапе созревания иРНК (сплайсинга), транспорта РНК из ядра в цитоплазму, в процессе трансляции и, наконец, после синтеза белка при его модификации.

Кроме прямой регуляции (влияния белка-регулятора на структурный ген) в клетке осуществляется и обратная регуляция — влияние структурного белка или продукта, синтез которого катализирует данный белок, на регуляторный белок. Так, при возрастании концентрации конечного синтезируемого продукта это вещество может связываться с регуляторным белком, который, в свою очередь, заблокирует синтез иРНК, а следовательно, и синтез белка. В этом случае происходит ингибирование процесса считывания информации со структурных генов по типу отрицательной обратной связи (рис. 90).

Регуляция активности генов у эукариот происходит сложнее, чем у бактерий. Наряду с генной регуляцией в отдельной клетке у эукариот существуют регуляторные системы органов, оказывающих влияние на организм в целом. Так, образуемые в железах эндокринной системы гормоны разносятся с кровью по всему телу, регулируя синтез иРНК и белков в клетках органов-мишеней.

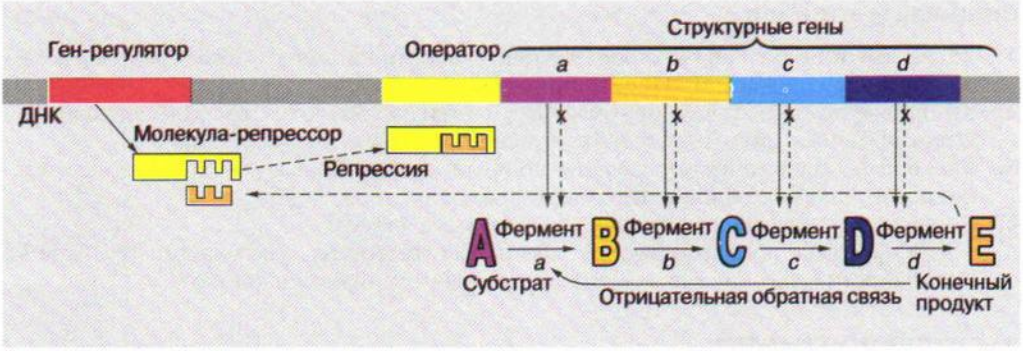


Рис. 90. Механизм двойной регуляции клеточного метаболизма (сплошными линиями показана прямая регуляция, пунктиром — обратная связь)

Клеточный гомеостаз. Процесс регуляции довольно сложен и, несомненно, находится под контролем генетического аппарата клетки. Механизм двойной регуляции активности генов обеспечивает взаимодействие содержимого цитоплазмы, ядра и внешней среды. При повышении концентрации в клетке какого-либо продукта за счёт обратной связи происходит блокирование дальнейшего синтеза, при понижении концентрации синтез может возобновиться.

Рассмотрим ещё один пример, связанный с изменением количества АТФ в клетке. Концентрация АТФ поддерживается в клетке на определённом уровне. Её понижение служит сигналом для ферментов, расщепляющих глюкозу. Структура ферментов изменяется, и они активизируются. Начинается активный распад глюкозы, сопровождающийся синтезом АТФ. Пока клетка активно использует АТФ, расщепление глюкозы в ней продолжается. Как только активность клеточных процессов понижается или прекращается, концентрация АТФ возрастает до уровня нормы и блокирует деятельность ферментов, расщепляющих в клетке глюкозу.

Клетка сохраняет свою стабильность и устойчивость за счёт динамического равновесия между ядром и цитоплазмой, клеткой в целом и внешней средой. Гомеостатические механизмы в клетке разнообразны: это и буферные системы, поддерживающие постоянство pH среды, и оперонная регуляция процессов синтеза веществ, и изменение концентрации веществ в клетке, и влияние гормонов. На клеточном уровне эти механизмы работают слаженно, что обеспечивает условия для существования клетки как целостной биосистемы.

Гены: структурные, регуляторные; оператор; оперон; белок-активатор; белок-репрессор.

Вопросы и задания

1. Какие два типа белков по характеру деятельности синтезируются в клетке? В чём их основное отличие? Приведите примеры.
2. Как происходит регуляция деятельности клетки на уровне процесса транскрипции? Ответ проиллюстрируйте соответствующей схемой.
3. Раскройте содержание следующих понятий: регуляторный ген, структурный ген, оператор, оперон, белок-активатор, белок-репрессор.
4. В чём смысл регуляции обменных процессов в клетке?
5. Какие системы, поддерживающие клеточный гомеостаз, вам известны? В чём их особенности? Какова роль гомеостатических механизмов в клетке?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 5

Основой жизнедеятельности клетки служит обмен веществ и превращение энергии. Он состоит из двух взаимосвязанных и противоположных процессов — ассимиляции и диссимиляции. В процессе диссимиляции происходит распад органических веществ, а выделившаяся при этом энергия частично запасается в молекулах АТФ, а частично выделяется в виде тепла. При ассимиляции идёт обратный процесс — синтез веществ за счёт энергии АТФ. Первичный синтез органических веществ происходит в процессе фотосинтеза, в результате которого солнечная энергия переходит в химическую энергию органических веществ. Все реакции, протекающие в клетке, катализируются ферментами.

В ДНК закодирована информация о структуре РНК и белков. Их синтез осуществляется в процессе матричных реакций. Специфичность структуры белков связана с генетическим кодом, который характеризируется определёнными свойствами. В клетке имеются регуляторные и структурные гены. Активность генов регулируется путём воздействия белков-регуляторов.

Регуляторные гены обеспечивают реализацию специфической генетической информации в каждой конкретной клетке. Клетка сохраняет свою стабильность и устойчивость за счёт динамического равновесия между её ядром и цитоплазмой. На клеточном уровне происходит саморегуляция и функционирование клетки как целостной биосистемы.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Обмен веществ и превращение энергии — основа жизни.
2. Ферменты и ферментативные реакции.
3. Инженерная энзимология.
4. Фотосинтез и его значение для жизни на Земле.
5. Продуктивность фотосинтеза и способы её повышения.
6. Субстраты энергетического обмена: взаимосвязь и регуляция.
7. Реакции матричного синтеза.
8. Искусственный биосинтез белка.
9. Клеточный гомеостаз и его механизмы.

Глава 6. **ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ**

§ 25. Клеточный цикл и его периоды

Рассмотрите рис. 91. Какие процессы в клетке должны предшествовать её делению? Какие вещества используются в этих процессах?

Жизненный цикл — совокупность всех фаз развития, пройдя которые клетка или организм достигают зрелости и способны дать начало следующему поколению. Непрерывность жизни обеспечивается путём удвоения клетки и передачи наследственной информации от исходной материнской дочерним клеткам. От момента предыдущего до момента последующего деления в клетке происходит ряд событий, обеспечивающих её рост, развитие и размножение.

Клеточный цикл. Период жизнедеятельности клетки от момента её возникновения до момента деления на две дочерние клетки называют *клеточным циклом*. Клеточный цикл состоит из интерфазы — период подготовки к делению и собственно деления (рис. 91).

Важная роль в клеточном цикле принадлежит хромосомам. Они не только осуществляют регуляцию всех обменных процессов в клетке, но и обеспечивают передачу наследственной информации от одного поколения клеток и организмов к другому. Удвоение многих компонентов клетки не требует точного контроля. Всё содержимое клетки и её органоиды в период клеточного цикла увеличиваются приблизительно вдвое, а затем при делении распределяются более или менее равномерно между двумя новыми дочерними клетками. Исключением являются молекулы ДНК: они должны удвоиться и совершенно точно распределиться между вновь образующимися клетками. Для этого в клетке имеются специальные механизмы, которые мы рассмотрим в следующем параграфе.

Продолжительность клеточных циклов в разных тканях даже у одного и того же организма различна и широко варьирует. Она может быть меньше одного часа в дробящихся клетках эмбрионов позвоночных животных, а может составлять и целый год, например в клетках печени взрослого человека (табл. 6).

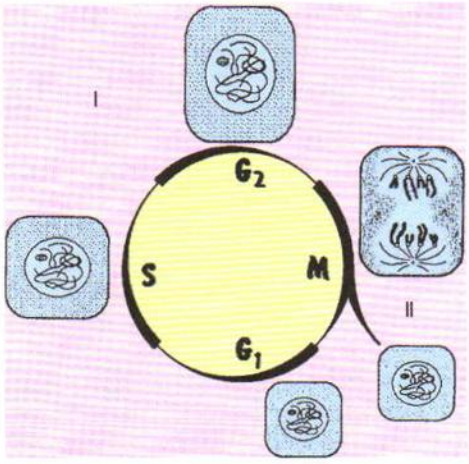


Рис. 91. Клеточный цикл: I — интерфаза: G_1 — пресинтетический период, S — синтетический период, G_2 — постсинтетический период; II — деление (митоз — M)

Таблица 6

Продолжительность периодов клеточного цикла у разных клеток

Ткань и орган	Продолжительность, ч	
	интерфазы	деления
Эпителий тонкой кишки мыши	12—18	0,5—1
Эпителий толстой кишки мыши	11	3
Корешок конского боба	25	0,5

Интерфаза. Часть клеточного цикла между двумя последовательными делениями называют *интерфазой* (от лат. *inter* — между и греч. *phasis* — появление). Она характеризуется активными процессами обмена веществ, синтезом белков, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов, накоплением клеткой питательных веществ, увеличением количества всех её органоидов, ростом и увеличением объёма цитоплазмы.

В интерфазе (*I*) различают три последовательных периода (см. рис. 91): пресинтетический — G_1, синтетический — *S*, постсинтетический — G_2. Рассмотрим события, которые происходят в каждый из периодов интерфазы.

Пресинтетический период (G_1) характеризуется интенсивными процессами обмена веществ. В клетке увеличивается количество органоидов — хлоропластов, митохондрий, лизосом, вакуолей с клеточным соком и т. д. В ядре активно синтезируются все виды РНК, в ядрышке образуются и собираются рибосомы. Происходит интенсивный рост клетки.

Синтетический период (*S*) наступает где-то в середине интерфазы и характеризуется самоудваиванием ДНК — репликацией. Если до начала синтетического периода каждая хромосома состояла из одной молекулы ДНК, то в конце этого периода она уже состоит из двух идентичных молекул ДНК, т. е. из двух сестринских хроматид.

Постсинтетический период (G_2) непродолжителен. В это время также осуществляется интенсивный биосинтез веществ, увеличивается энергетический запас клетки за счёт синтеза АТФ. Увеличивается число органоидов клетки, удваиваются центриоли в клеточном центре. Клетка подготавливается к делению.

Продолжительность интерфазы зависит от типа клеток и в среднем составляет не менее 90 % от общего времени клеточного цикла. Это время чаще всего зависит от пресинтетического периода, длительность которого варьируется в очень широких пределах. Этот период в клеточном цикле может практически отсутствовать, когда клетки делятся быстро, например при дроблении зиготы. Но может продолжаться значительное время, почти всю жизнь организма. Так, нервные клетки головного мозга у взрослого человека находятся в пресинтетическом периоде интерфазы всю жизнь и более не делятся.

Клеточный цикл; интерфаза (I); периоды интерфазы: пресинтетический (G_1), синтетический (S), постсинтетический (G_2).

Вопросы и задания

1. Назовите основные периоды клеточного цикла. Какова их последовательность?
2. Из каких периодов состоит интерфаза? В каком её периоде происходит главное событие в клетке? Объясните, почему его считают главным.
3. Сравните данные, приведённые в табл. 6, и сделайте вывод о продолжительности клеточного цикла у разных клеток. От чего она зависит?
4. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет $6 \cdot 10^{-9}$ мг. Чему равна масса всех молекул ДНК в пресинтетический и в постсинтетический периоды? Благодаря чему она изменяется?
5. Охарактеризуйте процессы, протекающие в каждый из периодов интерфазы. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Интерфаза и её периоды

Период	Происходящие события	Продолжительность

§ 26. Матричный синтез ДНК

Вспомните, в чём заключается принцип комплементарности. Какие нуклеотиды в молекуле ДНК комплементарны друг другу? При помощи каких связей нуклеотиды соединяются в двойную спираль молекулы ДНК?

В синтетический период интерфазы происходит важнейшее событие клеточного цикла, связанное с процессом самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых кислот, который обеспечивает точное копирование генетической информации и передачу её от материнской клетки дочерним клеткам при последующем делении. Рассмотрим этот процесс подробно.

Принципы репликации ДНК. Процесс самоудвоения ДНК, обеспечивающий точное копирование генетической информации в клетке, называют *репликацией* (от лат. *replicatio* — повторение) или *редупликацией*. В его основе лежат следующие принципы.

1. *Комплементарность.* Каждая цепь молекулы ДНК содержит последовательность нуклеотидов, в точности комплементарную последовательности нуклеотидов другой цепи. Значит, цепь А является шаблоном для синтеза цепи А′, а цепь А′ — шаблоном для синтеза цепи А.

2. *Полуконсервативный синтез.* Если разделить цепи А и А′ одной молекулы ДНК, то каждая из них будет служить матрицей для синтеза соответ-

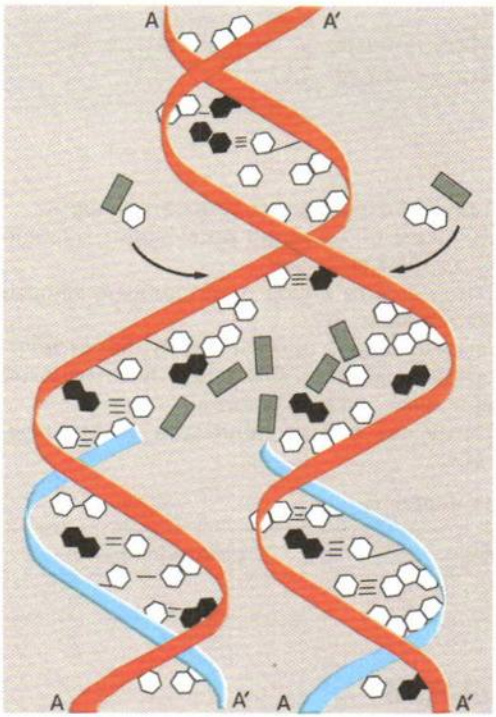


Рис. 92. Полуконсервативный синтез молекулы ДНК. Красным цветом обозначены материнские цепи молекулы ДНК; голубым цветом — новые дочерние цепи молекулы ДНК

ствующей недостающей цепи. Новые молекулы ДНК будут содержать одну новую и одну исходную материнскую цепь ДНК. Две дочерние молекулы ДНК полностью идентичны исходной материнской (рис. 92).

3. *Антипараллельность.* Две цепи в молекуле ДНК антипараллельны. Это значит, что у нуклеотида в начале одной цепи находится остаток дезоксирибозы со свободной гидроксидной группой (—ОН) у 3′-атома углерода, а у комплементарного ему нуклеотида в начале другой цепи находится остаток фосфорной кислоты, соединённый с 5′-атомом углерода дезоксирибозы. Соответственно, первая цепь заканчивается нуклеотидом с 5′-концом, а вторая цепь — нуклеотидом с 3′-концом.

4. *Челночный синтез.* Фермент *ДНК-полимераза*, обеспечивающий синтез новой цепи ДНК на матрице исходной цепи, соединяет нуклеотиды только в направлении от 5′-нуклеотида к 3′-нуклеотиду. Поэтому синтез на одной цепи идёт непрерывно, а на другой фрагментами в обратном направлении. Затем фрагменты соединяются между собой в непрерывную цепь (рис. 93, I).

Механизм репликации ДНК. Процесс репликации молекул ДНК протекает в три последовательные стадии.

Первая стадия — *инициация.* Репликация молекулы ДНК начинается с разъединения двойной спирали с одного конца, причём процесс идёт частями, фрагментарно. В результате образуется *репликационная вилка.* Реакция происходит в присутствии нескольких белковых факторов. Две цепи в молекуле ДНК связаны достаточно прочно, поэтому для их разъединения необходимы специальные белки. Они бывают нескольких типов. Белки одного типа, перемещаясь по молекуле ДНК, разрушают водородные связи между комплементарными основаниями, расплетая двойную спираль.

Белки другого типа предотвращают повторное соединение двух цепей, обеспечивают эффективность действия белков первого типа, а также выпрямляют одиночные цепи ДНК и обеспечивают продвижение ДНК-полимеразы.

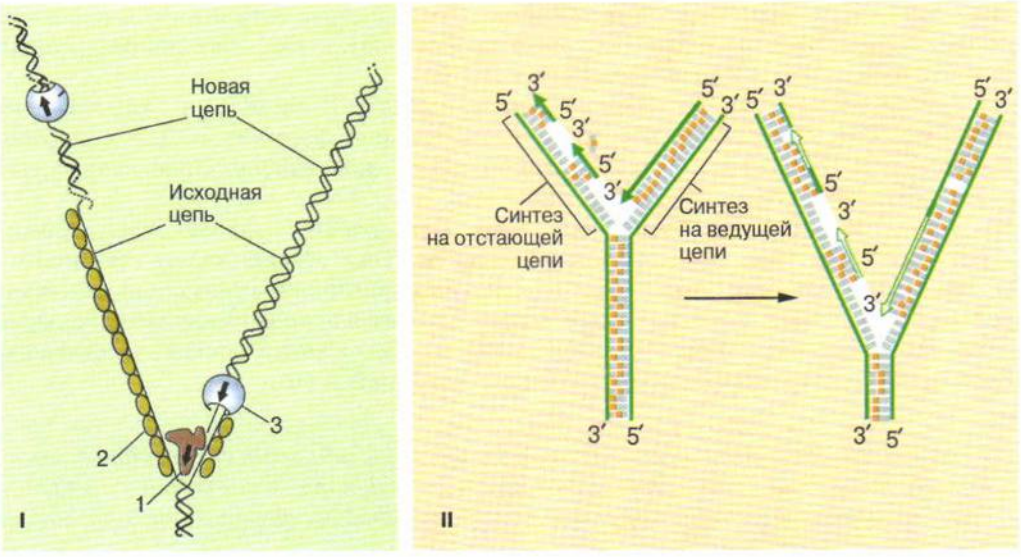


Рис. 93. Репликация ДНК. I — репликационная вилка: *1* — ДНК-расплетающий белок, *2* — ДНК-связывающий белок, *3* — фермент ДНК-полимераза; II — синтез ДНК на ведущей и отстающей цепях (стрелками показано направление синтеза и перемещение ДНК-полимеразы; прерывистыми стрелками показан синтез фрагментов ДНК)

Вторая стадия — *элонгация*. На этой стадии происходит собственно синтез ДНК. По принципу комплементарности на каждой из цепей ДНК выстраиваются нуклеотиды. Самокопирующий фермент ДНК-полимераза, передвигаясь по репликационной вилке, соединяет между собой нуклеотиды в направлении 5′ → 3′. Так как цепи ДНК антипараллельны, то, дойдя до начала репликационной вилки, фермент как бы останавливается. По другой цепи ДНК в обратном направлении движется другая молекула фермента ДНК-полимеразы, и синтезируется лишь фрагмент новой цепи (рис. 93, II).

Затем ДНК-связывающий белок передвигается выше, расплетая молекулу ДНК дальше. По первой цепи фермент передвигается далее, продолжая синтез с последнего нуклеотида. На другой цепи от начала репликационной вилки синтезируется в обратном направлении новый фрагмент. Репликационная вилка оказывается несимметричной. Одна из дочерних цепей ДНК (ведущая) строится непрерывно, а другая (отстающая) — синтезируется прерывисто, в виде отдельных фрагментов, которые соединяются друг с другом позже, только после синтеза следующих фрагментов ДНК.

Копирование молекулы ДНК происходит с высокой точностью. В среднем на каждые $1 \cdot 10^9$ комплементарных пар нуклеотидов, образующихся в ходе

репликации, приходится одна ошибка. Эти ошибки устраняются особыми корректирующими белками, которые распознают и удаляют неправильные нуклеотиды в синтезированных цепях ДНК.

Третья, завершающая стадия — *терминация*. С вновь синтезированных молекул ДНК снимаются все белковые факторы, ферменты. Две дочерние молекулы ДНК спирализуются и приобретают соответствующую вторичную структуру. Процесс синтеза ДНК окончен.

В репликации ДНК, кроме основного фермента ДНК-полимеразы, принимают участие многие другие белки-ферменты. Они обеспечивают соединение фрагментов, удаление ошибочных нуклеотидов, спирализацию вновь синтезированных участков. Точность копирования лежит в основе правильности передачи наследственной информации от материнской клетки дочерним клеткам. Весь процесс репликации обеспечивается энергией АТФ.

Репликация (редупликация); принципы репликации: комплементарность, полуконсервативный синтез, антипараллельность, челночный синтез; ДНК-полимераза; репликационная вилка; стадии репликации: инициация, элонгация, терминация.

Вопросы и задания

1. Опишите процесс репликации ДНК. Почему синтез молекулы ДНК идёт фрагментарно, а не целиком по всей длине?
2. Какой фермент участвует в синтезе дочерних цепей ДНК?
3. Постройте вторую цепь ДНК, если первая цепь имеет следующую последовательность нуклеотидов: ЦТТААЦАЦЦГГГЦАТТЦЦГГГЦААТТГ.
4. Используя дополнительную информацию, ответьте на вопрос: каким методом удалось доказать полуконсервативный принцип репликации?

Дополнительная информация

Модель молекулы ДНК, предложенная Дж. Уотсоном и Ф. Криком, породила целую серию экспериментов по выяснению механизма её репликации. Наиболее убедительные данные были представлены в 1958 г. учёными М. Мезелсоном и Ф. Сталем. В процессе эксперимента были выдвинуты три гипотезы (рис. 94).

1. *Консервативная репликация*. Двуцепочечная молекула ДНК служит матрицей для синтеза новой молекулы ДНК, т. е. новая ДНК является полной копией исходной материнской молекулы ДНК.

2. *Полуконсервативная репликация*. На каждой цепи исходной молекулы ДНК синтезируется вторая, недостающая цепь по принципу комплементарности. Каждая новая ДНК состоит из одной исходной и одной новой цепи ДНК.

3. *Фрагментарная репликация*. Молекула ДНК распадается на короткие фрагменты, которые используются в качестве матрицы для достройки недостающих фрагментов новых молекул ДНК.

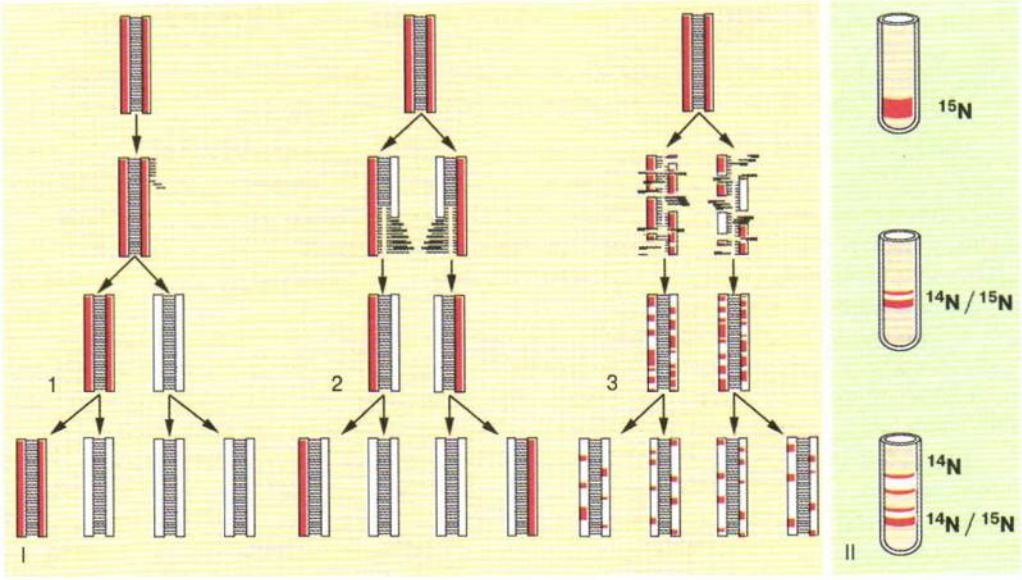


Рис. 94. Иллюстрация гипотез процесса репликации ДНК (I): *1* — консервативная; *2* — полуконсервативная; *3* — фрагментарная. Результат центрифугирования молекул ДНК бактерий кишечной палочки (*Escherichia coli*) (II)

В качестве объекта эксперимента использовали бактерию кишечной палочки *Escherichia coli*, в клетке которой содержится всего одна молекула ДНК. Для подтверждения правильности одной из гипотез бактерии выращивались на питательной среде, содержащей радиоактивный изотоп азота ^{15}N. Через несколько поколений ДНК всех бактерий содержали изотоп ^{15}N.

Методом центрифугирования эти ДНК были выделены из клеток в виде отдельной фракции, что доказывало следующее: ДНК всех бактерий имеют одинаковый изотопный состав. Далее бактерии, содержащие в ДНК только изотоп ^{15}N, были перенесены на питательную среду с обычным изотопом азота ^{14}N. После первого деления было проведено центрифугирование ДНК нового поколения бактерий, которое показало, что эти молекулы содержали азот ^{14}N и ^{15}N. Однако новые молекулы ДНК невозможно было разделить по массе на фракции. Следовательно, оба изотопа находились в одной молекуле ДНК. Первая гипотеза о консервативной репликации ДНК у бактерий была отвергнута, так как отсутствовали отдельные фракции ДНК ^{14}N и ДНК ^{15}N.

Для проверки двух оставшихся гипотез — полуконсервативной и фрагментарной репликации — были исследованы ДНК третьего поколения бактерий. Их удалось разделить на две фракции: ДНК (^{14}N) и ДНК (^{14}N/^{15}N). Так отпала третья версия о фрагментарной репликации ДНК, так как по этой версии новые ДНК также должны были содержать только смесь изотопов ^{14}N/^{15}N.

§ 27. Хромосомы. Хромосомный набор клетки

Вспомните, из каких органических веществ состоят хромосомы. В каком органоиде клетки расположены хромосомы?

Важная роль в жизненном цикле клетки принадлежит *хромосомам* (от греч. *chroma* — цвет и *soma* — тело) — комплексам молекул ДНК и белков. Большинство хромосом в интерфазе имеют вид тонких нитей, что делает их невидимыми. После репликации каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК, которые спирализируются, соединяются с белками и приобретают чёткие, хорошо заметные формы.

Строение хромосом. Изучение хромосом эукариотных клеток показало, что они состоят из длинных нитей молекул ДНК и белков. В прокариотной клетке содержится только одна кольцевая молекула ДНК, не связанная с белками. Поэтому, строго говоря, её нельзя назвать хромосомой. Это нуклеотид.

Если бы удалось растянуть нить ДНК каждой хромосомы, то её длина значительно превысила бы размер ядра. Важную роль в упаковке гигантских молекул ДНК играют ядерные белки — гистоны. Исследования структуры хромосом показали, что ДНК соединяется с группами ядерных белков, образуя множество повторяющихся структур — *нуклеосом*. Они являются структурными единицами хроматина, плотно упакованы вместе и образуют единую структуру в виде спирали толщиной 36 нм (рис. 95).

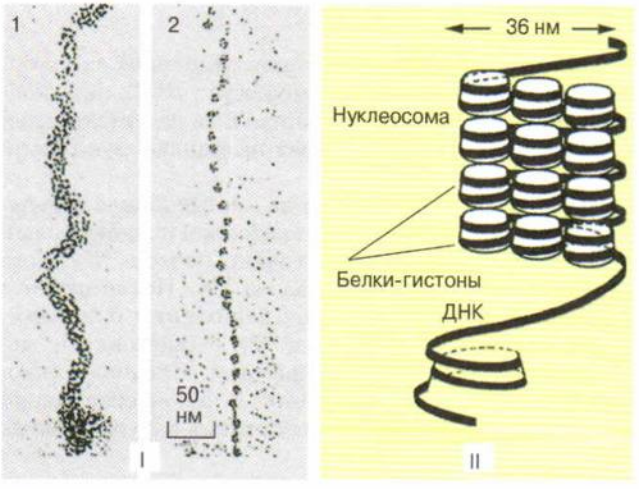


Рис. 95. Строение интерфазных хромосом: I — электронная микрофотография хроматиновых нитей (*1* — конденсированная форма, *2* — деконденсированная форма); II — образование нуклеосомной структуры

Рис. 96. Политенные хромосомы слюнных желёз тутового шелкопряда

Хромосомы в интерфазе растянуты в виде тонких длинных нитей, они содержат большое количество деспирализованных участков, что делает их практически невидимыми. Как было сказано выше, перед делением клетки молекулы ДНК реплицируются, и каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК, которые спирализуются, конденсируются с белками и приобретают чёткие формы (рис. 96).

Две дочерние молекулы ДНК упаковываются порознь и образуют *сестринские хроматиды*. Сестринские хроматиды удерживаются вместе центромерой и образуют единую хромосому. *Центромера* (от лат. *centrum* — срединная точка) — это участок сцепления двух сестринских хроматид, контролирующий движение хромосом к полюсам клетки во время деления. К этой части хромосом прикрепляются нити веретена деления (рис. 97, I).

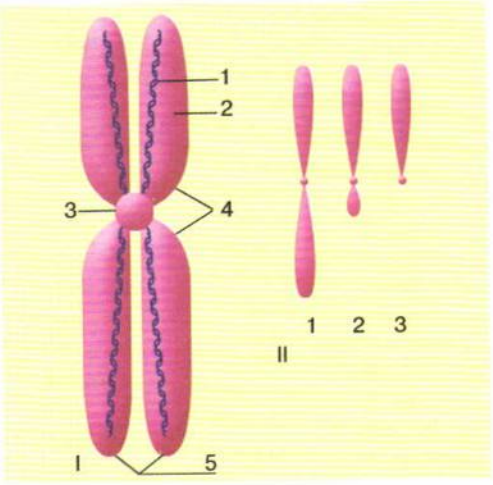


Рис. 97. Схема строения метафазной хромосомы (I): *1* — молекулы ДНК; *2* — белковые компоненты; *3* — центромера; *4* — плечи хромосомы; *5* — сестринские хроматиды. Виды хромосом (II): *1* — равноплечие; *2* — разноплечие; *3* — одноплечие

Идентифицировать хромосомы возможно только в метафазе митоза, когда они максимально плотно упакованы, хорошо окрашиваются и видны в световой микроскоп. В это время можно определить их количество в клетке, изучить внешний вид. В каждой хромосоме выделяются *плечи хромосом* и центромера. В зависимости от положения центромеры различаются три типа хромосом — *равноплечие*, *разноплечие* и *одноплечие* (рис. 97, II).

Хромосомный набор клеток. Клетки каждого организма содержат определённый набор хромосом, совокупность которых называется *кариотипом* (от греч. *karyon* — ядро и *typos* — форма). Для каждого вида организмов характерен свой кариотип. Хромосомы разных кариотипов отличаются по форме, величине, качеству и набору содержащейся в них генетической информации.

Кариотип человека представлен 46 хромосомами, плодовой мушки дрозофилы — 8, одного из культурных видов пшеницы — 28. Хромосомный набор строго специфичен для каждого вида организмов (рис. 98).

Исследования кариотипа различных организмов показали, что в клетках могут содержаться двойной и одинарный наборы хромосом.

Двойной, или *диплоидный* (от греч. *diploos* — двойной и *eidos* — вид), набор хромосом характеризуется наличием парных хромосом, которые одинаковы по величине, форме и характеру наследственной информации. Парные хромосомы

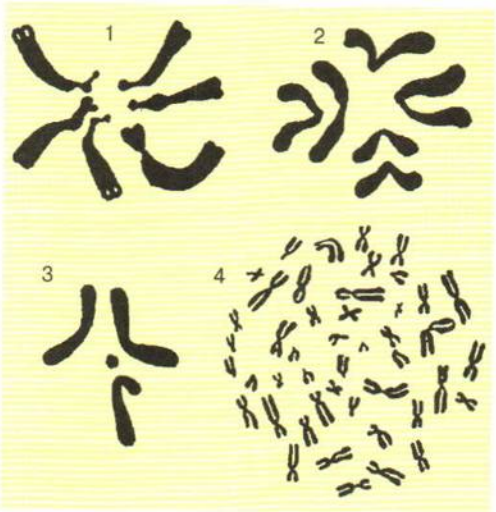


Рис. 98. Наборы хромосом клеток: *1* — скерды; *2* — комара; *3* — дрозофилы; *4* — человека. Набор хромосом дрозофилы — гаплоидный

называют *гомологичными* (от греч. *homoisos* — одинаковый, подобный). Например, все соматические клетки человека содержат 23 пары хромосом, т. е. 46 хромосом представлены в виде 23 пар. У дрозофилы 8 хромосом образуют 4 пары. Парные гомологичные хромосомы внешне очень похожи. Их центромеры находятся в одних и тех же местах, а гены расположены в одинаковой последовательности.

В некоторых клетках или организмах может существовать одинарный набор хромосом, который называют *гаплоидным* (от греч. *haploos* — одиночный, простой и *eidos* — вид). Парные хромосомы в этом случае отсутствуют, гомологичных хромосом в клетке нет. Например, в клетках низших растений — водорослей — набор хромосом гаплоидный, тогда как в соматических клетках у высших растений и животных он диплоидный. Однако в половых клетках всех организмов в норме всегда содержится только гаплоидный набор хромосом.

Таким образом, хромосомный набор клеток каждого организма и вида в целом строго специфичен и является его основной характеристикой. Хромосомный набор принято обозначать латинской буквой n. Диплоидный набор соответственно обозначается $2n$, а гаплоидный — n. Для обозначения количества генетического материала, т. е. числа молекул ДНК, используют латинскую букву c. В диплоидном наборе количество ДНК в двухроматидных хромосомах (после репликации) обозначается $4c$, а в однохроматидных (после митоза) — $2c$. Количество ДНК в гаплоидном наборе двухроматидных хромосом обозначается $2c$, а однохроматидных — c.

Хромосомы; нуклеосомы; сестринские хроматиды; центромера; плечи хромосомы; виды хромосом: равноплечие, разноплечие, одноплечие; кариотип; наборы хромосом: диплоидный, гаплоидный; гомологичные хромосомы.

Вопросы и задания

1. Какое строение имеет интерфазная хромосома? Почему её невозможно увидеть в микроскоп? Из каких веществ состоит хромосома?

2. Как определяется количество и внешний вид хромосом? Назовите основные части хромосомы. На какие типы делят хромосомы по внешнему виду?
3. Из скольких молекул ДНК состоит хромосома: а) в пресинтетический период интерфазы; б) перед самым делением клетки? Почему изменяется количество ДНК в разные периоды жизни клетки?
4. Какие хромосомы называют гомологичными? Что такое диплоидный и гаплоидный наборы хромосом?
5. По набору хромосом плодовой мушки дрозофилы (см. рис. 98) определите, сколько в нём равноплечих, разноплечих и одноплечих хромосом.
6. В кариотипе кролика насчитывается 44 хромосомы. Сколько хромосом находится у него в соматических клетках и сколько в половых клетках?

§ 28. Деление клетки. Митоз

Рассмотрите рис. 100. Каким образом при делении материнской клетки происходит равномерное распределение генетической информации между двумя дочерними клетками?

Рост организма осуществляется благодаря делению его клеток. Способность к делению — важнейшее свойство клетки. В результате деления из одной клетки возникают две новые. Таким образом, самовоспроизведение проявляется уже на клеточном уровне. Наиболее распространённый способ деления — митоз — непрямое деление клетки. Он был открыт в 1874 г. русским ботаником Иваном Дорофеевичем Чистяковым.

Деление клетки. *Митоз* (от греч. *mitos* — нить) — это процесс образования двух дочерних клеток с набором хромосом, идентичным исходной материнской клетке. Митотическое деление клеток приводит к увеличению их числа, обеспечивает рост организма, регенерацию, возобновление клеток в процессе их старения. У некоторых организмов митоз лежит в основе их размножения бесполым путём. Например, при вегетативном размножении растений в результате митоза образуются новые органы.

Деление клетки состоит из двух последовательных процессов: *кариокинеза* — деления ядра, или собственно митоза, и *цитокинеза* — деления цитоплазмы с органоидами.

При кариокинезе происходит основное, наиболее важное событие деления — перераспределение хромосом, т. е. молекул ДНК, обеспечивающих передачу наследственной информации двум дочерними клеткам.

В процессе цитокинеза осуществляется более или менее одинаковое распределение цитоплазмы и её органоидов между двумя дочерними клетками. Однако это событие не происходит с такой точностью, как процесс кариокинеза.

Митоз обычно можно наблюдать в световой микроскоп на фиксированных препаратах (рис. 99). Современные методы фазово-контрастной микроскопии и микрофотосъёмки дают возможность увидеть его в динамике и в живых клетках.

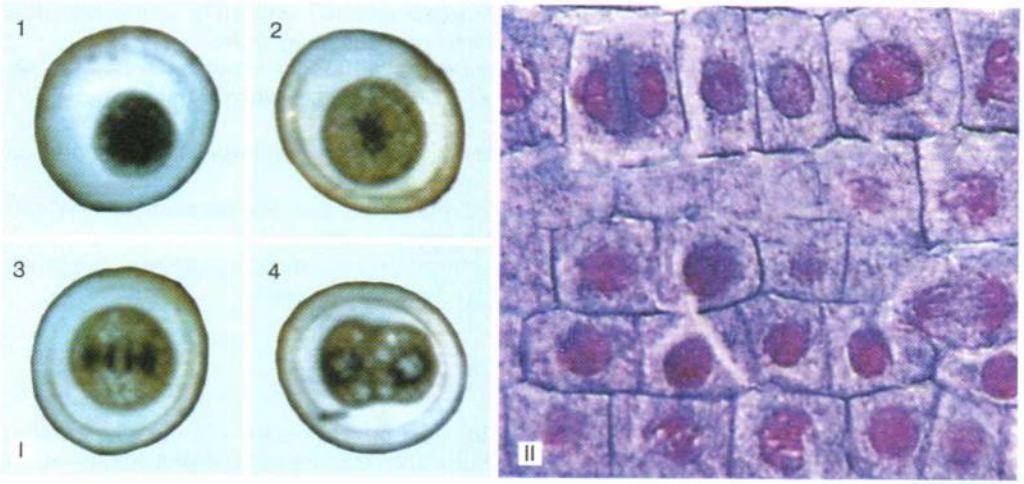


Рис. 99. Митоз в клетках различных организмов. Микрофотографии митоза: I — в яйце аскариды: *1* — профаза, *2* — метафаза, *3* — анафаза, *4* — телофаза; II — в клетках корешка лука

Стадии митоза. Митоз состоит из четырёх последовательных стадий, обеспечивающих равномерное распределение генетической информации и органоидов между двумя дочерними клетками (рис. 100).

Профаза. Первая стадия митоза самая продолжительная. Переход из периода G_2 интерфазы в профазу митоза происходит постепенно. Хроматин начинает конденсироваться, и формируются хромосомы. Они становятся максимально спирализованными, утолщёнными и хорошо заметны в микроскоп. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид — двух молекул ДНК. Количество хромосом в диплоидной клетке по-прежнему составляет $2n$, а число молекул ДНК удвоено и равно $4c$. Сестринские хроматиды соединены друг с другом центромерой. Ядерная мембрана и ядрышко распадаются и исчезают.

Центриоли клеточного центра расходятся к полюсам, образуя *веретено деления*, состоящее из микротрубочек. Микротрубочки располагаются вокруг центриолей в виде «звезды» (рис. 100, II).

Метафаза. Во вторую стадию митоза нити веретена деления соединяются с центромерами хромосом и перемещают их в экваториальную зону клетки. В конце метафазы все хромосомы выстраиваются в одной экваториальной плоскости и образуют *метафазную пластинку*. В этом положении они удерживаются микротрубочками веретена деления.

Анафаза. Это довольно короткая стадия, запускаемая специальным механизмом. Внезапно сестринские хроматиды всех хромосом одновременно разделяются в местах центромеры. Каждая центромера делится пополам,

и хромосома распадается на две хроматиды, которые теперь становятся отдельными хромосомами. С помощью нитей веретена деления начинается движение сестринских хроматид-хромосом к полюсам клетки. У каждого полюса в результате такого движения оказывается столько же хромосом, сколько их было в исходной материнской клетке.

Телофаза. На последней стадии происходит формирование новых ядер у полюсов клетки. Хромосомы деспирализуются, нити веретена деления исчезают. Вновь формируется ядрышко. Эта стадия завершает процесс деления ядра, который плавно переходит в процесс деления цитоплазмы клетки — цитокинез.

Цитокинез. Клеточные органоиды равномерно распределяются по двум полюсам клетки. В экваториальной части плазматическая мембрана образует впячивание, которое втягивается внутрь клетки. Полагают, что этот процесс

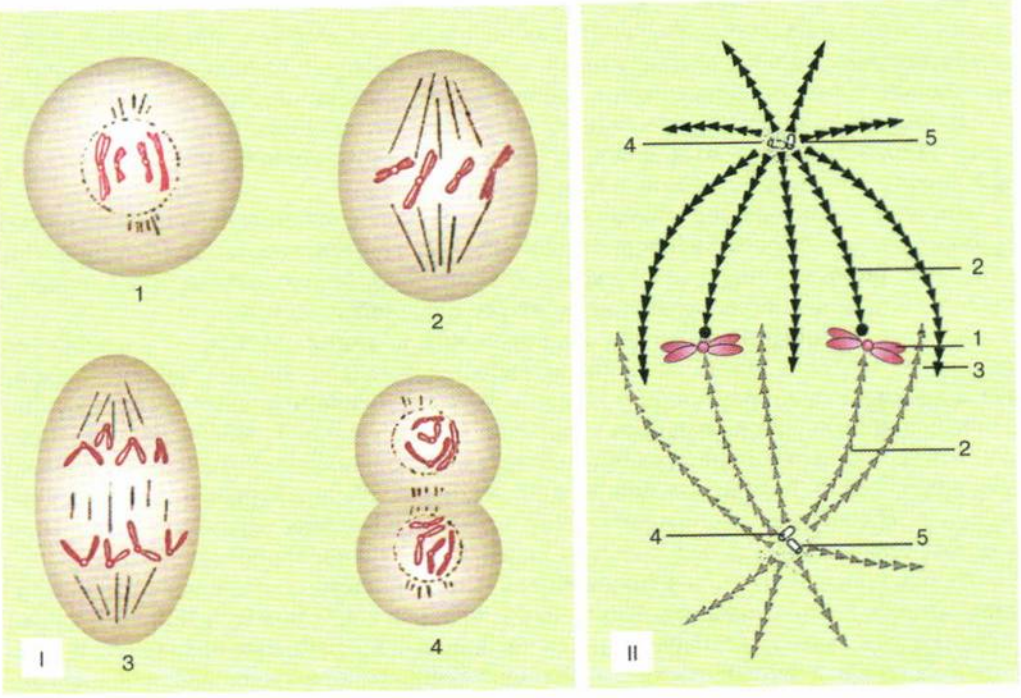


Рис. 100. Стадии митоза (I): *1* — профаза; *2* — метафаза; *3* — анафаза; *4* — телофаза. Схема митотического веретена деления в метафазе (II): *1* — хромосома; *2* — микротрубочки веретена деления; *3* — зона перекрывания микротрубочек; *4* — центриоли; *5* — полюс веретена деления. Микротрубочки связаны с центромерой хромосом, обеспечивают движение хромосом к экватору и их выстраивание на равном расстоянии от полюсов клетки. В местах перекрывания микротрубочки антипараллельны

связан с деятельностью микротрубочек. В клетке образуется *борозда деления* — перетяжка из наружной плазматической мембраны, которая постепенно углубляется к центру клетки. В результате этого возникают две новые дочерние клетки, идентичные исходной материнской.

Весь процесс деления длится от нескольких минут до 3 ч, в зависимости от типа клеток и организма. Продолжительность всего процесса деления клетки в несколько раз короче её интерфазы.

Митоз в растительных и животных клетках имеет ряд отличий. Во-первых, в растительных клетках центриоли отсутствуют, и «звёзды» из микротрубочек не образуются. Во-вторых, у растений нити веретена деления исчезают не полностью, а сохраняются в экваториальной зоне. Здесь за счёт содержимого пузырьков аппарата Гольджи формируется клеточная пластинка, которая, разрастаясь, сливается со стенками исходной клетки и разделяет материнскую клетку на две дочерние. Мембраны пузырьков используются для построения новых клеточных мембран. Таким образом, впячивания и перетяжки здесь не образуется. За счёт целлюлозных волокон, которые придают клетке прочность и эластичность, происходит формирование первичной клеточной стенки. Постепенно в процессе роста клеточная стенка утолщается благодаря отложениям новых целлюлозных волокон. Она приобретает слоистую структуру, в ней образуются поры, пронизанные плазмодесмами.

Биологический смысл митоза заключается в обеспечении постоянства числа хромосом и идентичности наследственной информации исходной материнской клетки и вновь возникающих клеток. Кроме того, благодаря митозу увеличивается количество клеток, происходит рост тканей и органов.

Амитоз. Иногда встречается и другой вид деления клетки — *амитоз* (от греч. *a* — отрицательная частица и *mitos* — нить) — прямое деление ядра, без образования видимых хромосом и веретена деления. При амитозе ядро клетки сохраняет интерфазное строение и хромосомы не спирализуются. Ядро перешнуровывается перетяжкой, поэтому строго равноценного распределения генетической информации между дочерними клетками при амитозе не происходит. Цитокинез при амитозе, как правило, отсутствует, поэтому в одной клетке образуются два ядра, а иногда возникают многоядерные клетки.

Амитоз распространён у простейших, низших грибов, в клетках специализированных тканей высших животных и человека, например хрящевой ткани и роговицы глаза. Амитозом делятся также клетки раковых опухолей. В биологическом смысле амитоз представляет собой неполноценное деление клеток, утративших способность к митозу.

Митоз: кариокинез, цитокинез; стадии митоза: профаза, метафаза, анафаза, телофаза; веретено деления; метафазная пластинка; борозда деления; амитоз.

Вопросы и задания

1. Назовите стадии митоза. Какие из стадий относят к кариокинезу, а какие — к цитокинезу? Объясните почему.
2. Какие структуры в клетке обеспечивают равномерное расхождение хромосом в митозе? Опишите этот процесс, используя рис. 100.
3. Определите набор хромосом и количество ДНК на каждой стадии клеточного цикла, если число хромосом в исходной клетке $2n$, а количество ДНК — $2c$. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Наборы хромосом и количество ДНК в клеточном цикле

Начало интерфазы	Митоз			
	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза
Набор хромосом — $2n$				
Количество ДНК — $2c$				

Дополнительная информация

У некоторых организмов встречается нарушение митоза, которое ведёт к *эндорепродукции* — удвоению хромосом, не сопровождающемуся их расхождением к полюсам клетки и последующим делением цитоплазмы. В результате этого в клетках возникают необычайно крупные ядра. Различают два вида эндорепродукции: политению и эндомитоз.

При *политении*, например у личинок комаров хирономус, хромосомы в деспирализованном состоянии вступают в новую репликацию, образуя политенную структуру ядра. Политенные хромосомы толще обычных и состоят из дисков, междисковых участков и пуфов.

При *эндомитозе*, характерном для клеток шелкоотделительной железы тутового шелкопряда, происходит спирализация хромосом и начинается митоз, но нарушается веретено деления и сохраняется ядерная оболочка. Это приводит к возрастанию числа хромосом, увеличению размеров клетки и повышению синтеза запасных питательных веществ (см. рис. 96).

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 6

Клеточный цикл эукариотной клетки состоит из интерфазы и митоза. Основное событие интерфазы — репликация ДНК. Этот процесс обеспечивается совместным действием специфического фермента ДНК-полимеразы и ряда белковых факторов. Репликация обусловливает высокую надёжность копирования ДНК и передачу наследственной информации от клетки к клетке. В результате репликации каждая хромосома перед началом деления состоит из двух сестринских хроматид, соединённых центромерой.

Для каждой клетки и организма в целом характерен определённый набор хромосом — кариотип. Он может быть диплоидным ($2n$) и гаплоидным (n).

В диплоидном наборе клетки или организма содержатся парные хромосомы, которые называют гомологичными.

Деление клетки — митоз. Его подразделяют на кариокинез и цитокинез. Кариокинез состоит из четырёх стадий: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. В ходе первых трёх стадий происходит равномерное распределение хромосом — генетического материала клетки. Последняя стадия переходит в цитокинез — распределение цитоплазмы и органоидов между двумя дочерними клетками. Биологический смысл митоза заключается в поддержании постоянства числа хромосом и идентичности наследственной информации во вновь возникающих клетках и исходной материнской клетке. Благодаря митозу увеличивается количество клеток, происходит рост тканей и органов.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Жизненный цикл клетки: непрерывность жизни.
2. Кариотип: генетический критерий вида.
3. История открытия митоза.
4. Изучение стадий митоза на микропрепаратах.
5. «Строим» хромосомы (создание моделей хромосом).

Глава 7. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ОРГАНИЗМОВ

§ 29. Организм как единое целое

Рассмотрите рис. 101, 103, 104. Чем сходны изображённые организмы и чем отличаются? Вспомните, какие процессы жизнедеятельности происходят в организмах?

Организм (от лат. *organizo* — устраиваю, придаю стройный вид) представляет собой биосистему, состоящую из взаимосвязанных частей, работающих как единое целое. Организм выступает основным носителем жизни, реально существующей в природе единицей. Ему присущи такие свойства, как питание, дыхание, транспорт веществ, выделение, раздражимость, регуляция, рост, размножение, изменчивость и приспособление к условиям среды.

Структурные части организмов. Организмы, обитающие на Земле, очень многообразны по строению: одноклеточные, колониальные, многоклеточные. Помимо организмов, имеющих клеточное строение, существует и неклеточная форма жизни — вирусы, проявляющие одновременно свойства живой и неживой природы. Рассмотрим организацию клеточных организмов как наиболее распространённых на Земле.

Самые простые формы организмов — *одноклеточные*. К ним относят бактерии, некоторые водоросли, простейших и грибы-дрожжи. Отличительная

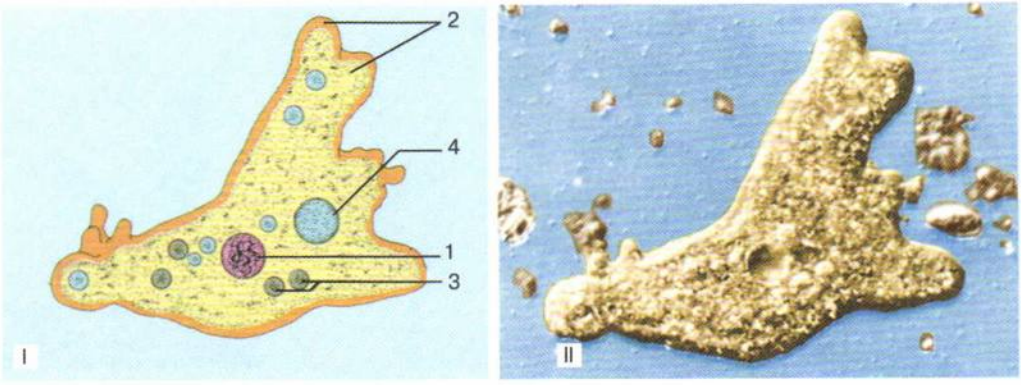


Рис. 101. Структурные части (органеллы) одноклеточного организма (амёба обыкновенная) (I): *1* — ядро, *2* — ложноножки, *3* — пищеварительные вакуоли, *4* — сократительная вакуоль; микрофотография амёбы (II)

особенность одноклеточных — достаточно простое строение тела. Это клетка, обладающая всеми признаками самостоятельного организма. Структурными частями одноклеточного организма являются *органеллы* (от лат. *organella* — уменьшительная форма от лат. *organ*, т. е. маленький орган), связанные между собой с помощью цитоплазмы и обеспечивающие существование клетки как целостного организма. Так, у амёбы обыкновенной органеллы движения — ложноножки — участвуют в передвижении и захвате пищи, пищеварительные вакуоли осуществляют внутриклеточное переваривание пищи, сократительная вакуоль выводит из цитоплазмы клетки конечные продукты обмена веществ и избыток воды, ядро управляет всеми процессами жизнедеятельности и отвечает за хранение и передачу генетической информации (рис. 101).

Многоклеточные организмы устроены сложнее. Их тело состоит из частей: клеток, тканей, органов, объединённых в системы органов (рис. 102). Вне организма его части существовать не могут, но организм способен обходиться без некоторых частей, например отдельных органов или клеток. Так же как и одноклеточным, многоклеточным организмам присущи все вышеперечисленные жизненные функции. Однако у одноклеточных процессы жизнедеятельности сосредоточены в одной клетке, тогда как у многоклеточных организмов они распределены между клетками, тканями, органами и системами органов. Например, у высших растений транспорт веществ обеспечивается проводящей системой, представленной сосудами древесины и ситовидными трубками луба, расположенными в надземных и подземных органах. Корневое питание, т. е. всасывание из почвы воды с минеральными веществами, осуществляется корневыми волосками — клетками кожицы корня, а фотосинтез — клетками ассимиляционной ткани, содержащей хлоропласты и расположенной главным образом в листьях растений.

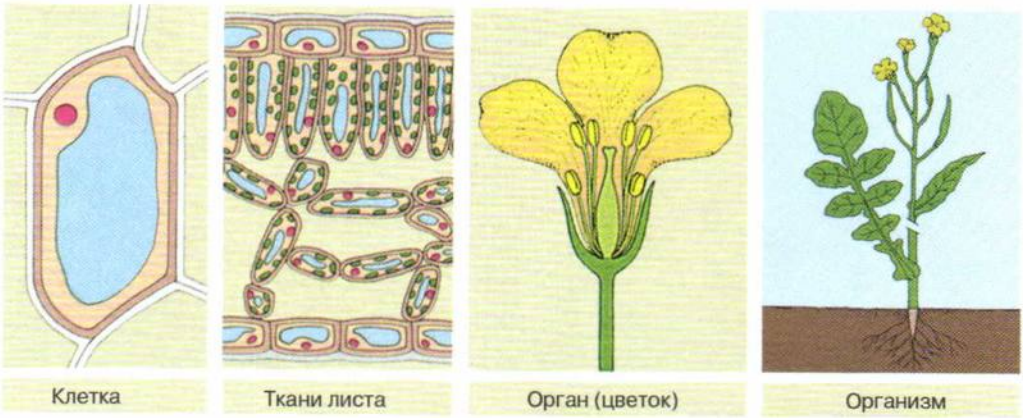


Рис. 102. Структурные части многоклеточного организма (редька дикая)

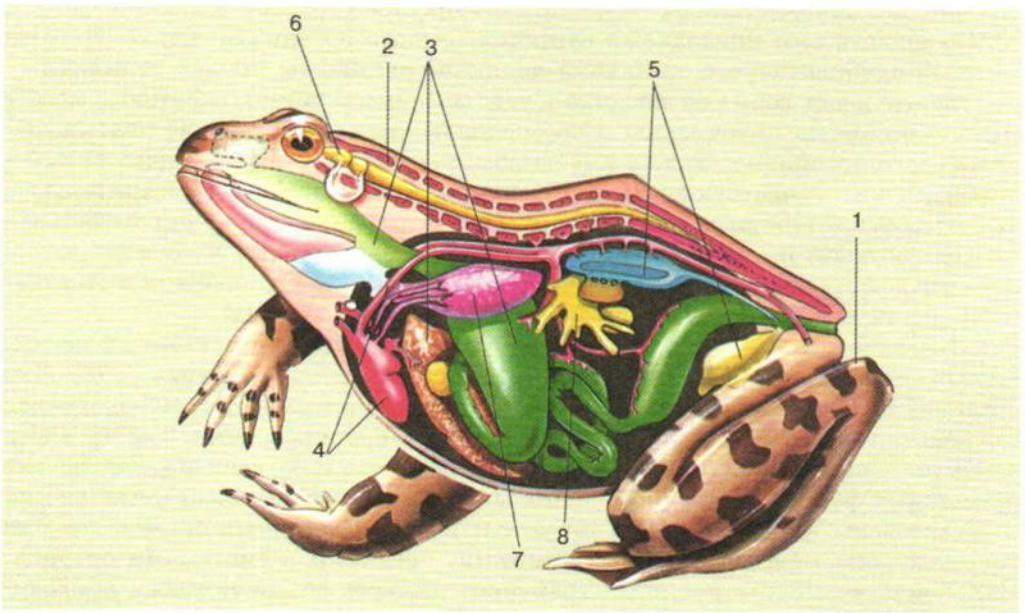


Рис. 103. Системы органов животного организма (лягушка травяная): *1* — покровная (кожа); *2* — опорно-двигательная (скелет, мускулатура); *3* — пищеварительная (ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, кишечник, печень, поджелудочная железа); *4* — кровеносная (сердце, кровеносные сосуды); *5* — выделительная (почки, мочеточники, мочевой пузырь); *6* — нервная (головной и спинной мозг, нервы); *7* — дыхательная (лёгкие); *8* — половая (половые железы и протоки)

У многоклеточных животных выделяют специализированные системы органов (рис. 103). Например, покровная система органов, состоящая из кожи и её производных, обеспечивает защиту организма от высыхания, резких колебаний температуры и от проникновения во внутреннюю среду вредных микроорганизмов. Пищеварительная система, представленная пищеварительным каналом и пищеварительными железами, осуществляет обработку пищи и всасывание питательных веществ. Опора и передвижение организма связаны с работой опорно-двигательной системы, состоящей из скелета и мускулатуры.

Колониальные организмы представляют собой группы одноклеточных или многоклеточных особей, объединённых для совместного существования. Примером колонии, состоящей из одинаковых клеток, служит водоросль вольвокс (рис. 104). Жгутики клеток обеспечивают передвижение колонии, хроматофоры клеток — питание при помощи фотосинтеза, репродуктивные клетки отвечают за размножение. Нити цитоплазмы соединяют клетки между собой в единое целое — колониальный организм.

В колонию иногда объединяются многоклеточные особи, например представители кишечнополостных — сифонофоры. Одна часть такой колонии обеспечивает передвижение, другая — питание и защиту, третья — размножение. От вольвокса такая колония отличается тем, что обладает общей нервной системой и её части специализованы по функциям. Подобные колонии являются «сверхорганизмами», так как образовались в результате объединения нескольких многоклеточных особей в единое целое.

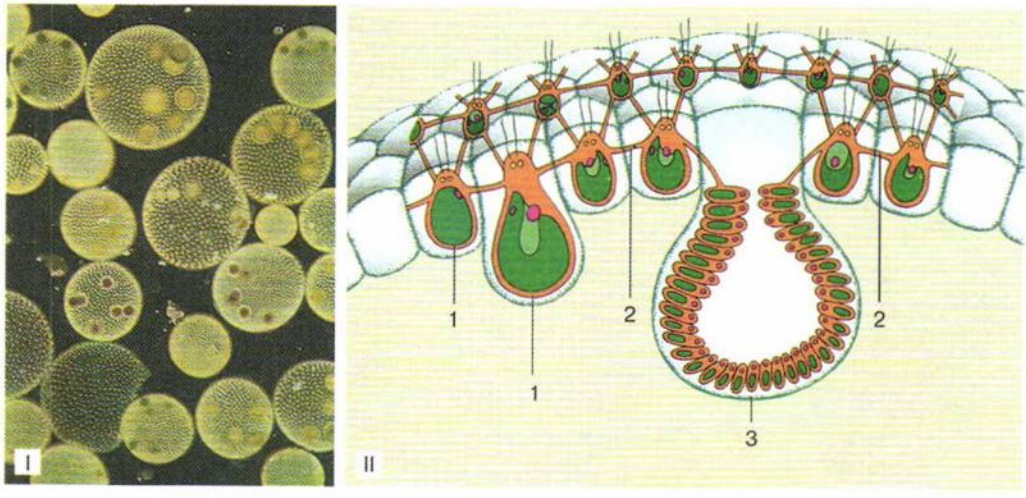


Рис. 104. Колониальная водоросль вольвокс: I — внешний вид колоний; II — строение колонии: *1* — отдельные клетки, *2* — нити цитоплазмы, *3* — группы репродуктивных клеток, отвечающих за бесполое размножение

Взаимосвязь частей многоклеточного организма. Организм отличается от образующих его частей не просто сложностью организации, наличием структуры, но и качественно новыми свойствами. Существуя в постоянно изменяющихся условиях среды, организм вынужден согласовывать работу образующих его частей по удовлетворению целого ряда жизненных потребностей: в воде, кислороде, питательных веществах и др. Такая деятельность получила название *функции* (от лат. *functio* — исполнение, осуществление). Следовательно, целостность организма обеспечивается согласованной работой образующих его частей, направленной на выполнение общих функций.

Группы органов, имеющих общее происхождение и совместно выполняющих определённые функции, образуют *системы органов*. При одинаковых функциях, но разном происхождении и строении объединение частей организма называют *аппаратом* (от лат. *apparatus* — оборудование). Например, у большинства наземных растений в кожице листьев имеется устьичный аппарат, регулирующий испарение воды (рис. 105). Он представлен двумя замыкающими клетками с хлоропластами, межклетником — устьичной щелью и несколькими околоустьичными клетками без хлоропластов. Другой пример: в дыхательной системе наземных позвоночных животных, в том числе и человека, имеется голосовой аппарат, образованный разными органами: голосовыми связками, голосовой щелью и мышцами гортани.

Совместная работа частей многоклеточного организма возможна при относительном постоянстве его состава и свойств — гомеостазе. Мысль о существовании механизмов, обеспечивающих гомеостаз, впервые в XIX в. высказал

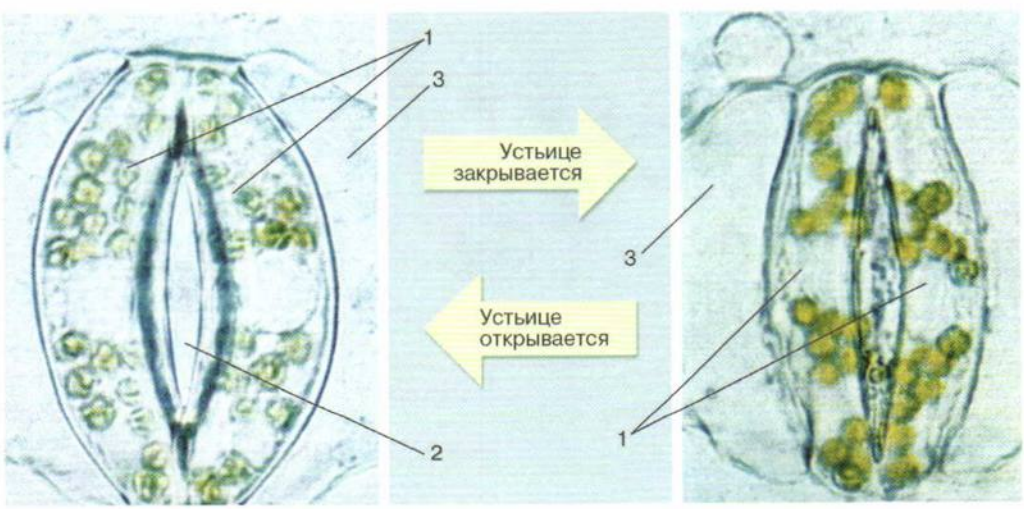


Рис. 105. Устьичный аппарат растений: *1* — замыкающие клетки; *2* — устьичная щель; *3* — околоустьичные клетки эпидермиса листа

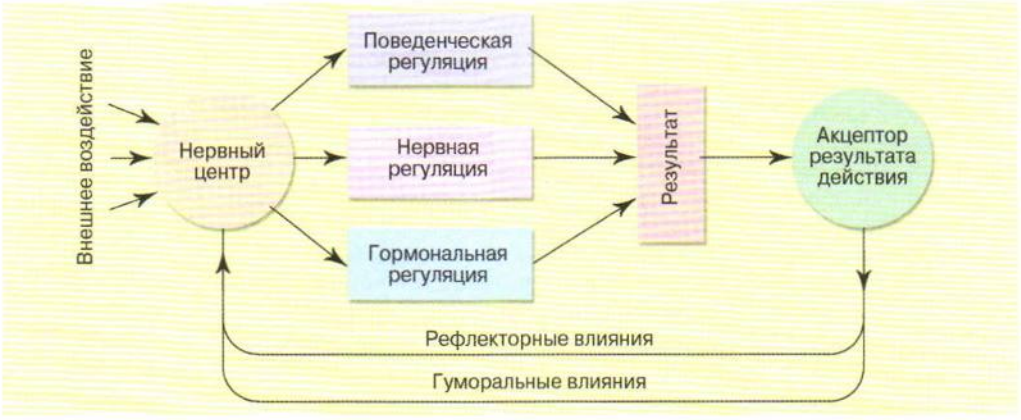


Рис. 106. Общая схема функциональной системы

французский учёный Клод Бернар. Изучая кровь, лимфу и тканевую жидкость, он пришёл к выводу: постоянство состава и свойств внутренней среды организма является необходимым условием нормальной жизнедеятельности его частей. Под воздействием различных условий среды состав организма меняется, тогда включаются механизмы, направленные на восстановление гомеостаза. Например, усиленная мышечная работа вызывает повышение в крови содержания углекислого газа и снижение кислорода. Для восстановления исходной концентрации этих газов в организме увеличивается частота дыхательных движений и сокращений сердца, которая сопровождается также изменениями в работе опорно-двигательной, нервной, эндокринной и других систем. Такое временное объединения органов и систем, направленное на достижение необходимого организму результата, называют *функциональной системой* (рис. 106).

Теорию функциональных систем разработал в 1935 г. русский учёный Пётр Кузьмич Анохин. Согласно его взглядам, функциональная система позволяет организму выбрать цель и подчинить работу всех составляющих его частей — органов и систем органов — её достижению. Это обеспечивается в первую очередь управляющей деятельностью нервной и эндокринной систем, регулирующих работу различных частей организма и получающих за счёт обратной связи информацию о конечном результате.

Таким образом, организм является целостной биосистемой, состоящей из структурно и функционально взаимосвязанных частей, совершающих постоянную работу по поддержанию его гомеостаза.

Организм; организмы: одноклеточные, колониальные, многоклеточные; органеллы; функция; система органов; аппарат; функциональная система.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему организм считают основным носителем жизни.
2. Из каких структурных частей состоят тела одноклеточных и многоклеточных организмов? Докажите, что состоящая всего лишь из одной клетки амёба обыкновенная и такое многоклеточное животное, как травяная лягушка, являются самостоятельными организмами. Для доказательства используйте рис. 101 и 103.
3. Каковы отличия колониальных организмов от многоклеточных?
4. Чем организм отличается от образующих его частей? В чём сходство и отличия системы органов, аппарата и функциональной системы?
5. Как обеспечивается целостность организма? Приведите примеры.

§ 30. Ткани и органы

Рассмотрите рис. 107—110. Чем отличаются друг от друга изображённые на них ткани и органы? Какие функции выполняют эти ткани и органы?

Клетки многоклеточного организма очень разнообразны, но среди них можно найти похожие. Такие группы клеток и межклеточного вещества, сходные по строению, происхождению и выполняемым функциям, называют *тканями*. Рассмотрим основные типы и виды тканей.

Ткани растений. Организм большинства высших растений состоит из четырёх типов тканей: образовательных, покровных, проводящих и основных (рис. 107). Среди типов тканей имеются отдельные их виды, отличающиеся друг от друга местом положения в организме, строением образующих их клеток и выполняемыми функциями.

Образовательные ткани состоят из мелких живых клеток, способных к постоянному и быстрому делению митозом. Различные виды образовательных тканей находятся в точках роста растений: конусе нарастания побега, кончике корня, основании междоузлий стеблей. Кроме того, образовательные ткани располагаются внутри корней и стеблей, обеспечивая рост органов в толщину и заживление ран, образующихся при повреждениях. Из образовательных тканей формируются все остальные типы тканей растений.

Покровные ткани расположены снаружи органов растений и состоят из плотно сомкнутых клеток. У молодых стеблей, корней и листьев они представлены живыми клетками *эпидермиса* (кожицы), который выполняет функцию защиты от высыхания. По мере старения эпидермис на стеблях и корнях заменяется мёртвой тканью — *пробкой*, которая становится непроницаемой для газов, воды и защищает органы растений в основном от механических повреждений. Наружные слои пробки постепенно превращаются в *корку*, хорошо заметную, например, на поверхности стволов деревьев.

Проводящие ткани состоят из вытянутых в длину клеток, которые, соединяясь друг с другом, обеспечивают проведение в растении воды с растворёнными

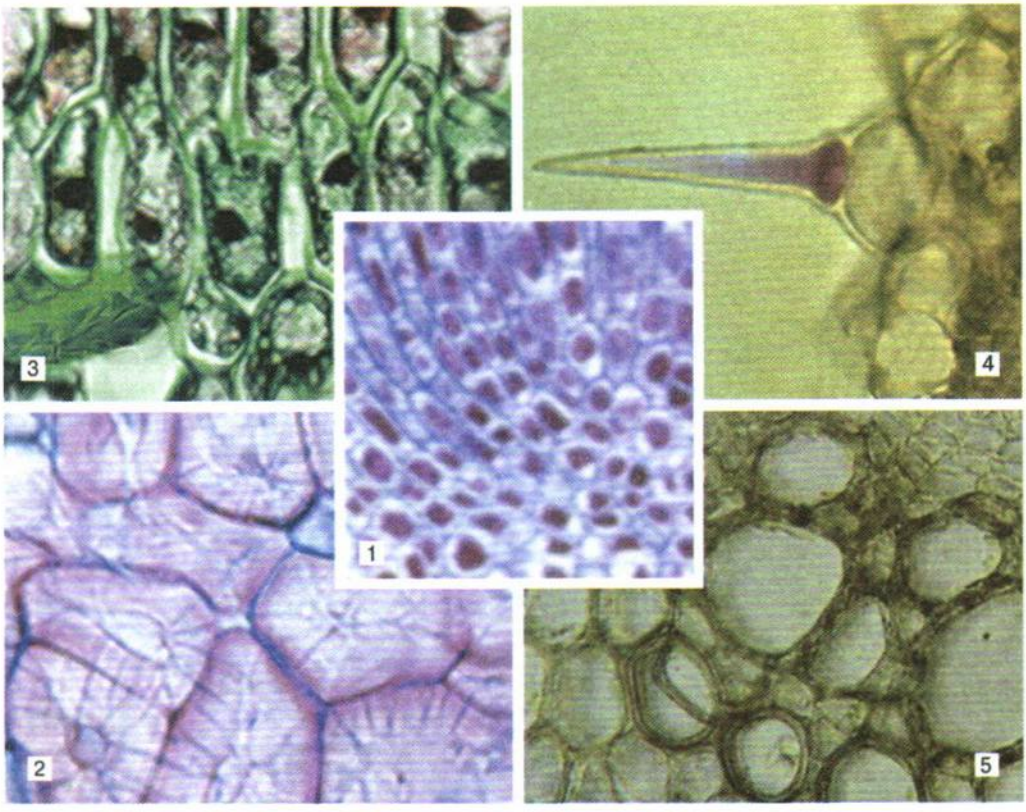


Рис. 107. Растительные ткани: *1* — образовательная; *2* — основная (механическая — каменистые клетки); *3* — основная (ассимиляционная ткань — хлоренхима); *4* — покровная (эпидермис с волосками); *5* — проводящая (сосуды)

в ней минеральными и органическими веществами. Различают два вида проводящих тканей — *луб* и *древесину*. В состав луба входят ситовидные трубки, образованные вертикальным рядом удлинённых живых клеток без ядра, и клетки-спутницы. Горизонтальные стенки ситовидных трубок, граничащие друг с другом, имеют множество отверстий, через которые осуществляется транспорт растворов органических веществ, образовавшихся в листьях растения в результате фотосинтеза.

Древесина состоит в основном из сосудов, образованных расположенными друг над другом мёртвыми клетками, без внутреннего содержимого. Вертикальные стенки сосудов утолщены и одревеснели, что придаёт этой ткани прочность. Горизонтальные стенки между клетками разрушены, поэтому сосуд

представляет собой трубку. По сосудам от корней ко всем остальным органам растения передвигаются растворы минеральных веществ. Кроме проводящих элементов в состав древесины и луба входят волокна, относящиеся к механической ткани, и клетки запасающей ткани.

Основные ткани расположены в растении между покровными и проводящими тканями. Различают несколько видов основных тканей: *механическую, запасающую* и *ассимиляционную*. Механическая ткань представлена как живыми, так и мёртвыми клетками (волокнами), которые выполняют опорную функцию и составляют каркас растения. Запасающая ткань (паренхима) образована живыми клетками, находящимися в клубнях, корневищах, луковицах, плодах и накапливающими питательные вещества. Ассимиляционная ткань (хлоренхима) содержит живые фотосинтезирующие клетки и расположена главным образом в мякоти листьев и зелёных частях стеблей растения.

Ткани животных и человека. Все типы тканей животных и человека развиваются из зародышевых клеток, тогда же происходит и их специализация по функциям. В организме животных и человека различают четыре типа тканей: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервную (рис. 108). Все типы тканей, кроме нервной, подразделяют на виды.

Эпителиальные ткани представлены плотно прилегающими друг к другу клетками, которые покрывают поверхность тела, а также выстилают внутренние полости. Эпителий входит в состав желёз внутренней и внешней секреции. Покровные эпителии кожи, ротовой и носовой полостей выполняют защитную функцию и обеспечивают обмен веществ между внешней средой и внутренними органами. Железистый эпителий, из которого состоят железы внутренней и внешней секреции, обеспечивает секреторную функцию, производя специфические биологически активные вещества — *секреты* (от лат. *secretio* — отделение) — ферменты и гормоны.

Соединительные ткани образованы клетками и большим количеством межклеточного вещества, которое может быть плотным (кости, хрящи), рыхлым (подкожная клетчатка), волокнистым (сухожилия) и жидким (кровь, лимфа). Эти ткани выполняют опорную, защитную, питательную и транспортную функции. Соединительные ткани способны заменить повреждённый участок органа. Например, при повреждении кожи образуется заживляющий рубец, состоящий в основном из волокнистой соединительной ткани.

Мышечные ткани бывают трёх видов: поперечно-полосатая скелетная, гладкая и поперечно-полосатая сердечная. Поперечно-полосатая скелетная и сердечная ткани состоят из вытянутых в длину многоядерных клеток — мышечных волокон с полосатой исчерченностью. Из скелетной мышечной ткани состоят скелетные мышцы, а из сердечной — стенки сердца. Волокна гладкой мышечной ткани одноядерные и имеют веретеновидную форму. Они входят в состав стенок полых внутренних органов, например пищевода, желудка, кишечника, мочевого пузыря.

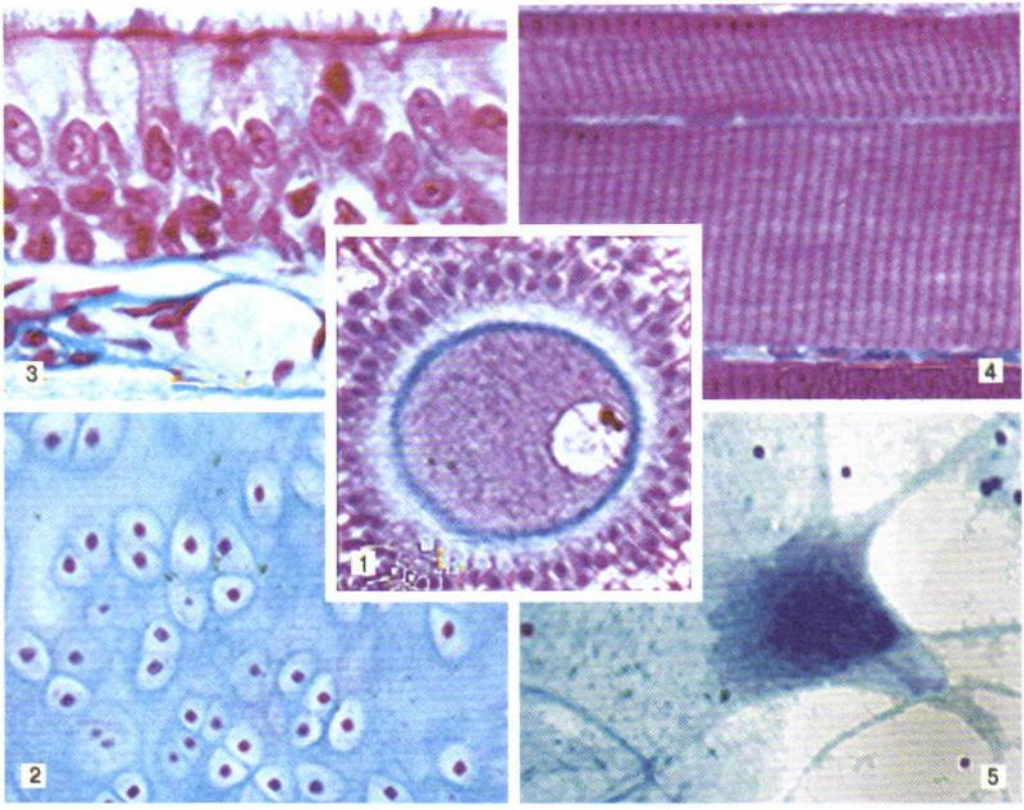


Рис. 108. Исходная клетка — зигота (*1*) и животные ткани: *2* — соединительная (хрящевая); *3* — эпителиальная (реснитчатый эпителий); *4* — мышечная (поперечно-полосатая скелетная); *5* — нервная

Мышечные ткани обладают сократимостью, которая обусловлена свойствами входящих в их состав белков миозина и актина. За счёт этого мышечные волокна способны изменять свою форму, что обеспечивает выполнение мышечными органами и организмом в целом двигательной функции.

Нервная ткань состоит из нервных клеток (нейронов) и нейроглии. Главные особенности *нейронов* (от греч. *neuron* — жила) — звёздчатая форма и отходящие отростки — дендриты и аксон. Ветвящиеся дендриты — воспринимающая, а неветвящаяся аксон — передающая части нейрона. По ним нервные импульсы передаются к телу нейрона и от него. Часть аксонов покрыта оболочкой из жироподобного вещества. Их скопление образует в органах, например головном мозге, белое вещество, а тела нейронов и короткие отростки — серое вещество. Клетки *нейроглии* (от греч. *neuron* и *glia* — клей)

округлой формы. Они плотно окружают нейроны и выполняют вспомогательные функции: обеспечивают механическую поддержку, снабжают нейроны питательными веществами.

Нервная ткань обладает возбудимостью и проводимостью, что обеспечивает выполнение органами, в состав которых она входит, жизненно важных функций организма. Чувствительные нейроны воспринимают раздражения из внешней и внутренней среды, двигательные нейроны проводят нервные импульсы от мозга к исполнительным органам, а вставочные осуществляют связь между чувствительными и двигательными нейронами.

Ткани объединены в органы.

Органы. *Орган* (от греч. *organon* — орудие, инструмент) — часть организма, имеющая определённую форму, строение и выполняющая одну или несколько функций. Органы состоят, как правило, из разных типов тканей.

У большинства многоклеточных организмов различают органы вегетативные и генеративные. Так, *вегетативными органами* (от лат. *vegetativus* — растительный) у высших растений служат *корень* и *побег* (рис. 109, I, II). Они обеспечивают питание, дыхание и рост организма. Корень удерживает растение в почве и всасывает воду с растворёнными в ней минеральными веществами. Побег состоит из стебля, листьев и почек. Стебель выносит почки и листья к свету, служит для них опорой и осуществляет в растении транспорт веществ. Листья участвуют в фотосинтезе, испарении воды и дыхании растения. При смене функций вегетативные органы могут видоизменяться. Например, у цветковых растений встречаются видоизменения корней и побегов: корнеплоды, корневые шишки, корни-присоски, побеги-столоны, усики, колючки, клубни, корневища, луковицы, отличающиеся по строению и приспособленные к выполнению разных функций.

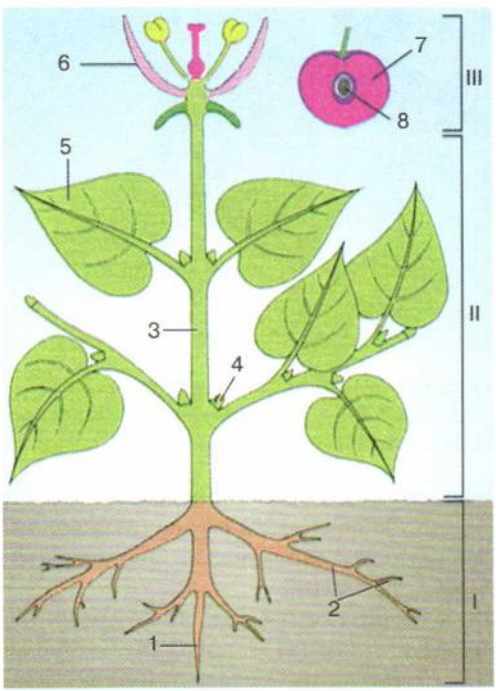


Рис. 109. Органы цветкового растения. Вегетативные: I — корень (*1* — главный, *2* — боковой); II — побег (*3* — стебель, *4* — почка, *5* — лист). Генеративные (III): *6* — цветок, *7* — плод, *8* — семя

У животных и человека вегетативными чаще всего называют органы пищеварения, дыхания, кровообращения и выделения. Они обеспечивают

основные процессы жизнедеятельности: питание, газообмен, транспорт питательных веществ и выведение вредных продуктов метаболизма из организма. К *соматическим органам* (от греч. *somatos* — телесный) относят мускулатуру, скелет и кожу. С ними связаны передвижение и защита организма, восприятие раздражений из окружающей среды, теплообмен. Деятельность вегетативных и соматических органов регулируется нервной и эндокринной системами, получающими информацию от органов чувств. Поэтому органы этих систем — головной и спинной мозг, нервы, эндокринные железы — называются *регуляторными* (от лат. *regulo* — направляю, упорядочиваю).

Генеративные органы (от лат. *genero* — рождаю, произвожу) выполняют функцию полового размножения. У цветковых растений к ним относят *цветок*, *плод* и *семя* (рис. 109, III). Цветок состоит из околоцветника, тычинок и пестика, расположенных на расширенной оси — цветоложе. Околоцветник, образованный одинаковыми листочками, или чашелистиками (чашечкой), и лепестками (венчиком), защищает внутренние части цветка и привлекает к нему опылителей. В тычинках — мужской части цветка — образуются пыльцевые зёрна, а в пестиках — женской части — семязачатки. В семязачатках после опыления цветка происходит оплодотворение, в результате чего образуется семя и плод.

Семя цветковых растений состоит из семенной кожуры, зародыша и запаса питательных веществ — эндосперма. Зародыш образован зародышевым корнем, зародышевым побегом, одной или двумя семядолями. Из зародыша при прорастании семени развивается новое растение. Семя находится внутри плода — органа, служащего для защиты и распространения семян. В зависимости от характера околоплодника и количества семян различают сочные и сухие, многосеменные и односеменные плоды.

Генеративными органами у животных и человека являются органы половой системы. К ним относят *половые железы*, или *гонады* (семенники, яичники), *половые протоки* (семяпроводы и яйцеводы) и *копулятивные органы*, имеющиеся у животных с внутренним оплодотворением (рис. 110). В гонадах

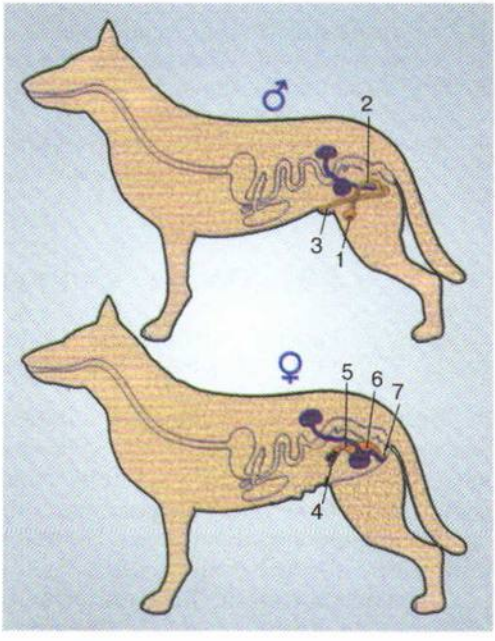


Рис. 110. Генеративные органы собаки: *1* — семенник; *2* — семяпровод; *3* — половой член; *4* — яичник; *5* — яйцевод; *6* — матка; *7* — влагалище

происходит развитие половых клеток — сперматозоидов и яйцеклеток. Протоки половых желёз обеспечивают вывод половых клеток из организма. У водных животных процесс оплодотворения половых клеток происходит, как правило, вне организма. У наземных животных копулятивные органы увеличивают вероятность оплодотворения внутри тела самки.

Итак, различные ткани и органы, связанные между собой, обеспечивают целостность организма как самостоятельной биосистемы.

Ткань; растительные ткани: образовательные, покровные (эпидермис, пробка, корка), проводящие (луб, древесина), основные (механическая, запасающая, ассимиляционная); животные ткани: эпителиальные, соединительные, мышечные, нервная (нейрон, нейроглия); органы: вегетативные (корень, побег), соматические, регуляторные, генеративные (цветок, плод, семя); половые железы; половые протоки; копулятивные органы.

Вопросы и задания

1. Что такое ткань? Чем клетки ткани отличаются от клетки одноклеточного организма?
2. Какие типы и виды тканей различают у растений и животных? Каковы их функции?
3. Что такое орган? Приведите примеры вегетативных органов растений и животных. Какие функции они выполняют?
4. Какие органы у животных и человека относят к соматическим и регуляторным?
5. Приведите примеры генеративных органов растений и животных. Какие функции они выполняют?

§31. Опора тела организмов

Рассмотрите рис. 111—115. Какие органы выполняют функцию опоры тела? Чем опорные системы отличаются друг от друга?

Большинство организмов обладают разного рода *опорными системами*, поддерживающими форму их тела, выполняющими защитную роль и обеспечивающими движения. У растений, грибов и бактерий такие функции выполняет клеточная оболочка, построенная из целлюлозы или хитина, а у животных — различные скелетные системы, образованные известковыми иглами, хитиновым покровом, костями, хрящами и сухожилиями.

Каркас растений. Большинство органов растений обладают прочностью, которая связана с клетками механической ткани. Как вы уже знаете, *оболочка клетки*, или *клеточная стенка*, представляет собой неживое производное плазматической мембраны; она сохраняет форму клеток и обеспечивает защиту их внутреннего содержимого. Основу оболочки составляют *фибриллы* (от лат. *fibrilla* — волоконце, ниточка) — нити целлюлозы, которые у некоторых рас-

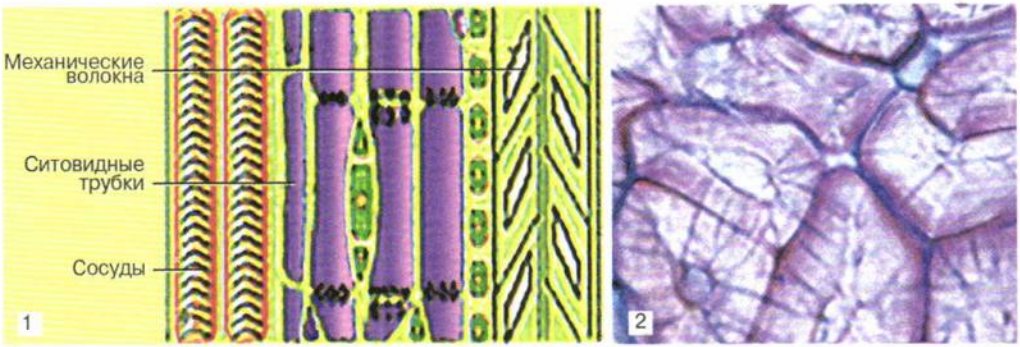


Рис. 111. Компоненты каркаса растений: *1* — механические волокна древесины стебля; *2* — каменистые клетки плода груши

тений одревесневают, т. е. пропитываются лигнином, танином, солями кальция и кремнезёмом. Одревесневшие фибриллы оболочек клеток образуют твёрдый *каркас* растения, придающий ему прочность (рис. 111, *1*).

В зелёных стеблях, жилках листьев, плодоножках плодов каркас состоит из неравномерно утолщённых оболочек живых клеток. В древесных стеблях он образован волокнами луба и древесины — мёртвыми клетками с равномерно утолщёнными оболочками. В косточках слив, персиков, скорлупе орехов, незрелых плодах груш твёрдость обеспечивают мёртвые каменистые клетки с пропитанными лигнином оболочками (рис. 111, *2*).

Скелеты одноклеточных и беспозвоночных животных. У животных различают внутренний, наружный и гидростатический скелеты. Сложно устроенный *внутренний скелет* имеют одноклеточные морские простейшие — радиолярии (рис. 112, *1*). Он представлен скелетными иглами, состоящими

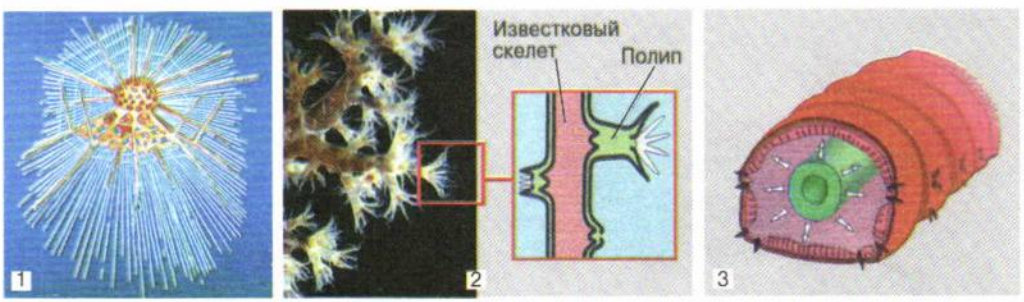


Рис. 112. Скелеты одноклеточных и беспозвоночных животных: *1* — скелетные иглы (радиолярия); *2* — известковый скелет (коралловый полип); *3* — гидростатический скелет (дождевой червь)

из кремнезёма или сернокислого стронция. Скелетные иглы приклеплены к наружному слою цитоплазмы при помощи мускульных волоконец, способных к сокращению или удлинению. В результате этого изменяется общий объём тела радиолярий, увеличивается или уменьшается его поверхность, что обеспечивает парение или погружение в толщу воды. Таким образом, скелет радиолярий выполняет двоякую роль: защищает тело животного от повреждения и способствует передвижению в толще воды.

Внутренний известковый скелет имеется у колониальных коралловых полипов (рис. 112, *2*). Он состоит из известковых игл, которые каждый отдельный полип формирует из солей морской воды, в результате чего внутри колонии, состоящей из множества полипов, образуется плотная и твёрдая известковая масса, выполняющая роль опоры.

Гидростатический скелет встречается у мягкотелых животных, например кольчатых червей (рис. 112, *3*). У них в полости тела имеется полостная жидкость, которая оказывает давление на мышцы животного, соединённые с кожными покровами. Мышцы способны сокращаться и преодолевать это давление, в результате чего червь передвигается. Следовательно, полостная жидкость и мускулатура образуют гидростатический скелет мягкотелых животных, который сохраняет форму их тела и обеспечивает передвижение.

Наружный скелет имеют членистоногие. Он вырабатывается клетками кожи и состоит из полисахарида хитина, поэтому его называют *хитиновым покровом* (рис. 113). Хитин может затвердевать, например, при пропитывании известью, как у раков и крабов. Вследствие этого появляется необходимость линек, когда старый хитиновый покров, ставший тесным для выросшего животного, растрескивается по швам и сбрасывается.

В участках наружного скелета членистоногих, которые должны сохранять подвижность, например, в местах сочленения отделов конечностей, хитиновый покров мягкий. Отделы конечностей соединены друг с другом при помощи

Рис. 113. Членистоногое (краб) и его конечность: *1* — хитиновый покров; *2* — мышцы

этих сочленений подвижно, подобно рычагам. Их движение обеспечивают мышцы, которые прикрепляются к хитиновому покрову изнутри. Снаружи хитиновый покров имеет водонепроницаемый воскоподобный слой, предохраняющий тело наземных членистоногих от потери воды. Таким образом, наружный скелет членистоногих, представленный хитиновым покровом, выполняет функции опоры и защиты внутренних органов.

Скелет позвоночных животных и человека. Внутренний скелет, состоящий из соединительной ткани — костной, хрящевой и волокнистой, — имеют позвоночные животные, в том числе и человек. Такой скелет образован *костями*, *хрящами* и *сухожилиями* (рис. 114, I).

В состав костей входят неорганические (вода, карбонаты и фосфаты кальция) и органические (белок оссеин) вещества. Органические вещества придают костям упругость, а неорганические — твёрдость. Высокая прочность костей достигается сочетанием упругости и твёрдости образующих их химических соединений. При недостатке в организме витамина *D* нарушается процесс минерализации костей, они становятся гибкими и легко искривляются (детский рахит). У пожилых людей, наоборот, количество неорганических веществ в костях возрастает, поэтому кости становятся хрупкими и легко ломаются.

По форме различают *кости длинные* (бедренная, локтевая), *короткие* (запястье, предплюсна) и *плоские* (лопатка, кости черепа). Длинные кости имеют вид трубки, стенки которой состоят из плотного костного вещества (рис. 114, II). Полость внутри трубки заполнена жёлтым костным мозгом — богатой жиром соединительной тканью. Головки длин-

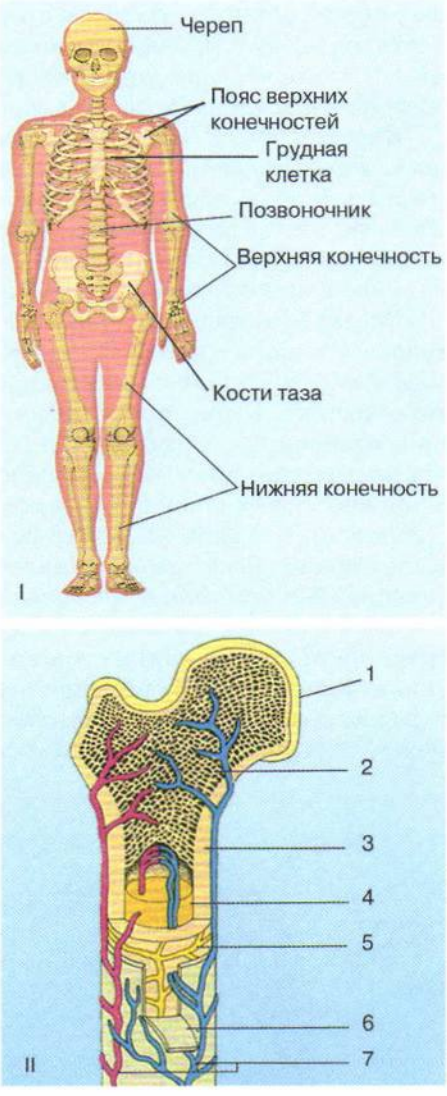


Рис. 114. Скелет человека (I). Строение бедренной кости (II): *1* — головка кости; *2* — губчатое костное вещество с красным костным мозгом; *3* — плотное костное вещество; *4* — жёлтый костный мозг; *5* — нервы; *6* — надкостница; *7* — кровеносные сосуды

ных костей содержат губчатое костное вещество, в котором находится красный костный мозг — кроветворная ткань. Снаружи головки длинных костей покрыты хрящом, а остальная часть — надкостницей (соединительной тканью, обеспечивающей рост кости в толщину).

Кости скелета соединены между собой *неподвижно* с помощью костных швов, *полуподвижно* или *подвижно* с помощью суставов. К костям прикреплены мышцы, которые приводят кости, соединённые суставами, в движение. Таким образом, внутренний скелет позвоночных животных и человека расположен под слоем мышц. От наружного скелета он отличается ещё и тем, что состоит из живой ткани и может расти в теле животного.

Скелет позвоночных животных, например человека, состоит из четырёх отделов: черепа, осевого скелета, поясов конечностей и свободных конечностей. *Череп*, образованный костями лицевого и мозгового отделов, служит для защиты головного мозга, опорой для зубов и мышц головы. *Осевой скелет* состоит из позвоночника и грудной клетки. *Позвоночник*, образованный отдельными костями — позвонками, защищает проходящий в его канале спинной мозг, а также служит опорой для мышц спины. От названия этого отдела осевого скелета происходит название большой группы животных — позвоночные. К ним принадлежат рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Все они имеют позвоночник, образованный позвонками.

Осевой скелет развивается в процессе зародышевого развития из *хорды* (от греч. *chorde* — струна) — длинного и упругого стержня из соединительной ткани. У большинства позвоночных животных хорда в процессе индивидуального развития замещается позвоночником и от неё сохраняются лишь остатки между телами позвонков. Однако у некоторых животных, например ланцетников (рис. 115), хорда сохраняется в течение всей жизни. Вокруг неё формируются слои мышц, обеспечивающие изгибание тела и передвижение в воде.

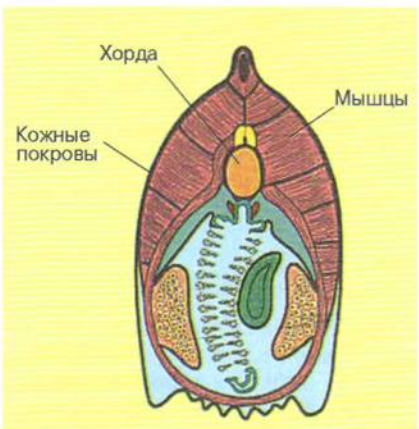


Рис. 115. Поперечный разрез ланцетника

Грудная клетка, образованная рёбрами и грудиной, защищает расположенные в ней сердце и лёгкие. Кроме того, движения рёбер обеспечивают у наземных позвоночных животных дыхательные движения.

Наиболее подвижными отделами скелета позвоночных животных являются *пояса конечностей* и *свободные конечности*, образующие периферический скелет. Так, у человека верхние конечности соединены с осевым скелетом при помощи парных костей плечевого пояса — лопаток и ключиц, а нижние конечности — парных тазовых костей,

образующих тазовый пояс. В скелете свободных конечностей выделяют отделы, образованные соответствующими костями (верхняя: плечо, предплечье, кисть; нижняя: бедро, голень, стопа). К ним прикреплены мышцы, обеспечивающие движение в суставах. Таким образом, скелет позвоночных выполняет функции опоры, защиты и движения.

Опорные системы; оболочка клетки; фибриллы; каркас; наружный скелет (хитиновый покров); гидростатический скелет; внутренний скелет; кости: длинные, короткие, плоские; соединения костей: неподвижные (швы), полуподвижные, подвижные (суставы); отделы скелета позвоночных животных: череп, осевой скелет (позвоночник, грудная клетка, хорда), пояса конечностей, свободные конечности.

Вопросы и задания

1. Какие типы опорных систем встречаются у организмов?
2. Из чего состоит каркас тела растений?
3. Чем представлен внутренний и наружный скелеты беспозвоночных животных?
4. Среди членистоногих омары и крабы достигают размеров в десятки сантиметров, а почвенные клещи имеют микроскопические размеры. Объясните почему.
5. Чем представлен внутренний скелет позвоночных животных? Какие функции он выполняет? Из каких отделов и костей состоит скелет человека?
6. Какое строение имеет длинная кость? Какие свойства придают кости входящие в её состав неорганические и органические вещества?
7. Как кости соединены между собой? Приведите примеры различных соединений.
8. Выясните по скелету млекопитающего (морской свинки, кошки, кролика), из каких отделов и костей он состоит. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Скелет млекопитающего

Отдел скелета	Основные кости отдела	Функции

§ 32. Движение организмов

Рассмотрите рис. 116—122. Какие органы обеспечивают движение организмов? Какое строение имеет мышечная ткань? Какими свойствами обладает мышечная ткань?

Движение организма, т. е. перемещение всего тела или его частей в пространстве, является одним из характерных признаков живого. Движение может совершаться пассивно с током воды или воздуха или быть активным, связанным с работой мышц. Активное движение чаще встречается у животных, чем у растений и грибов. Рассмотрим основные виды активного движения.

Движения одноклеточных организмов. Движения одноклеточных организмов — бактерий, водорослей и простейших — обеспечивают нити сократительных белков, расположенные в цитоплазме клеток и *двигательных органеллах* — жгутиках и ресничках (рис. 116).

Амёбоидное движение характерно для простейших, образующих ложноножки — временные выросты цитоплазмы, в которые постепенно перетекает содержимое клетки. *Жгутиковое движение* обеспечивают жгутики. Например, у эвглены зелёной жгутик, расположенный на переднем конце тела, совершает круговые движения и как бы тянет клетку за собой. *Ресничное движение* характерно для инфузорий. В этом случае для передвижения клетки в определённом направлении необходима согласованность в движениях ресничек, что достигается за счёт особых нитей, соединяющих реснички друг с другом.

Движения многоклеточных растений. Движения растений связаны с ростом их органов в определённом направлении. Такие ростовые движения называют *тропизмами* (от греч. *tropos* — поворот, направление). Их причиной служит направленно действующий на тот или иной орган растения раздражитель: свет, влага, химическое вещество и т. п.

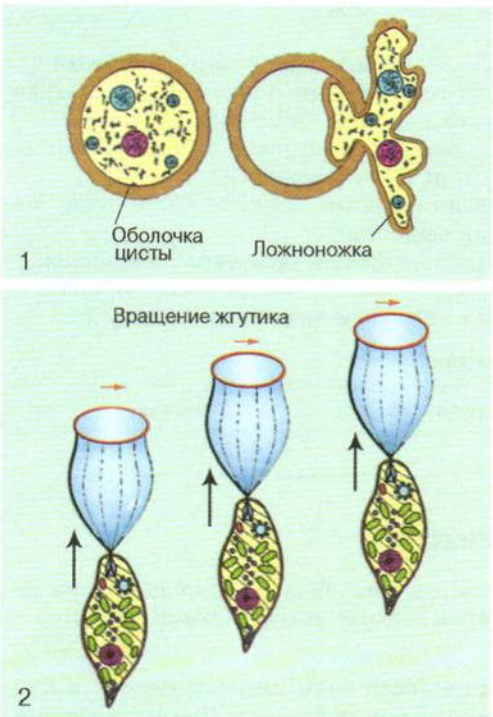


Рис. 116. Способы движения простейших:
1 — амёбоидное (выход амёбы из цисты);
2 — жгутиковое (у эвглены зелёной)

Тропизмы бывают положительными и отрицательными, и в зависимости от характера раздражителя различают разные виды ростовых движений. Например, побег растения проявляет положительный фототропизм, т. е. растёт по направлению к свету, а корень — отрицательный фототропизм (рис. 117). Растения реагируют также на гравитационное поле Земли. Например, зародышевый корень семени растёт вертикально вниз, в почву (положительный геотропизм), а побег — вертикально вверх от поверхности земли (отрицательный геотропизм).

Кроме тропизмов у растений наблюдаются движения иного типа — *настии* (от греч. *nastos* — уплотнённый). Они возникают при действии ненаправленных раздражителей, например сотрясения или температуры. Так, если прикоснуться к листьям мимозы стыдливой, они быстро складывают-

ся в продольном направлении и опускаются вниз (сейсмонастия). Цветки тюльпана открываются и закрываются в ответ на изменение температуры (термонастия). Причина данного явления следующая: тепло ускоряет рост внутренней стороны листочков околоцветника — и цветок открывается, а от холода ускоряется рост их внешней стороны, в результате чего цветок закрывается.

Движения многоклеточных животных и человека. Большинство многоклеточных животных передвигаются благодаря сокращениям мышц, образующих *мышечную систему*. Мышцы кишечнополостных представлены *сократительными волоконцами*, расположенными внутри клеток (рис. 118, *1*). Мышечная система кольчатых червей образована *кожно-мускульным мешком*, состоящим из кольцевых и продольных слоёв мышц, соединённых с кожей и щетинками (рис. 118, *2*).

Мышечная система членистоногих состоит из отдельных мышц, прикреплённых изнутри к хитиновому покрову, поэтому их движения разнообразны. Одним из наиболее сложных движений является полёт насекомых. Например, летательный аппарат комнатной мухи образован одной парой крыльев, соединённых со спинной и боковой сторонами груди (рис. 119). Движение крыльев обеспечивают летательные мышцы, непосредственно с ними не связанные. Попеременно сокращая продольные и спинно-брюшные летательные мышцы, муха изменяет форму своей груди, что вызывает перемещения крыльев вверх и вниз. Амплитуда этих изменений невелика, но летательные мышцы сокращаются настолько быстро, что частота взмахов крыльев мухи достигает 200 в одну секунду.

Мышечная система позвоночных животных составляет в среднем 1/3 массы тела (у человека до 44 %). Она связана с костями скелета, поэтому называется *скелетной мускулатурой*. Скелетные мышцы могут быть разными по форме, расположению в теле и выполняемым функциям. По форме различают мышцы длинные и короткие, широкие и круговые. По расположению в теле мышцы бывают

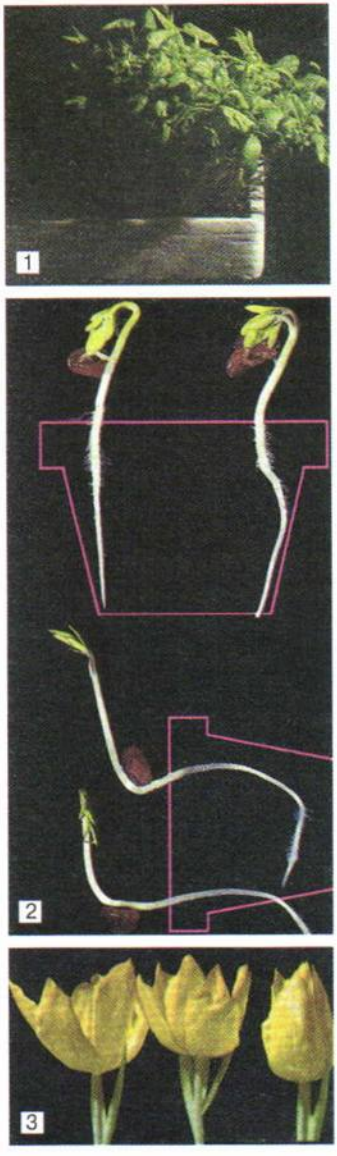


Рис. 117. Движения растений: *1* — фототропизм; *2* — геотропизм; *3* — термонастия

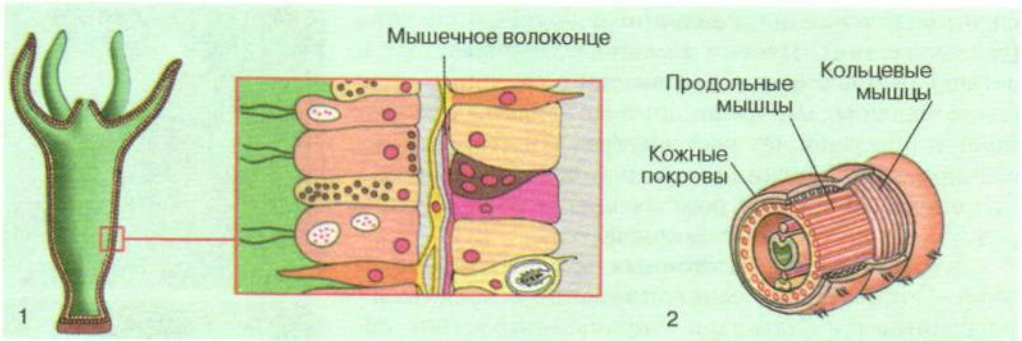


Рис. 118. Мышечные волоконца в клетках кишечнополостных (*1*) и кожно-мускульный мешок у кольчатых червей (*2*)

глубокими и поверхностными, наружными и внутренними. Мышцы отличаются также и по характеру движений — сгибатели и разгибатели, приводящие и отводящие, вращающие, расширяющие и суживающие (рис. 120).

Различные группы позвоночных животных приспособлены к передвижению в разных средах: в воде (плавание), в воздухе (полёт) и по суше. Рассмотрим наиболее характерные примеры. Так, плавание у рыб осуществляется благодаря сокращению отдельных сегментов мышц, расположенных вдоль гибкого позвоночника (рис. 121, *1*).

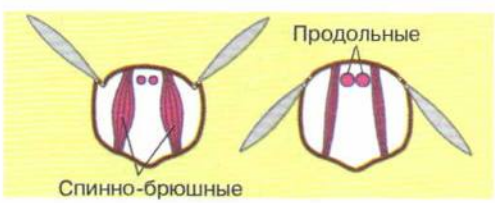


Рис. 119. Летательные мышцы мухи

Рис. 120. Мышцы сгибатели и разгибатели у человека

Полёт птиц основан на движении крыльев и перьев (рис. 121, *2*). С костями крыла связаны летательные мышцы, которые обеспечивают их поднятие и опускание. У большинства птиц полёт машущий. При взмахе крылья птиц изгибаются и отводятся назад. Перья крыла при этом разъединяются, и воздух свободно проходит между ними, тем самым уменьшая аэродинамическое сопротивление. Движением крыльев назад птица создаёт мощный толчок, используемый для поступательного движения вперёд. При махе вниз крылья выпрямляются, опахала перьев плотно смыкаются друг с другом, что обеспечивает максимальное сопротивление воздуху и создаёт подъёмную силу крыла.

Движение по суше наземных четвероногих животных осуществляется при помощи передних и задних конечностей. Для большинства животных характерно не только медленное, но и быстрое передвижение. Например, у лошади ходьба и бег обеспечиваются согласованной работой задних и передних конечностей (рис. 121, *3*). Конечности перемещаются вперёд благодаря попеременному сокращению мышц сгибателей и разгибателей. При этом задние конечности работают как рычаги, при выпрямлении они отталкиваются от земли и продвигают тело лошади вперёд.

Скелетные мышцы и их работа. *Скелетная мышца* имеет расширенную часть — брюшко и сухожилия, с помощью которых она крепится к костям или другим органам, например коже. Снаружи мышца покрыта оболочкой из соединительной ткани, внутри имеются собранные в пучки *мышечные волокна* — многоядерные клетки, которые пронизаны кровеносными сосудами и нервами. Каждое мышечное волокно содержит *миофибриллы* (от греч. *myos* — мышца), состоящие из сократительных белков миозина и актина (рис. 122).

Сокращение мышечных волокон происходит под влиянием нервных импульсов, поступающих от двигательных нейронов центральной нервной системы. При этом происходит втягивание более тонких нитей актина между толстыми нитями миозина, что ведёт к укорачиванию и напряжению мышечных волокон и, следовательно, всей мышцы. Для мышечного сокращения

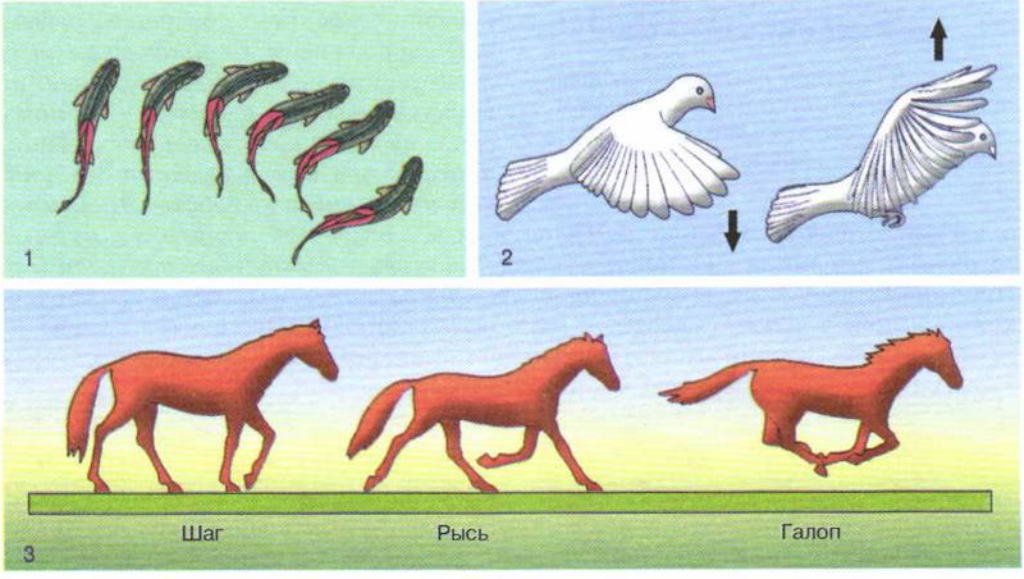


Рис. 121. Движения позвоночных животных: *1* — плавание (рыба); *2* — полёт (птица); *3* — ходьба и бег (лошадь)

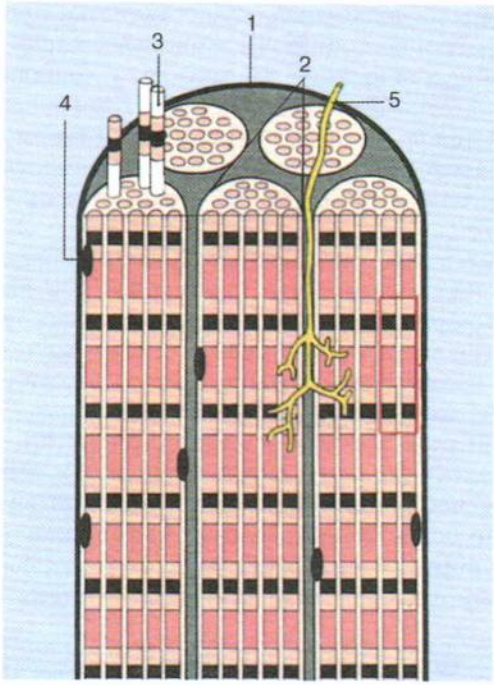


Рис. 122. Строение скелетной мышцы: *1* — оболочка; *2* — пучок мышечных волокон; *3* — отдельное мышечное волокно; *4* — ядро клетки; *5* — нерв

необходимо присутствие ионов Ca^{2+} и молекул АТФ — источника энергии. Координация мышечных движений у позвоночных животных, в том числе и человека, осуществляется *высшими двигательными центрами*, расположенными в больших полушариях головного мозга. Благодаря координации достигается согласованная работа скелетных мышц. Например, при сокращении двуглавой мышцы плеча, сгибающей руку человека в локтевом суставе, трёхглавая мышца плеча, выполняющая функцию разгибателя руки, расслаблена (см. рис. 120).

Механическая работа, совершаемая скелетными мышцами, может быть динамической и статической. При *динамической работе* (перемещение тела или груза) происходит поочерёдное сокращение разных групп мышц, что позволяет мышцам совершать работу длительное время. *Статическая работа* (стояние на месте или удержание груза) приводит к одновременному сокращению многих скелетных мышц, поэтому она менее продолжительна, чем динамическая работа. Временное понижение работоспособности скелетных мышц, наступающее в результате работы и исчезающее после отдыха, называют *мышечным утомлением*. Причинами наступления мышечного утомления могут быть процессы, происходящие как в самих скелетных мышцах (накопление продуктов обмена — молочной, фосфорной кислот; уменьшение энергетических запасов), так и утомление нервных центров, управляющих их работой.

Движение; двигательные органеллы; движение простейших: амёбоидное, жгутиковое, ресничное; движение растений: тропизмы, настии; мышечные системы: сократительные волоконца, кожно-мускульный мешок, скелетная мускулатура; скелетная мышца: мышечное волокно, миофибрилла; высшие двигательные центры; работа мышц: динамическая, статическая; мышечное утомление.

Вопросы и задания

1. Какие способы передвижения характерны для простейших?
2. Что такое тропизмы и настии? Приведите примеры тропизмов и настий.
3. Чем представлены мышечные системы многоклеточных животных?
4. Охарактеризуйте основные способы мышечного движения беспозвоночных и позвоночных животных. Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Какое строение имеет скелетная мышца? Опишите процесс мышечного сокращения. Какую роль в нём играет центральная нервная система?
6. Объясните, почему стояние на месте более утомительно, чем умеренная ходьба.
7. Что такое мышечное утомление? Каковы его основные причины?
8. По муляжу торса человека выясните, какие мышцы входят в состав скелетной мускулатуры человека. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Скелетная мускулатура человека

Группы мышц	Основные мышцы	Функции

§ 33. Питание организмов

Рассмотрите рис. 123—129. Какие органы обеспечивают питание организмов? Чем автотрофное питание отличается от гетеротрофного?

Питание организма складывается из поступления пищи, её переработки, всасывания и усвоения питательных веществ. Благодаря питанию организм получает химические соединения, используемые в качестве строительного материала и источника энергии. Составной частью питания является *пищеварение* — совокупность процессов, обеспечивающих механическое измельчение и химическое расщепление пищевых частиц на компоненты, пригодные к всасыванию и участию в обмене веществ организма.

Питание растений. Большинство растений питается автотрофно за счёт процесса *фотосинтеза*. Основной продукт фотосинтеза — глюкоза — превращается в сахарозу и крахмал, которые запасаются в органах растения, а также используются для роста, размножения, синтеза других органических веществ: жиров, белков, витаминов и гормонов.

У водных растений поступление воды и минеральных веществ, необходимых для фотосинтеза, происходит через всю поверхность тела. У большинства наземных растений эту функцию выполняет *корень*. В зоне всасывания корня имеются корневые волоски — клетки покровной ткани с выростами, за счёт которых значительно увеличивается площадь поступления в растение воды с растворёнными в ней минеральными веществами (рис. 123).

Поглощение воды обеспечивается корневым давлением — силой, с которой корень способен всасывать воду из почвы. Вместе с водой через мембрану корневых волосков поступают и отдельные ионы металлов и неметаллов, т. е.

осуществляется *минеральное питание* растения. Катионы в своём большинстве поступают пассивно, по градиенту концентрации, а анионы — активно, т. е. с затратой энергии АТФ на трансмембранный транспорт. Входящие в состав катионов и анионов элементы — азот, фосфор, сера, калий, магний, кальций и железо — жизненно необходимы растению. Каждый элемент имеет индивидуальное значение и не может быть заменён другим. Например, азот влияет на развитие стеблей и листьев растения, калий стимулирует рост корней, а фосфор обеспечивает цветение и плодоношение.

Свет и углекислый газ, необходимые растениям для фотосинтеза, в основном улавливают *листья*. Благодаря уплощённой форме и листовой мозаике (расположению листьев в одной плоскости, обеспечивающему их наименьшее затенение друг друга) листья растений приспособлены к эффективному использованию солнечного света (рис. 124).

Во внутреннем строении листьев прослеживается взаимосвязь с выполнением функции фотосинтеза. Так, кожица (эпидермис) листа образована прозрачными клетками, свободно пропускающими свет к столбчатой ткани мякоти, в которой в основном и происходит фотосинтез. Углекислый газ поступает внутрь листа через устьица, а вода и минеральные вещества — по сосудам проводящих пучков — жилок, состоящих из луба, древесины и механических волокон. Органические вещества, образовавшиеся в процессе

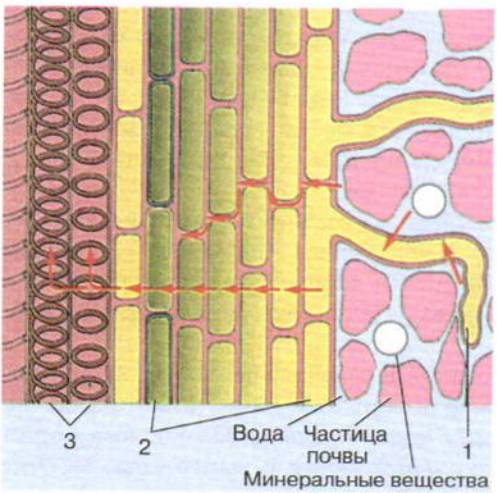


Рис. 123. Строение корня в зоне всасывания: *1* — корневой волосок; *2* — клетки коры; *3* — сосуды древесины центрального цилиндра

Рис. 124. Листовая мозаика — приспособление растений к использованию солнечного света

фотосинтеза, из листьев транспортируются по ситовидным трубкам луба к другим органам растения (рис. 125).

Пищеварение у большинства растений внутриклеточное, т. е. происходит внутри клеток под действием пищеварительных ферментов, содержащихся в лизосомах. Вместе с тем встречаются растения, произрастающие в условиях недостатка минеральных веществ, особенно азота, которые способны к захватыванию мелких животных и их перевариванию вне клеток. Так, встречающаяся на торфяных болотах росянка или произрастающая в прудах пузырчатка имеют особые ловчие листья. Они выделяют пищеварительный сок, содержащий пищеварительные ферменты и органические кислоты, которые переваривают мелких насекомых, пойманных листьями.

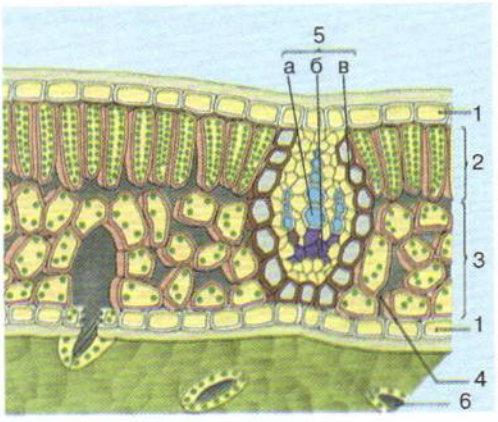


Рис. 125. Внутреннее строение листа: *1* — эпидермис (верхний и нижний); *2* — столбчатая ткань; *3* — губчатая ткань; *4* — межклетники; *5* — жилка (*а* — сосуды, *б* — ситовидные трубки, *в* — волокна); *6* — устьице

Питание одноклеточных и беспозвоночных животных. Все животные питаются гетеротрофно, т. е. готовые органические вещества они получают вместе с пищей. Способы добывания и поглощения пищи у них разнообразны, но путь превращения питательных веществ в доступную для усвоения форму сходен. Он состоит из процессов механической и химической обработки пищи, всасывания питательных веществ и транспорта их по организму.

Одноклеточные животные, или простейшие, питаются мелкими пищевыми частицами, которые заглатывают целиком (фагоцитоз) и переваривают в *пищеварительных вакуолях* — пузырьках, наполненных пищеварительными ферментами. Такое переваривание пищи называют *внутриклеточным пищеварением*. Например, инфузория-туфелька, питающаяся бактериями, имеет клеточный рот и глотку, на конце которой образуются пищеварительные вакуоли. Микроорганизмы попадают в них с током воды, создаваемым биением ресничек, которые окружают ротовое углубление. Затем пищеварительные вакуоли перемещаются по клетке, постепенно переваривая пищевые частицы. Жидкие продукты переваривания поступают в цитоплазму, а непереваренные остатки пищи выводятся наружу через особое отверстие — порошицу (рис. 126).

Кишечнополостные, например пресноводная гидра, питаются дафниями и циклопами. Пищеварение у гидры начинается в *кишечной полости*, поэтому его называют *полостным (внеклеточным)*. С помощью стрекательных клеток, которыми вооружены щупальца гидры, добыча парализуется и удерживается.

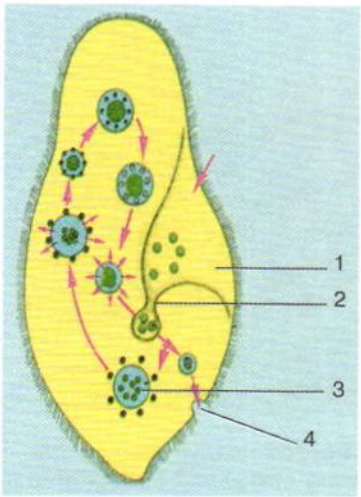


Рис. 126. Органеллы пищеварения инфузории-туфельки: *1* — клеточный рот; *2* — клеточная глотка; *3* — пищеварительная вакуоль; *4* — порошица

Затем щупальца изгибаются по направлению к ротовому отверстию, которое расширяется, пропуская убитую жертву в кишечную полость. Под действием пищеварительного сока, выделяемого в кишечную полость железистыми клетками гидры, начинается полостное пищеварение. Движение жгутиков пищеварительно-мускульных клеток и сокращение стенок тела гидры способствуют передвижению пищи внутри кишечной полости и её разделению на мелкие частицы. Затем эти частицы захватываются ложноножками пищеварительно-мускульных клеток. В пищеварительных вакуолях этих клеток происходит окончательное переваривание пищи. Таким образом, у гидры полостное пищеварение сменяется внутриклеточным. Непереваренные остатки пищи удаляются наружу через ротовое отверстие (рис. 127).

Более сложно устроены органы пищеварения у кольчатых червей. Например, пищеварительная система дождевого червя имеет вид *пищеварительной трубки*, состоящей из рта, глотки, пищевода с зобом, желудка и кишечника, заканчивающегося анальным отверстием (рис. 128). Питается дождевой червь опавшими листьями, отмершими корнями растений. Пища захватывается ртом и за счёт сокращений мышц глотки проглатывается. По пищеводу пища попадает в желудок, где перетирается, а затем продвигается в кишечник. В нём пища под действием пищеварительного сока расщепляется (внутриполостное пищеварение), после чего питательные вещества всасываются в кровь. Непереваренные остатки пищи удаляются наружу через анальное отверстие.

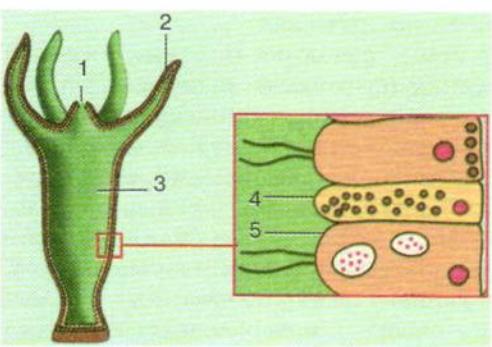


Рис. 127. Органы и клетки, обеспечивающие питание гидры: *1* — рот; *2* — щупальцы; *3* — кишечная полость; *4* — железистые клетки; *5* — пищеварительно-мускульные клетки

Членистоногие и кольчатые черви имеют сходные органы пищеварения (пищеварительную трубку). Однако в отличие от кольчатых червей ротовой аппарат представителей разных систематических групп членистоногих поразному приспособлен к поглощению твёрдой и жидкой пищи.

Питание позвоночных животных и человека. Питание позвоночных животных связано с потреблением достаточно крупных пищевых частиц, которые захватываются челюстями и зубами, а затем подвергаются механической и химической обработке в пищеварительной системе. У большинства позвоночных животных органы пищеварения состоят из *пищеварительного тракта* и *пищеварительных желёз*. У рыб и млекопитающих пищеварительный тракт заканчивается анальным отверстием, а у земноводных, пресмыкающихся и птиц — клоакой, в которую открываются также протоки половых желёз и органов выделения.

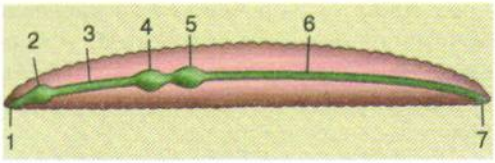


Рис. 128. Пищеварительная система дождевого червя: *1* — ротовое отверстие; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — зоб; *5* — желудок; *6* — кишечник; *7* — анальное отверстие

В качестве примера рассмотрим пищеварительную систему человека. Она состоит из следующих отделов: ротовой полости, глотки, пищевода, желудка, тонкого и толстого кишечника, переходящего в прямую кишку, которая заканчивается анальным отверстием. В ротовую полость открываются протоки трёх пар слюнных желёз, а в тонкий кишечник — протоки печени и поджелудочной железы (рис. 129).

В ротовой полости пища с помощью рецепторов языка и слизистой оболочки воспринимается на вкус, механически измельчается зубами; в ней начинается химическое расщепление углеводов под действием фермента амилазы, содержащегося в слюне. Глотка и пищевод благодаря сокращениям мышечных стенок, образованных гладкой мускулатурой, обеспечивают проведение пищи в желудок. В нём начинается расщепление белков под действием ферментов желудочного сока — пепсина, трипсина, химотрипсина, — активных в присутствии соляной кислоты, выделяемой железами слизистой оболочки. В начальном отделе тонкого кишечника — двенадцатиперстной кишке —

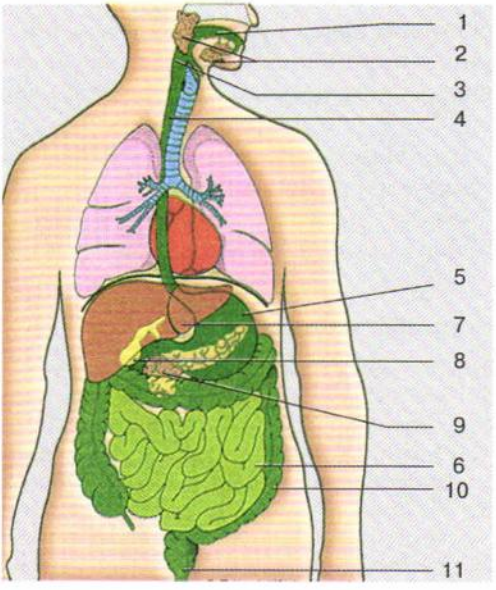


Рис. 129. Пищеварительная система человека: *1* — ротовая полость; *2* — слюнные железы; *3* — глотка; *4* — пищевод; *5* — желудок; *6* — тонкий кишечник; *7* — печень; *8* — желчный пузырь; *9* — поджелудочная железа; *10* — толстый кишечник; *11* — прямая кишка

продолжается переваривание углеводов, белков и жиров. Желчь, выделяемая печенью, эмульгирует жиры, что облегчает их расщепление ферментами кишечного сока липазами до глицерина и жирных кислот. Другие ферменты поджелудочного сока завершают расщепление белков до аминокислот, а углеводов до моносахаридов.

Внутриполостное пищеварение, начавшееся в ротовой полости, в тонком кишечнике сменяется *пристеночным*. Оно происходит на поверхности кишечных ворсинок — выростов слизистой оболочки тонкого кишечника, выстилающих его внутреннюю поверхность и значительно увеличивающих площадь контакта с пищевыми частицами (до 5 м^2). После завершения пристеночного пищеварения начинается всасывание питательных веществ. Аминокислоты и глюкоза поступают в кровеносные сосуды кишечных ворсинок, а глицерин и жирные кислоты — в лимфатические сосуды.

В толстом кишечнике остаётся непереваренная клетчатка и трудно расщепляемые белки. За счёт симбиотических бактерий, обитающих в этом отделе пищеварительного тракта, происходит брожение и гниение пищевых остатков, образуются ядовитые вещества, которые всасываются в кровь и транспортируются к печени для обезвреживания. Формирующиеся после этого в толстом кишечнике каловые массы поступают в прямую кишку, а из неё удаляются наружу при дефекации через анальное отверстие.

Питание; фотосинтез; поглощение воды; минеральное питание; корень; лист; пищеварение: внутриклеточное, полостное (внеклеточное), пристеночное; пищеварительные вакуоли; кишечная полость; пищеварительная трубка; пищеварительный тракт; пищеварительные железы.

Вопросы и задания

1. Что такое питание и пищеварение?
2. Какую роль для растений играют процессы поглощения корнем воды?
3. Каким образом осуществляется питание и пищеварение у одноклеточных животных?
4. Чем представлены органы пищеварения у беспозвоночных животных? Какие приспособления имеются у беспозвоночных животных для захватывания пищи?
5. Из каких отделов состоит пищеварительная система позвоночных животных и человека? Какие процессы происходят в отделах пищеварительной системы человека?
6. Какова роль пищеварительных желез? Назовите ферменты пищеварительных соков. На какие компоненты пищи они действуют?
7. По муляжу торса человека выясните расположение органов пищеварения в его теле. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Пищеварительная система человека

Отдел	Органы пищеварения, образующие отдел	Функции

§ 34. Дыхание организмов

Рассмотрите рис. 130—134. Какие органы обеспечивают дыхание организмов? Как происходит в клетках окисление глюкозы? Каков энергетический эффект клеточного дыхания?

Дыхание, или *газообмен*, — совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, его использование в окислительно-восстановительных реакциях, а также удаление из организма углекислого газа и других конечных продуктов обмена веществ. Значение дыхания для организма состоит в освобождении энергии, заключённой в органических веществах. Необходимый для окисления органических веществ кислород организмы получают или непосредственно из атмосферы, или из воды, в которой он растворён. В зависимости от этого различают дыхание *воздушное* и *водное*.

Дыхание растений. Водные растения дышат кислородом, растворённым в воде. Кислород поступает к ним через всю поверхность тела путём *диффузии* (от лат. *diffusio* — распространение, растекание), т. е. переноса по градиенту концентрации. Некоторые водные растения, например кувшинка, имеют воздухоносные полости, которые обеспечивают проведение воздуха к органам и тканям и удерживают растение в толще воды (рис. 130).

Наземные растения для дыхания используют атмосферный кислород, проникающий через устьица листьев и зелёных побегов, кожицу молодых корней, а также чечевички древесных стеблей. Кроме того, растения для дыхания расходуют кислород, образовавшийся в результате фотосинтеза и запасённый в межклетниках листа. Дышат растения и днём и ночью. Днём для дыхания они используют в основном атмосферный кислород, а ночью, когда устьица закрыты, — кислород, накопленный в листьях в процессе фотосинтеза.

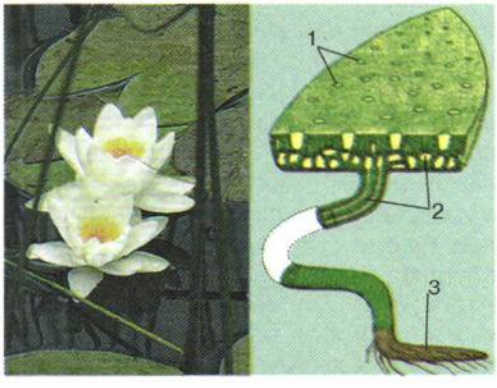


Рис. 130. Кувшинка белая: *1* — устьица в верхней кожице плавающего листа; *2* — воздухоносные полости; *3* — корневище в грунте водоёма

Дыхание одноклеточных и беспозвоночных животных. Одноклеточные животные, или простейшие, дышат через плазматическую мембрану, кислород и углекислый газ поступают через неё путём диффузии. *Кожное дыхание* кишечнополостных и некоторых кольчатых червей также осуществляется путём диффузии через кожные покровы. Однако у большинства многоклеточных животных в связи с увеличением размеров тела поступление газов через поверхность тела уже не

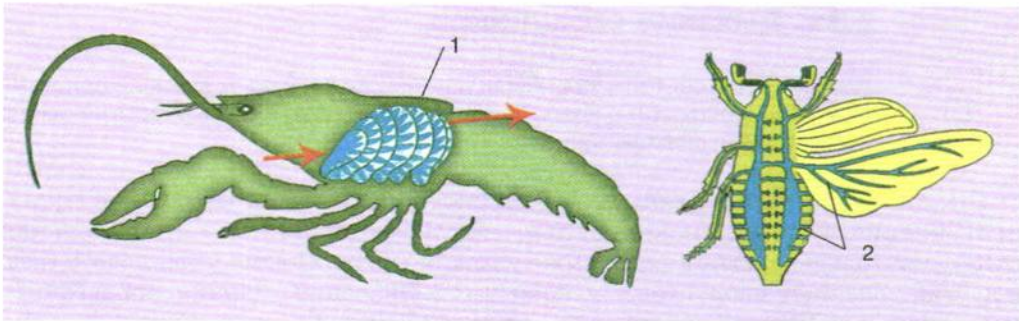


Рис. 131. Органы дыхания ракообразных и насекомых: *1* — жабры (речной рак); *2* — трахеи (майский жук)

способно полностью удовлетворить потребность клеток и тканей в кислороде. В ходе эволюции у них постепенно развились *органы дыхания*. Главную функцию в таких органах стала выполнять *дыхательная поверхность*, занимающая значительную площадь и, как правило, связанная с кровеносной системой, которая обеспечивает доставку кислорода к тканям и клеткам организма.

Водные членистоногие, например речные раки, дышат с помощью *жабр* — выростов кожных покровов, пронизанных сетью кровеносных сосудов (рис. 131). У наземных беспозвоночных животных дыхание воздушное. Например, дыхательная система насекомых представлена *трахеями* — хитиновыми трубочками, открывающимися наружу дыхальцами и пронизывающими всё тело животных. Кислород поступает непосредственно к тканям и органам.

Дыхание позвоночных животных и человека. Процесс дыхания у позвоночных животных и человека складывается из трёх этапов: внешнего дыхания, переноса газов и тканевого дыхания. При внешнем дыхании в органах дыхания происходит обмен газов между внешней средой и кровью. Перенос газов осуществляет кровь, транспортируя кислород от органов дыхания к остальным органам, а от них — углекислый газ в обратном направлении. Тканевое дыхание обеспечивает обмен газов между кровью и клетками организма.

Органами дыхания водных позвоночных животных, например рыб, служат жабры (рис. 132), состоящие из жаберных дуг с жаберными лепестками, которые пронизаны густой сетью кровеносных сосудов. Лёгочное дыхание характерно для большинства наземных позвоночных. *Лёгкие* представляют собой тонкостенные полые мешки, стенки которых оплетены густой сетью кровеносных сосудов. Наиболее простое строение имеют лёгкие земноводных, так как наряду с лёгочным дыханием у этих животных осуществляется и кожное дыхание. У пресмыкающихся тело покрыто роговыми чешуями, поэтому кожное дыхание у них отсутствует и в лёгких значительно увеличена дыхательная поверхность. Наибольших размеров она достигает у млекопитающих.

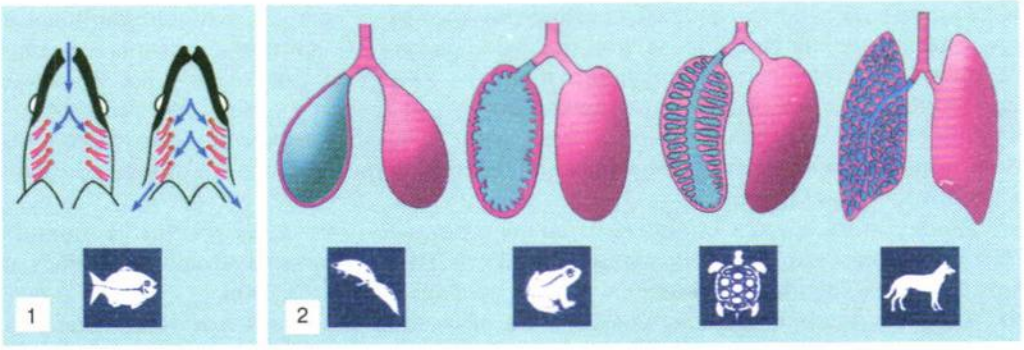


Рис. 132. Жабры рыб (*1*) и усложнение лёгких у наземных позвоночных животных (*2*)

У птиц помимо лёгких имеются ещё и *воздушные мешки* — выросты лёгких, располагающиеся между внутренними органами и в полых костях. Газообмен у птиц происходит при вдохе и при выдохе (двойное дыхание), когда воздух проходит через лёгкие в воздушные мешки и обратно (рис. 133).

Наиболее сложно устроены лёгкие млекопитающих, в том числе и человека. Площадь дыхательной поверхности у них в десятки раз превосходит площадь тела (у человека до 100 м^2). Дыхательная система человека состоит из воздухоносных путей и лёгких (рис. 134). К воздухоносным путям относят носовую и ротовую полости, носоглотку, гортань, трахею и бронхи. В носовой полости вдыхаемый воздух согревается, увлажняется, очищается от пыли, здесь же распознаются запахи. Гортань служит для проведения воздуха и звукообразования, которое обеспечивается голосовым аппаратом — голосовыми связками

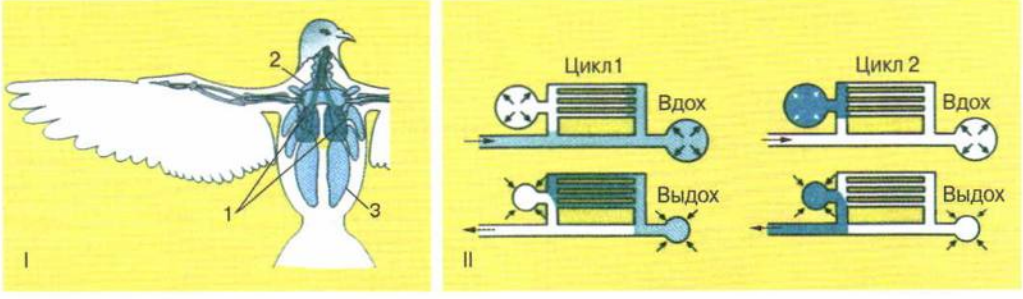


Рис. 133. Дыхательная система птиц (I): *1* — лёгкие; *2* — передние воздушные мешки; *3* — задние воздушные мешки. Механизм двойного дыхания (II): цикл 1 — при вдохе воздух попадает преимущественно в задние мешки, при выдохе продвигается в лёгкие; цикл 2 — при втором вдохе воздух из лёгких попадает в передние мешки, при втором выдохе выходит наружу

и хрящами. Трахея и бронхи доставляют воздух к лёгким, расположенным в грудной полости. Каждое лёгкое покрыто двумя оболочками плевры, между ними находится замкнутая узкая щель — плевральная полость, в которой поддерживается отрицательное давление, т. е. ниже атмосферного. Лёгкие состоят из *альвеол* (от лат. *alveolus* — ячейка, пузырёк) — лёгочных пузырьков, оплетённых густой сетью кровеносных сосудов, через стенки которых осуществляется внешнее дыхание.

Вентиляция лёгких происходит во время *дыхательных движений*. В спокойном состоянии взрослый человек совершает 16—18 дыхательных движений в минуту. Каждое дыхательное движение состоит из двух актов — вдоха и выдоха. *Вдох* происходит за счёт увеличения объёма грудной клетки, достигаемого сокращением межрёберных мышц и мышц диафрагмы. Вслед за этим лёгкие расширяются, что приводит к понижению в них давления, и атмосферный воздух всасывается в лёгкие. *Выдох* в состоянии покоя происходит в основном пассивно. Так, рёбра под действием силы тяжести опускаются, диафрагма благодаря давлению внутренних органов поднимается, и объём грудной клетки уменьшается. Плевральная полость и лёгкие в результате этого сдавливаются, и лёгочный воздух выходит наружу.

Регуляцию дыхания у позвоночных животных, в том числе и человека, осуществляет *дыхательный центр*, расположенный в продолговатом мозге. Его характерной особенностью является автоматия работы, т. е. способность ритмически возбуждаться. Роль вещества, действующего возбуждающе на дыхательный центр, выполняет углекислый газ, накапливающийся в крови в результате тканевого дыхания. С межрёберными мышцами и диафрагмой дыхательный центр связывают нервы, по которым и посылаются нервные импульсы, вызывающие дыхательные движения.

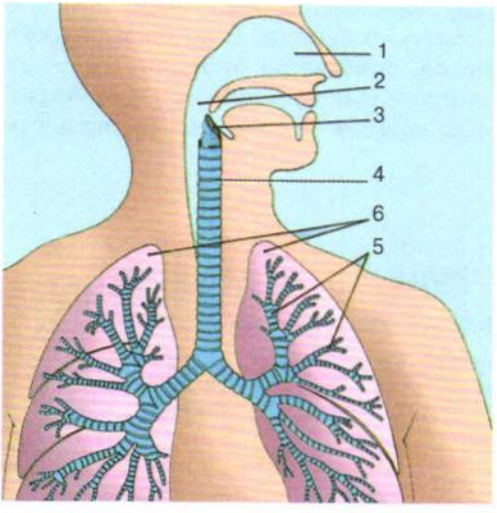


Рис. 134. Дыхательная система человека: *1* — носовая полость; *2* — носоглотка; *3* — гортань; *4* — трахея; *5* — бронхи; *6* — лёгкие

Лёгочные объёмы. В состоянии покоя человек вдыхает и выдыхает около 500 см^3 воздуха. Этот объём воздуха получил название *дыхательного объёма*. После спокойного вдоха человек может ещё вдохнуть 1500 см^3 — *резервный объём вдоха* — и такое же количество воздуха выдохнуть — *резервный объём выдоха*. Совокупность всех трёх объёмов (500 см^3 + 1500 см^3 +

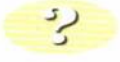
+ 1500 см³ = 3500 см³) называют *жизненной ёмкостью лёгких*. Она зависит от развития лёгких и дыхательной мускулатуры. У спортсменов жизненная ёмкость лёгких больше и может достигать 5000—6000 см³. Однако даже после максимального выдоха в лёгких остаётся примерно 1000 см³ воздуха — *остаточный объём*. Он препятствует спаданию альвеол и сглаживает колебания концентрации кислорода и углекислого газа, обусловленной различиями их содержания во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе.

Дыхание (газообмен): воздушное, водное; диффузия; кожное дыхание; органы дыхания: дыхательная поверхность, жабры, трахеи, лёгкие, воздушные мешки, альвеолы; дыхательные движения: вдох, выдох; дыхательный центр; лёгочные объёмы: дыхательный, резервный, остаточный, жизненная ёмкость лёгких.

Вопросы и задания

1. Что такое дыхание? Каково его значение для организма?
2. Как осуществляется дыхание у водных и наземных растений?
3. Как дышат одноклеточные и беспозвоночные животные?
4. Как в процессе эволюции усложнялось строение органов дыхания у позвоночных животных от рыб к млекопитающим? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Из каких органов состоит дыхательная система человека? Каковы их функции?
6. Опишите процесс внешнего дыхания. Как происходит вдох и выдох?
7. Что такое жизненная ёмкость лёгких? Из каких лёгочных объёмов она складывается? С помощью спирометра определите свою жизненную ёмкость лёгких. Какие факторы влияют на её величину?

§ 35. Транспорт веществ у организмов



Рассмотрите рис. 135—137. Как происходит транспорт веществ у организмов? Каково значение транспорта веществ для организма?

Транспорт веществ в организме обеспечивает доставку необходимых соединений к органам, тканям и клеткам, а также удаление образующихся в них вредных конечных продуктов метаболизма. У одноклеточных организмов наружный транспорт осуществляется через плазматическую мембрану, а внутренний — при круговом движении цитоплазмы (циклозе). У многоклеточных организмов клетки настолько удалены друг от друга, что такая доставка неэффективна, поэтому у них имеются транспортные системы, обеспечивающие перенос веществ на значительные расстояния.

Транспорт веществ у растений. Передвижение воды, минеральных и органических веществ у высших растений осуществляется по проводящим тканям — древесине и лубу (см. рис. 111, 123, 125).

Транспорт воды и *минеральных веществ* осуществляется по сосудам древесины, от центрального цилиндра корня в центральный цилиндр стебля, а оттуда — во все другие органы. Водные растворы минеральных веществ транспортируются при участии нижнего двигателя — корня и верхнего — листьев. Посредством корневого давления вода нагнетается в стебель, а её испарение листьями создаёт присасывающий эффект, в результате чего всё новые порции воды поднимаются вверх по сосудам в листья. Вода в сосудах находится в виде водяных столбиков, в которых её молекулы сцеплены вместе водородными связями. Благодаря взаимодействию этих сил вода с минеральными веществами поднимается у некоторых деревьев и лиан на высоту свыше 100 м.

Транспорт растворов органических веществ осуществляется по ситовидным трубкам луба. Основную массу переносимых по ситовидным трубкам веществ составляет дисахарид сахароза. Это вещество не участвует в реакциях метаболизма, протекающих в растении, поэтому в процессе транспорта не расходуется. Летом транспорт по ситовидным трубкам луба идёт преимущественно вниз — от листьев к корням и запасающим органам растения; весной — в обратном направлении, вверх к почкам и растущим побегам.

Транспорт веществ у беспозвоночных животных. У многоклеточных животных, как правило, транспорт веществ связан с *кровеносной системой*. Главная функция крови, непрерывно циркулирующей в системе кровообращения, у большинства многоклеточных организмов состоит в переносе питательных веществ и дыхательных газов из одной части организма в другую.

Разные представители беспозвоночных животных имеют замкнутую или незамкнутую кровеносную систему. Например, у дождевых червей кровеносная система замкнутая. Она состоит из спинного, брюшного и кольцевых сосудов, от которых отходят мельчайшие капилляры (рис. 135). Благодаря сокращению

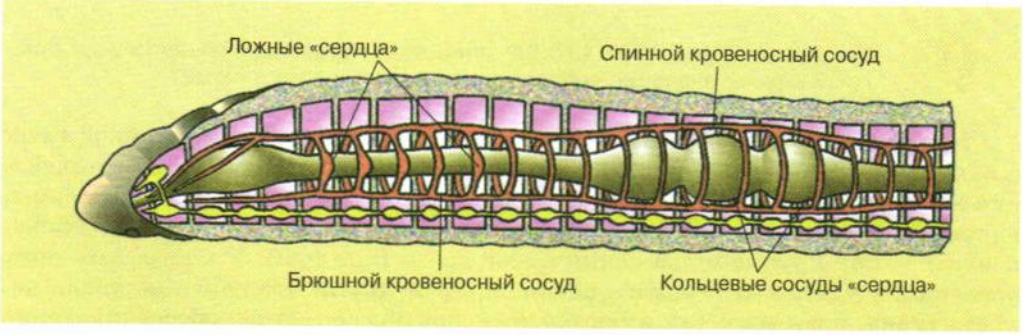


Рис. 135. Кровеносная система дождевого червя

ложных «сердец» кровь по сосудам циркулирует между органами тела червя, доставляя к ним кислород и унося от них углекислый газ.

Насекомые имеют незамкнутую кровеносную систему, которая представлена одним кровеносным сосудом — спинным (рис. 136). Задний его участок называют *сердцем*, а передний — *аортой*. К стенке сердца прикреплены мышцы, которые его растягивают, что обеспечивает всасывание крови из полости тела. При сокращении сердца кровь выталкивается в аорту, а из неё изливается в полость тела, где омывает внутренние органы и снова собирается в сердце. У насекомых кровеносная система не осуществляет функции транспорта дыхательных газов, так как её выполняют дыхательные трубочки — трахеи.

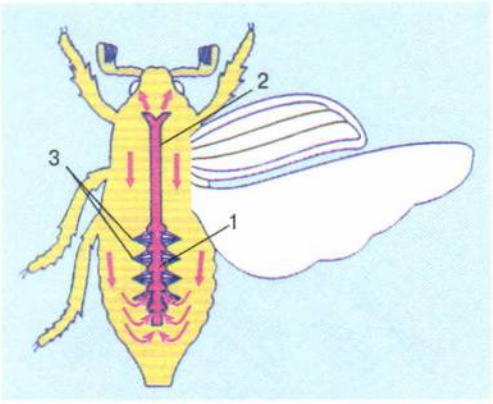


Рис. 136. Кровеносна система насекомого: *1* — сердце; *2* — аорта; *3* — мышцы

Кровеносная система позвоночных животных и человека. Позвоночные животные и человек имеют замкнутую кровеносную систему. Она состоит из *сердца* и кровеносных *сосудов*, образующих *круги кровообращения* (рис. 137). От сердца к другим органам тела кровь течёт по *артериям*, а возвращается по *венам*. В органах крупные кровеносные сосуды ветвятся, образуя сеть мелких *капилляров*, через стенки которых происходит обмен газами и питательными веществами между клетками тканей организма.

В кровеносной системе позвоночных животных циркулирует *кровь* (соединительная ткань), состоящая из *плазмы* (межклеточного вещества) и *форменных элементов* (клеток): *эритроцитов*, *лейкоцитов* и *тромбоцитов*. Транспортную функцию выполняют эритроциты, которые содержат гемоглобин и поэтому способны переносить кислород и углекислый газ.

В ходе эволюции строение кровеносной системы у позвоночных животных постепенно усложняется от рыб к птицам и млекопитающим (рис. 138).

Кровеносная система рыб состоит из двухкамерного сердца и сосудов одного круга кровообращения. В капиллярах давление крови падает, её движение замедляется, тем самым ограничивается количество поступающего к тканям и органам кислорода, что снижает уровень обмена веществ в организме рыб. У остальных позвоночных животных проблема низкого кровяного давления устраняется наличием в кровеносной системе двух кругов кровообращения: малого и большого. В такой кровеносной системе каждая порция крови, выбрасываемая сердцем за одно сокращение, проходит через него дважды. Сначала кровь выталкивается сердцем в малый круг кровообращения, который проходит

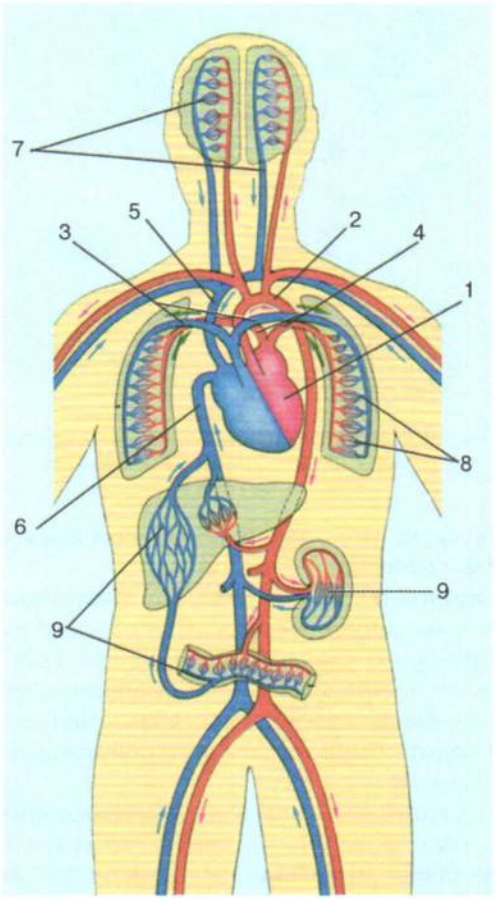


Рис. 137. Сердце и круги кровообращения человека: *1* — сердце; *2* — аорта; *3* — лёгочные артерии; *4* — лёгочные вены; *5* — верхняя полая вена; *6* — нижняя полая вена; *7* — сосуды головного мозга; *8* — сосуды лёгких; *9* — сосуды печени, почек, кишечника

через лёгкие. Затем кровь возвращается обратно в сердце, где, прежде чем она попадёт в большой круг кровообращения, её давление за счёт нового сокращения сердца повышается.

Земноводные и пресмыкающиеся имеют трёхкамерное сердце, состоящее из правого и левого *предсердия* и одного *желудочка*. У пресмыкающихся в желудочке имеется неполная перегородка, которая частично препятствует смешению артериальной и венозной крови, поэтому к голове поступает в основном артериальная кровь.

Птицы и млекопитающие имеют четырёхкамерное сердце, состоящее из двух предсердий и двух желудочков. Сплошная перегородка полностью разделяет в их кровеносной системе артериальную и венозную кровь. В правой половине сердца кровь венозная. Из правого желудочка она выталкивается сердцем по лёгочным артериям в малый круг кровообращения, где становится артериальной и возвращается по лёгочным венам в левое предсердие. Из левого предсердия артериальная кровь попадает в левый желудочек, а из него по аорте в большой круг кровообращения к остальным органам. Омывая клетки тканей органов, кровь становится венозной и возвращается по нижней и верхней полым венам в правое предсердие. Принципиальное различие кровеносных систем птиц и млекопитающих состоит в том, что у птиц имеется правая дуга аорты, а у млекопитающих — левая.

Главным органом кровеносной системы является сердце, которое, сокращаясь, обеспечивает непрерывность кровообращения. Так, у взрослого человека в состоянии покоя сердце делает 70—80 ударов в минуту. Импульсы, приходящие к сердцу от центральной нервной системы, а также влияние ионов

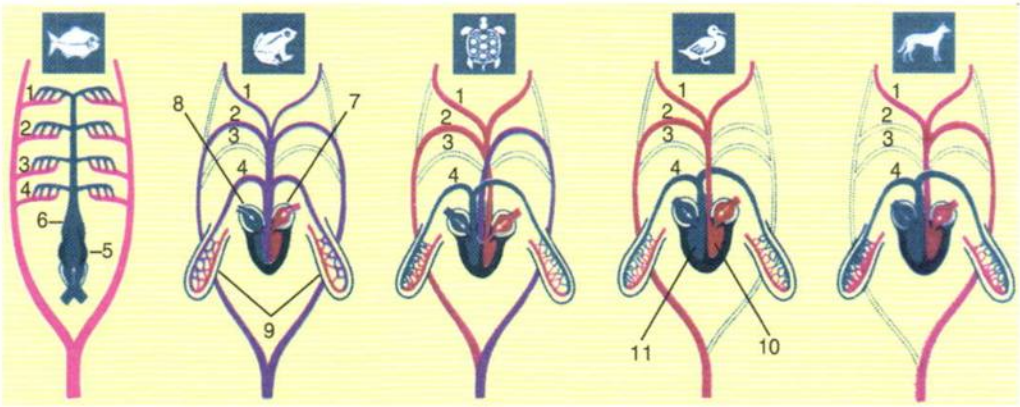


Рис. 138. Усложнение строения кровеносной системы у позвоночных животных: *1—4* — артерии; *5* — предсердие; *6* — желудочек; *7* — левое предсердие; *8* — правое предсердие; *9* — сосуды лёгких; *10* — левый желудочек; *11* — правый желудочек

(K^+, Ca^{2+}) и гормонов, например адреналина, могут изменить ритм и силу сердечных сокращений, но порядок работы — *сердечный цикл* — остаётся постоянным: вначале сокращаются предсердия, затем желудочки, потом наступает пауза — общее расслабление сердечной мышцы. Нервные импульсы, поступающие от центральной нервной системы, влияют также на просвет кровеносных сосудов, изменяя давление крови в них и скорость кровообращения: они возрастают при физической работе, волнении и понижаются при физическом и психическом покое.

Лимфообращение. У позвоночных животных наряду с кровеносной системой существует ещё и лимфатическая система, выполняющая дренажную роль. Циркулирующая по лимфатической системе *лимфа* (от лат. *lympha* — чистая вода, влага) формируется из плазмы крови, которая просачивается сквозь кровеносные капилляры и попадает в тканевую жидкость, а оттуда собирается в лимфатические капилляры. Последние представляют собой замкнутые с одного конца трубочки или слепо начинающиеся вытягивания различной формы. Их стенки, как и стенки кровеносных капилляров, состоят из одного слоя клеток и обладают высокой проницаемостью для воды, белков, жиров, углеводов, витаминов, гормонов и минеральных веществ.

Лимфатические капилляры сливаются в *лимфатические сосуды*. Отличительная особенность лимфатических сосудов — наличие в их просвете клапанов. Движение лимфы в лимфатической системе обеспечивает движение жидкости, непрерывно поступающей в лимфатические капилляры. Лимфа, двигаясь по ним, проходит через *лимфатические узлы*, в которых лимфоци-

ты — клетки лимфы — задерживают и уничтожают вредные для организма бактерии и вирусы. Все лимфатические сосуды организма объединены в протоки, которые впадают в крупные вены.

Лимфа, кровь и тканевая жидкость вместе составляют *внутреннюю среду организма* позвоночных животных, выполняющую важную роль в поддержании его гомеостаза, защитных свойств, обеспечении транспорта питательных веществ, витаминов, гормонов и др.

Транспорт веществ; транспорт у растений: воды, минеральных веществ, органических веществ; кровеносная система животных: сердце (предсердия, желудочки), сосуды (артерии, вены, капилляры); кровь: плазма, форменные элементы (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты); кровообращение: круги кровообращения; сердечный цикл; лимфообращение: лимфа, лимфатические сосуды, лимфатические узлы; внутренняя среда организма.

Вопросы и задания

1. Какое значение для организма имеет транспорт веществ?
2. По каким тканям у высших растений перемещаются водные растворы минеральных и органических веществ? Как осуществляется транспорт?
3. Как осуществляется передвижение веществ у одноклеточных организмов? В связи с чем у многоклеточных животных развилась специальная транспортная система — кровеносная? Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. Чем представлена кровеносная система у беспозвоночных животных?
5. Из каких органов состоит кровеносная система позвоночных животных? Какие функции они выполняют? Опишите круги кровообращения (см. рис. 137).
6. Как в процессе эволюции усложнялось строение кровеносной системы в ряду позвоночных животных от рыб к птицам и млекопитающим (см. рис. 138)?
7. Какое строение имеет лимфатическая система? Какие функции она выполняет? Как связана лимфатическая система с кровеносной?
8. Чем образована внутренняя среда организма?

§36. Выделение у организмов

Рассмотрите рис. 139—142. Через какие органы выводятся из организмов вредные конечные продукты обмена веществ? В чём состоит значение процесса выделения для организмов?

Вещества, исключённые из метаболизма, выводятся из организма. Этот процесс, названный *выделением*, или *экскрецией*, препятствует отравлению организма вредными конечными продуктами обмена веществ. Кроме того,

благодаря выделению в организме удерживаются и повторно используются необходимые химические соединения, что способствует сохранению постоянства внутренней среды организма.

Выделение у растений. Продуктами обмена веществ у растений являются: вода, углекислый газ, кислород и органические кислоты. Большинство этих веществ вторично используется растениями — например, углекислый газ и вода расходуются в процессе фотосинтеза. Единственный продукт, выделяемый растением в значительном объёме, — это кислород. На свету его образуется больше, чем нужно растению для дыхания.

Явление испарения воды через особые водяные устьица — гидатоды, расположенные на краях листьев, называют *гуттацией* (от лат. *gutta* — капля). Оно наблюдается тогда, когда количество поглощённой растением воды превышает величину испаряемой, например у травянистых растений, существующих в условиях повышенной влажности воздуха (рис. 139).

Отходы обмена веществ могут откладываться в клетках растений в виде солей органических кислот. Например, в клеточном соке вакуолей выпадают кристаллы оксалата кальция, не причиняющие клетке вреда. В коре, древесине, листьях и плодах накапливаются танины — дубильные вещества сложной органической природы, обладающие вяжущим вкусом.

Значительная часть соединений выводится из организма растения при *листопаде* — естественном процессе отделения листьев от стеблей (см. рис. 139). Задолго до листопада в процессе старения листьев происходит перераспределение веществ: необходимые растению питательные вещества оттекают из них, а ненужные и вредные перераспределяются в листья. Затем в листьях разрушаются пигменты — хлорофиллы, снижается интенсивность фотосинтеза, дыхания, испарения воды, изменяется окраска и образуется пробковый отделительный

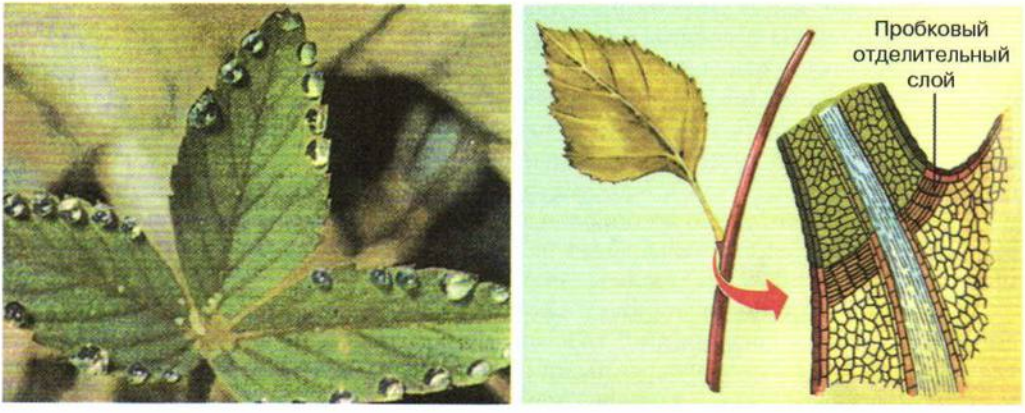


Рис. 139. Гуттация (у земляники) и листопад (у берёзы)

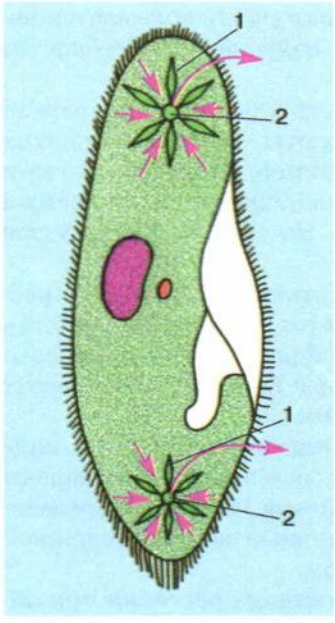


Рис. 140. Сократительные вакуоли у инфузории-туфельки: *1* — радиальные канальцы; *2* — центральная капсула

слой. Кроме выполнения выделительной функции листопад препятствует потере воды растением в неблагоприятных условиях.

Выделение у одноклеточных и беспозвоночных животных. Основными конечными продуктами обмена веществ у животных являются вода, углекислый газ и аммиак. У одноклеточных животных углекислый газ и аммиак удаляются через плазматическую мембрану, а избыток воды — через *сократительные вакуоли* (рис. 140).

Многоклеточные животные имеют специальные *органы выделения*. Главные принципы их работы — выведение ненужных и вредных для организма веществ и сохранение необходимых организму. Это достигается путём их *фильтрации* сквозь поры плазматической мембраны клеток органов выделения. Крупные молекулы и ионы задерживаются мембраной, а мелкие проходят через неё свободно. После фильтрации происходит *обратное избирательное всасывание* необходимых организму веществ за счёт активного их транспорта через плазматическую мембрану.

Наиболее просто устроены органы выделения у плоских червей. Так, планария имеет выделительную систему, состоящую из *извитых канальцев*, начинающихся в теле червя *звёздчатыми клетками* (рис. 141, *1*). Биение ресничек звёздчатых клеток создаёт в извитых канальцах планарии постоянный ток жидкости, состоящей из воды с вредными продуктами обмена веществ. По извитым канальцам эта жидкость выводится наружу через выделительные поры, которые открываются на брюшной стороне тела червя.

Кольчатые черви, например дождевые, имеют выделительную систему, состоящую из *выделительных трубочек*, расположенных попарно в каждом сегменте тела (рис. 141, *2*). Каждая трубочка начинается воронкой, имеющей по краям реснички. В неё из полости тела червя попадают конечные продукты выделения, которые затем выводятся наружу через выделительные отверстия, расположенные на последующем сегменте тела.

У насекомых конечные продукты обмена веществ из полости тела собираются в *мальпигиевы сосуды* (рис. 141, *3*). Затем они попадают в заднюю кишку, где смешиваются с непереваренными остатками пищи. Из этой смеси обратно в кишку активно всасывается вода, после чего наружу через анальное отверстие удаляются почти сухие экскременты.

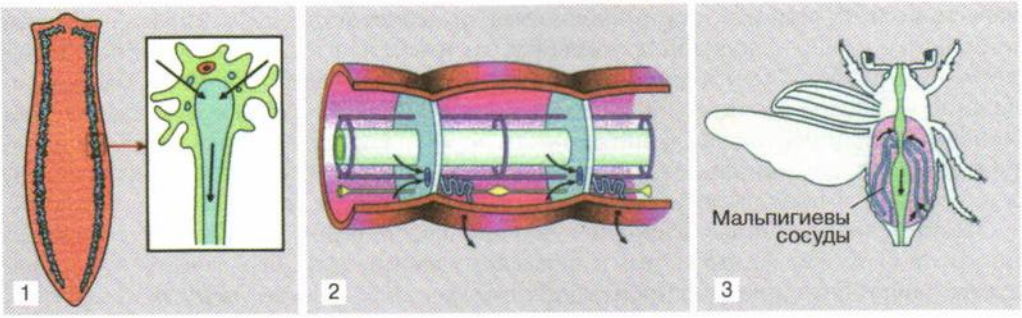


Рис. 141. Органы выделения беспозвоночных животных: *1* — звёздчатые клетки с извитыми канальцами (планария); *2* — выделительные трубочки (дождевой червь); *3* — мальпигиевы сосуды (майский жук)

Выделение у позвоночных животных и человека. У позвоночных животных и человека конечные продукта обмена веществ — углекислый газ, вода, соединения аммиака — выводятся из организма через почки, лёгкие, кожу и кишечник. Основные органы мочевыделения — *почки* (рис. 142).

У рыб почки имеют вид длинных лент, расположенных вдоль позвоночника. От почек отходят мочеточники, по которым моча собирается в мочевой пузырь. Мочевыводящий канал мочевого пузыря открывается наружу отверстием, расположенным позади анального. У рыб основным продуктом выделения служит аммиак. Почки земноводных, в отличие от рыб, имеют вид уплощённых компактных тел, лежащих в туловищной области по бокам от позвоночника. Образующаяся в них моча, содержащая в качестве основного продукта выделения мочевину, попадает по мочеточникам в расширенную часть задней кишки — клоаку, а из неё в мочевой пузырь. По мере его наполнения стенки пузыря сокращаются, в результате чего моча снова попадает в клоаку, а затем через её отверстие удаляется из организма наружу.

У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих почки располагаются в тазовой области. Продукты выделения пресмыкающихся и птиц содержат малорастворимую в воде мочевую кислоту. Она в виде

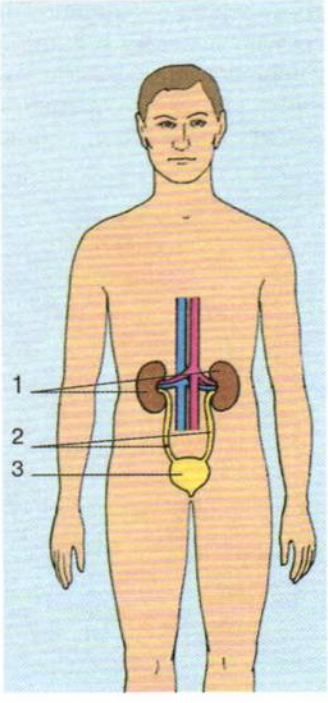


Рис. 142. Органы мочевыделения человека: *1* — почки; *2* — мочеточники; *3* — мочевой пузырь

взвеси мелких кристалликов выводится по мочеточникам в клоаку, а затем попадает в мочевой пузырь, который у птиц в связи с приспособлением к полёту отсутствует. Почки млекопитающих, в том числе и человека, имеют бобовидную форму. Моча, содержащая в качестве основного продукта выделения мочевину, собирается по мочеточникам в мочевой пузырь. Из него по мочеиспускательному каналу, открывающемуся у самцов в совокупительный орган, а у самок — в преддверие влагалища, моча удаляется из организма наружу.

Почки позвоночных животных и человека обильно снабжаются кровью, из которой путём фильтрации и обратного избирательного всасывания образуется моча. Этот процесс происходит в *нефронах* (от греч. *nephros* — почка), расположенных в почках. Каждый нефрон состоит из капсулы и извитого канальца. Внутри капсулы находится капиллярный клубочек, образованный кровеносными сосудами (рис. 143).

Образование мочи происходит в два этапа. На первом этапе осуществляется фильтрация плазмы крови из капиллярного клубочка в полость капсулы. Диаметр кровеносного сосуда, приносящего кровь, больше, чем выносящего сосуда, поэтому в капиллярном клубочке нефрона создаётся давление, выталкивающее плазму крови вместе с растворёнными в ней веществами в полость капсулы. В результате этого образуется *первичная моча*, в состав которой входят вода, соли, аминокислоты, мочевина, мочевая кислота и глюкоза.

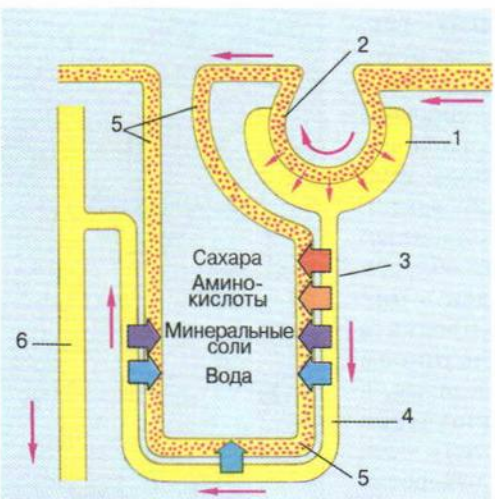


Рис. 143. Схема строения нефрона: *1* — капсула; *2* — капиллярный клубочек; *3* — извитой каналец; *4* — петля Генле; *5* — капилляры канальца; *6* — собирательная трубка

На втором этапе первичная моча поступает в извитой каналец, где начинается обратное избирательное всасывание в кровь необходимых организму веществ. Такие химические соединения, как глюкоза и аминокислоты, всасываются полностью, другие вещества, например минеральные соли и вода, — в необходимых организму количествах. Образовавшаяся в нефроне после обратного избирательного всасывания *вторичная моча* поступает в собирательную трубку, а из неё — в почечную лоханку, *мочеточник* и *мочевой пузырь*, из которого удаляется наружу. Вторичная моча отличается от первичной не только химическим составом, но и объёмом. Например, у человека в сутки образуется 150—180 л первичной мочи, а из организма в виде вторичной мочи удаляется всего 1,5—2 л.

Выделение; гуттация; листопад; сократительные вакуоли; органы выделения: извитые канальцы, звёздчатые клетки, выделительные трубочки, мальпигиевы сосуды, почки; мочеточник; мочевой пузырь; нефрон; моча: первичная, вторичная.

Вопросы и задания

1. В чём значение процесса выделения для организма? Какие конечные продукты обмена веществ выводятся из организма? Какие органы в этом участвуют?
2. Какие органы обеспечивают выделение у растений?
3. Как у одноклеточных животных выводится избыток воды и солей?
4. Какие органы выделения имеются у червей и насекомых?
5. Какими органами представлена мочевыделительная система человека?
6. Какое строение имеет нефрон? Какие функции он выполняет?
7. Опишите по рис. 143 процесс образования первичной и вторичной мочи у человека. Чем первичная моча отличается от вторичной?

§ 37. Защита организмов

Рассмотрите рис. 144—147. Каковы основные способы защиты организмов от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды?

Любой организм окружён внешней средой, оказывающей на него различные воздействия. Некоторые условия — влияние болезнетворных бактерий и вирусов, резкие колебания температуры, иссушение воздуха — способны негативно влиять на жизнедеятельность организма.

Защита у одноклеточных организмов. Одноклеточные организмы при неблагоприятных условиях внешней среды образуют вокруг клеток защитные оболочки. Например, все бактерии снаружи клеточной стенки имеют *капсулу*, состоящую из полисахаридов, которая защищает клетку от различных воздействий. При наступлении неблагоприятных условий бактериальная клетка теряет воду, в результате чего её цитоплазма уплотняется и превращается в комочек, вокруг которого формируется защитная оболочка и образуется *эндоспора* (от греч. *endon* — внутри и *spora* — сеяние, посев). В виде эндоспор в состоянии покоя бактерии могут находиться длительное время (десятки лет) и выдерживать высокие температуры, иссушение и радиацию.

Одноклеточные животные, или простейшие, при наступлении неблагоприятных условий образуют *цисты* (от греч. *kystis* — пузырь). Находясь в состоянии цисты, они переживают высыхание и промерзание водоёмов, отсутствие пищи, а также могут распространяться при помощи ветра, птиц и других животных на большие расстояния. При попадании в благоприятные условия, необходимые для активной жизнедеятельности, простейшие покидают оболочку цисты и переходят к активному существованию (см. рис. 116, *1*).

Защита у многоклеточных растений. Наземные растения защищены от воздействия вредных факторов внешней среды с помощью различных образований покровной ткани. Так, на поверхности старых стеблей и корней имеются слои мёртвых клеток пробки и корки, защищающие их от механического повреждения и проникновения во внутренние ткани растения болезнетворных микроорганизмов. Листья молодых стеблей и плодов покрыты *кутикулой* (от лат. *cuticula* — кожица) — неклеточным слоем из воскоподобного вещества — кутина, выделяемого клетками кожицы. Благодаря кутикуле, образующей сплошную плёнку на поверхности органов растений, они становятся малопроницаемыми для газов, воды и микроорганизмов.

Многие растения имеют *средства пассивной защиты* от поедания животными (рис. 144). Например, клетки кожицы листьев и стеблей крапивы несут на своей поверхности *жгучие волоски*, содержащие муравьиную кислоту. Стенки волоска пропитаны известью, а конец — кремнезёмом. Такой волосок, если к нему прикоснуться, легко обламывается и царапает поверхность кожи; в царапину попадает жгучая жидкость, вызывающая у человека и животных покраснение кожи и зуд. От поедания животными некоторые растения защищены *шипами* — выростами кожицы стебля, как у ежевики и шиповника, или *колючками* — видоизменёнными побегами, как у боярышника и тёрна.

Растения обладают также *средствами химической защиты*. Например, у чистотела и молочая образуется *млечный сок* — жидкость, содержащая химические вещества, препятствующие поеданию этих растений животными. Аналогичную роль играет *смола* (живица), которой заполнены смоляные ходы в органах некоторых растений, например хвойных. Смола делает малосъедобными их

Рис. 144. Средства пассивной и химической защиты у растений: *1* — жгучие волоски (крапива); *2* — шипы (ежевика); *3* — млечный сок (чистотел)

ткани, препятствует попаданию внутрь растений спор паразитических грибов, так как запечатывает отверстия, образующиеся на коре при повреждениях.

Некоторые растения выделяют в окружающую среду *фитонциды* (от греч. *phyton* — растение и лат. *caedo* — убиваю) — летучие биологически активные вещества, вырабатываемые клетками надземных и подземных органов. Фитонциды защищают растения от болезнетворных микроорганизмов. Например, фитонциды лука, чеснока, хрена, горчицы подавляют рост и развитие многих возбудителей инфекционных болезней.

Защита у многоклеточных животных. Кожные покровы. Преграду на пути проникновения болезнетворных бактерий и вирусов в организм многоклеточных животных создают *кожные покровы*. У беспозвоночных животных они представлены в основном клетками эпителиальной ткани. Так, ресничный эпителий у плоских червей планарий не только создаёт механическое препятствие, но и выделяет специальную слизь, убивающую бактерий. Плотная кутикула кожных покровов паразитических червей защищает их от действия пищеварительных соков организма хозяина. У членистоногих кутикула содержит хитин и дополнительно может пропитываться карбонатом кальция, придающим ей твёрдость. Клетки эпителиальной ткани моллюсков образуют особую кожную складку — мантию, которая формирует раковину, состоящую из нескольких слоёв извести и органического вещества.

Кожные покровы позвоночных животных образованы двумя слоями: *собственно кожей*, или *дермой* (от греч. *derma* — кожа), и *эпидермисом*. Дерма хорошо развита у млекопитающих. Она представляет собой переплетение волокон соединительной ткани. В нижней её части откладывается жир, формирующий подкожную клетчатку. Для водных млекопитающих и зверей,

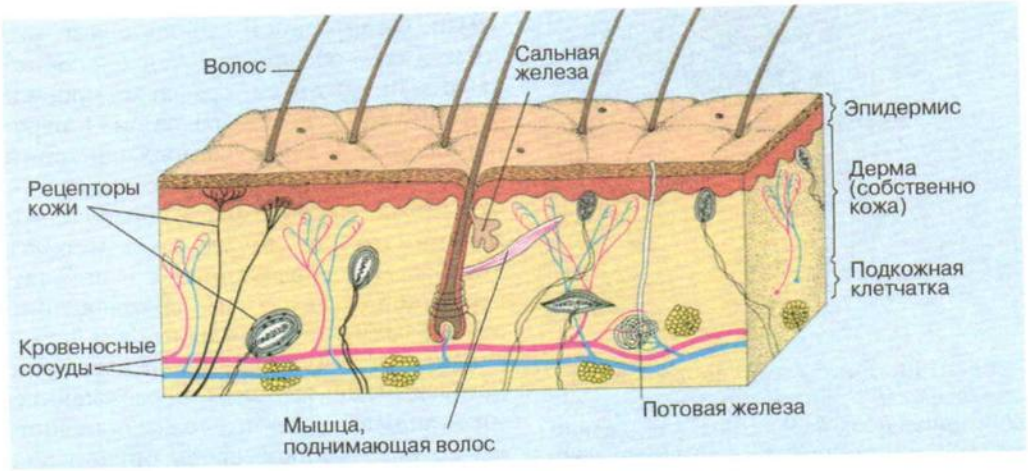


Рис. 145. Строение кожи млекопитающего

живущих в холодном климате, она играет важную роль в защите организма от переохлаждения. В дерме расположены кожные железы, кровеносные сосуды, рецепторы и подходящие к ним нервы (рис. 145).

К производным дермы относят костные чешуи, встречающиеся у рыб. Снаружи каждая такая чешуя покрыта тонким слоем эпидермиса и слизи, выделяемой кожными железами. Кожные покровы земноводных представлены тонкой кожей, на поверхность которой кожные железы выделяют слизь, обеспечивающую защиту и кожное дыхание. У других позвоночных животных эпидермис формирует различные защитные образования. Например, производными эпидермиса являются: у пресмыкающихся — роговые чешуи и щитки; у птиц — клюв, когти, роговые чешуи и перья, у млекопитающих — волосы, когти, ногти, полые рога и копыта.

Защита организма от болезней. Иммунитет. Надёжную защиту многоклеточных организмов от вторжения болезнетворных бактерий и вирусов обеспечивает *иммунитет* (от лат. *immunitas* — освобождение, избавление от чего-либо) — состояние невосприимчивости к чужеродным клеткам и веществам. И хотя многие растения обладают устойчивостью к некоторым заболеваниям, реакции иммунитета хорошо выражены у высших животных, в том числе и человека, обладающих *иммунной системой* (рис. 146).

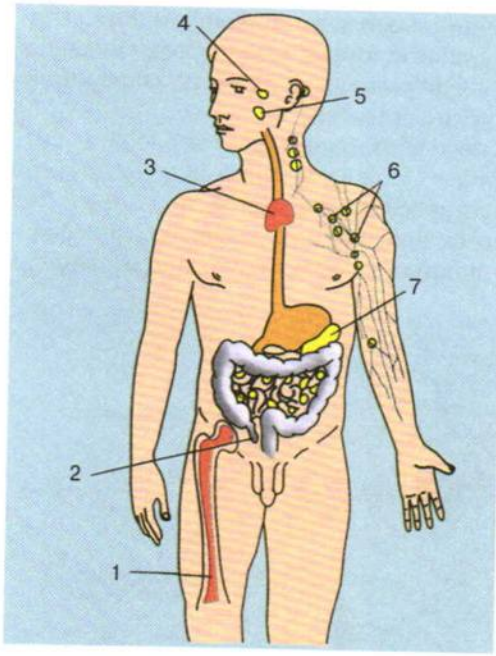


Рис. 146. Органы иммунной системы человека: *1* — красный костный мозг; *2* — аппендикс; *3* — тимус; *4* — аденоиды; *5* — миндалины; *6* — лимфатические узлы; *7* — селезёнка

Первое научное объяснение природы иммунитета дал русский учёный Илья Ильич Мечников (1845—1916). Он пришёл к выводу о том, что иммунитет обеспечивается способностью лейкоцитов (макрофагов) крови к фагоцитозу, т. е. захватыванию и перевариванию болезнетворных бактерий (рис. 147). Позднее было установлено, что кроме фагоцитоза в обеспечении иммунитета большую роль играют лимфоциты, образующиеся в органах иммунной системы и вырабатывающие особые белки — *антитела*. Эти белки реагируют с чужеродными агентами (вирусами, бактериями, пересаженными тканями) — *антигенами*, попавшими во внутреннюю среду организма. Следовательно, по своей биологической

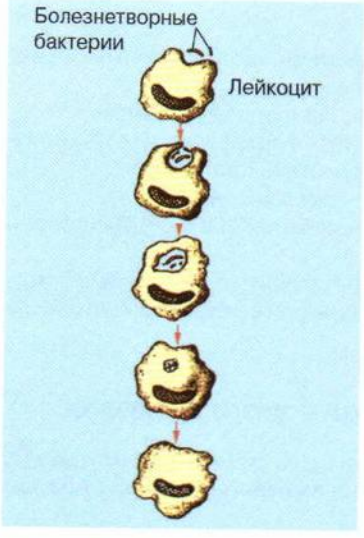


Рис. 147. Схема фагоцитоза

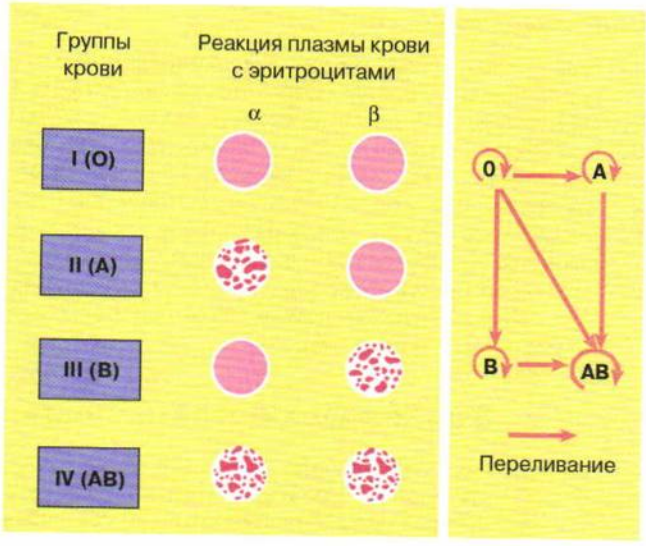


Рис. 148. Группы крови и схема их переливания

природе иммунитет высших животных и человека может быть *клеточным*, т. е. связанным с фагоцитами — пожирателями чужеродных клеток, и *гуморальным*, обеспеченным антителами, которые вырабатывают лимфоциты.

Один из первых примеров гуморального иммунитета был обнаружен при переливании крови от одного человека к другому. В мембраны клеток крови — эритроцитов — встроены белки-антигены (*A*, *B*), с которыми могут реагировать антитела плазмы (α, β) крови, в результате чего происходит склеивание эритроцитов и их гибель. Причём в плазме крови каждого человека присутствуют антитела, вырабатываемые против антигенов эритроцитов, которые не содержатся в его собственной крови. На основании этого было выделено четыре группы крови (система *ABO*), которые следует переливать так, чтобы избежать смертельно опасной для организма реакции «антиген — антитело», когда белки плазмы крови реципиента — человека, принимающего кровь, — будут реагировать с эритроцитами донорской крови (склеивать их). Например, плазма с антителом α не должна встречаться с эритроцитами, содержащими антиген *A*; плазма с антителом β — с эритроцитами *B* (рис. 148).

Капсула; эндоспора; циста; кутикула; средства пассивной защиты: жгучие волоски, шипы, колючки; средства химической защиты: млечный сок, смола, фитонциды; кожные покровы: дерма, эпидермис; иммунитет: клеточный, гуморальный; иммунная система; антиген; антитело.

Вопросы и задания

1. Как одноклеточные организмы защищаются от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды? Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Перечислите средства пассивной защиты у растений. Приведите примеры.
3. В чём сущность химической защиты растений от растительноядных животных, болезнетворных бактерий и вирусов? Приведите примеры таких растений.
4. Какие защитные образования имеются у беспозвоночных животных?
5. Какое строение имеют кожные покровы позвоночных животных? Какие функции они выполняют? Ответ проиллюстрируйте примерами.
6. Что такое иммунитет? Какие органы обеспечивают иммунитет организма? Чем клеточный иммунитет отличается от гуморального? Приведите примеры клеточного и гуморального иммунитетов.

§ 38. Раздражимость и регуляция у организмов

Рассмотрите рис. 149—154. Какое значение для организмов имеет их способность реагировать на действие раздражителей? Каким образом происходит регуляция функций организма?

Любой организм способен воспринимать различные раздражители, поступающие из внешней и внутренней среды, и реагировать на них, т. е. обладает *раздражимостью*. Раздражителями могут быть свет, температура, звук, механическое воздействие, пищевые вещества и др. Проявление адекватных реакций организма на раздражители обеспечивается согласованной работой отдельных его частей — органов, тканей и клеток. Это достигается путём *регуляции*, осуществляемой у всех организмов с помощью химических веществ, а у многоклеточных животных ещё и благодаря нервным импульсам, поступающим от органов нервной системы.

Раздражимость у одноклеточных организмов. Наиболее простые формы раздражимости характерны для микроорганизмов (бактерий, простейших, одноклеточных водорослей и грибов). Например, амёба обыкновенная передвигается в сторону пищи, а эвглена зелёная — к освещённой части водоёма, так как свет необходим ей для фотосинтеза. Ответные двигательные реакции одноклеточных организмов на направленно действующий раздражитель среды называют *таксисами* (от греч. *taxis* — расположение). Раздражителем может выступать свет (фототаксис), температура (термотаксис), химические вещества (хемотаксис) и пища (трофотаксис). Таксисы могут быть положительными, если организм движется в сторону раздражителя, и отрицательными, если организм перемещается от него. Примером отрицательного хемотаксиса может служить ответная реакция инфузорий-туфелек на кристаллики поваренной соли, помещённые в каплю воды (рис. 149).

Раздражимость и регуляция у многоклеточных растений. Растения не имеют органов чувств и нервной системы, поэтому раздражимость у них про-

является главным образом в ростовых движениях (тропизмах, настиях), вызванных действием света, влаги, земного тяготения. Растение регулирует эти движения с помощью синтезируемых в клетках *ростовых веществ* — особых химических соединений органической природы. Одни ростовые вещества оказывают стимулирующее, другие — тормозящее влияние на рост органов растения. Например, опытным путём было доказано, что в конусе нарастания побега растения клетки образовательной ткани вырабатывают *ауксины* (от греч. *auxein* — увеличивать) — вещества, стимулирующие рост главного побега и тормозящие развёртывание пазушных почек. Это явление называют верхушечным доминированием. Если верхушечную почку удалить, то ауксины будут вырабатываться в конусах нарастания пазушных почек, что вызовет образование у растения боковых побегов. Такой приём, известный в растениеводстве как прищипка, широко используют при выращивании многих культурных растений для ветвления побегов (рис. 150).

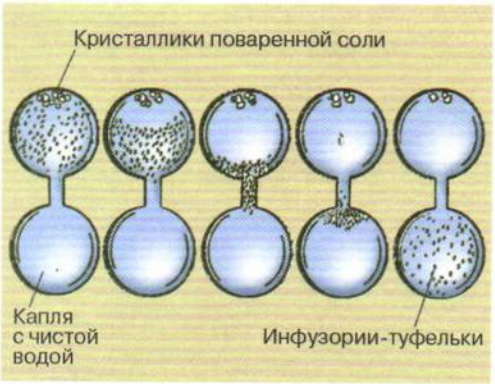


Рис. 149. Отрицательный хемотаксис у инфузорий-туфелек

Нервная система и рефлекторная регуляция у многоклеточных животных. Многоклеточные животные имеют *нервную систему*, поэтому раздражимость у них проявляется в виде рефлексов, а регуляция осуществляется с помощью нервных импульсов. Ответную реакцию организма на действующий раздражитель, осуществляемую при участии нервной системы, называют *рефлексом*

Рис. 150. Образование боковых побегов при удалении у растения верхушечной почки

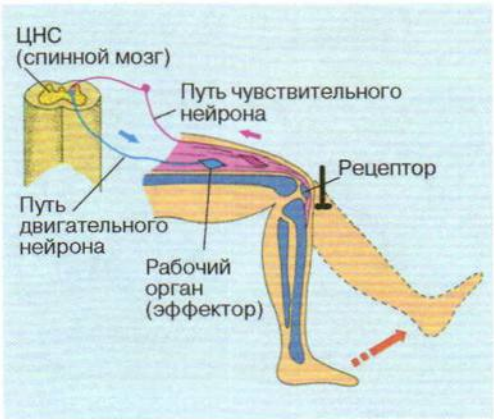


Рис. 151. Схема рефлекторной дуги коленного рефлекса

(от лат. *reflexus* — повёрнутый назад, отражённый). Совокупность структур, участвующих в рефлексе, образует *рефлекторную дугу* (рис. 151).

Наиболее примитивной нервной системой обладают кишечнополостные животные. Например, у пресноводной гидры многочисленные отростки нервных клеток, соединяясь друг с другом, образуют нервную сеть, пронизывающую всё тело животного. Такую нервную систему называют *сетчатой (диффузной)* (рис. 152, *1*).

Большинство животных имеют нервную систему, в которой нервные клетки сгруппированы в определённых участках тела. Так, у плоских червей скопления нервных клеток образуют головные нервные узлы, от которых вдоль тела тянется пара нервных стволов с нервными окончаниями. Нервную систему плоских червей называют *стволовой* (рис. 152, *2*). Ещё большей концентрации скопления нервных клеток достигают в нервной системе насекомых. Нервные узлы у них расположены во всех отделах тела. Нервную систему, состоящую из нервных узлов и отходящих от них нервов, называют *узловой* (рис. 152, *3*).

Сложного строения достигает нервная система у хордовых животных. Она представлена *головным* и *спинным мозгом*, образующими *центральный* отдел нервной системы, а также отходящими от них ко всем органам *нервами*, *нервными окончаниями* и *нервными узлами*, составляющими её *периферический* отдел. Все части нервной системы хордовых животных развиваются из нервной трубки, поэтому её называют *трубчатой* (рис. 152, *4*).

В нервной системе позвоночных животных наиболее сложное строение имеет головной мозг. Он состоит из пяти отделов: *переднего*, *промежуточно-*

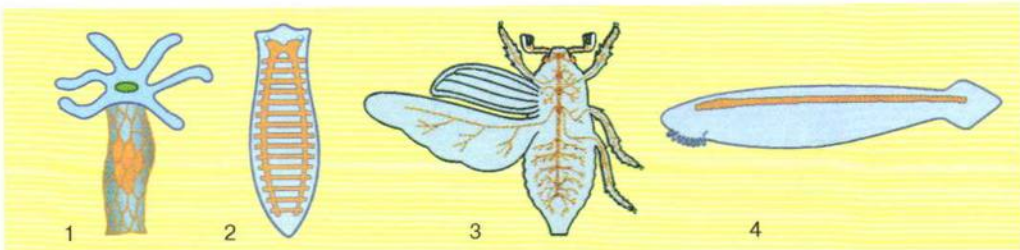


Рис. 152. Нервные системы животных: *1* — сетчатая (гидра); *2* — стволовая (планария); *3* — узловая (майский жук); *4* — трубчатая (ланцетник)

го, *среднего*, *мозжечка* и *продолговатого*. Отделы головного мозга развиты у разных позвоночных животных неодинаково (рис. 153). Например, у рыб все отделы головного мозга примерно одной величины, за исключением мозжечка, отвечающего за координацию движений. У земноводных, ведущих более сложный по сравнению с рыбами образ жизни, более развит передний мозг, в котором заметны парные большие полушария. Этот отдел головного мозга отвечает за работу органов чувств, что обусловливает развитие у земноводных органов зрения, обоняния и слуха. Мозжечок у земноводных, наоборот, развит хуже, что связано со значительным однообразием и простотой их движений. Головной мозг пресмыкающихся отличается от головного мозга земноводных более крупными общими размерами. Разнообразные движения пресмыкающихся привели к дальнейшему развитию у них переднего мозга и мозжечка. У птиц эти отделы головного мозга развиты ещё лучше, чем у пресмыкающихся. Полёт птиц отличается большой сложностью, поэтому мозжечок у птиц имеет складки, значительно увеличивающие его поверхность. Заметно развиты у птиц передний и средний мозг. Размер больших полушарий у птиц в сравнении с пресмыкающимися увеличивается. В среднем мозге выделяются зрительные доли, отвечающие за работу органов зрения.

Наивысшего развития достигает головной мозг у млекопитающих. Передний мозг большинства млекопитающих имеет кору, образованную бороздами и извилинами, которые значительно увеличивают его площадь. Крупные большие полушария определяют сложное и разнообразное поведение млекопитающих. Оно проявляется прежде всего в сильно выраженной у млекопитающих заботе о потомстве, способности к обучению и общению друг с другом. У человека кора больших полушарий обеспечивает также высшие психические процессы: мышление, сознание, память и речь.

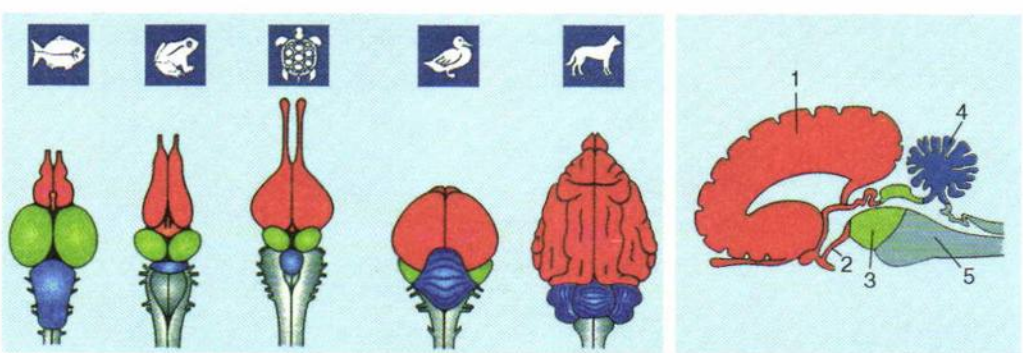


Рис. 153. Усложнение строения головного мозга у позвоночных животных: *1* — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок; *5* — продолговатый мозг

Периферический отдел нервной системы образуют соматическая и вегетативная нервные системы, первая управляет работой скелетных мышц, а вторая — внутренних органов. *Вегетативная нервная система* состоит из симпатического и парасимпатического отделов. Симпатические нервы и узлы оказывают в целом стимулирующее влияние на работу внутренних органов организма, а парасимпатические — тормозящее.

Гуморальная регуляция и эндокринная система. У высших животных кроме рефлекторной имеется *гуморальная регуляция* (от лат. *humor* — жидкость), основанная на передаче химических сигналов при помощи биологически активных веществ, которые поступают в тканевую жидкость, кровь и лимфу. Важную роль в гуморальной регуляции играют *гормоны* (от греч. *hormao* — привожу в движение, побуждаю) — вещества, выделяемые эндокринными железами, которые образуют *эндокринную систему* (рис. 154).

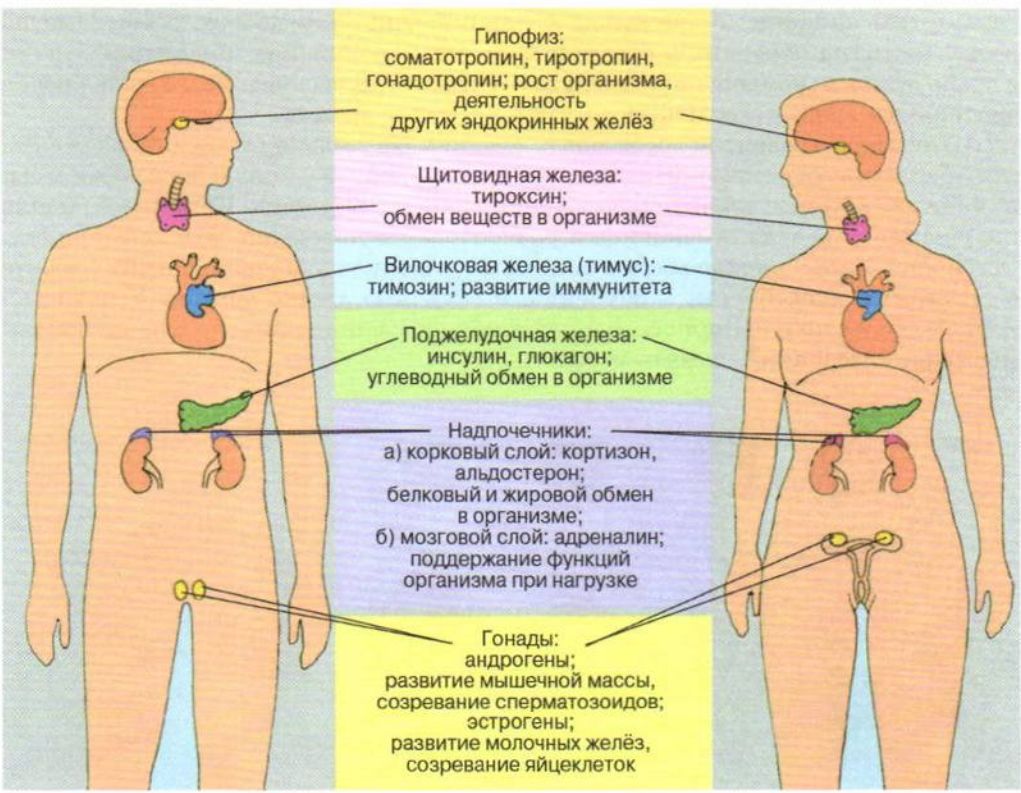


Рис. 154. Эндокринная система человека, основные гормоны эндокринных желёз и их влияние на организм

Гормоны обладают высокой и специфической биологической активностью, т. е. действуют в очень малых количествах — менее 0,000001 г и только на те органы, которые к ним восприимчивы. Для эндокринных желёз характерно обильное кровоснабжение, что обеспечивает поступление гормонов непосредственно в кровь (внутренняя секреция) и их доставку кровью к органам, на которые они оказывают специфическое воздействие. Гормоны функционируют как посредники, переносящие химическую информацию в определённое место организма — к органам-мишеням. Недостаточное или избыточное выделение гормонов приводит к эндокринным заболеваниям. Например, почти 10 % населения земного шара страдает сахарным диабетом — заболеванием, связанным с низким уровнем в крови инсулина — гормона поджелудочной железы, регулирующего углеводный обмен в организме.

Работой эндокринных желёз управляет нервная система. Воздействуя на эндокринные железы, она стимулирует или тормозит образование гормонов. Связующим звеном между нервной и эндокринной системами выступает гипоталамус — отдел промежуточного мозга, связанный нервными путями с гипофизом, являющимся важнейшей эндокринной железой. Гипоталамус получает информацию от различных отделов головного мозга и посылает её в гипофиз, который вырабатывает так называемые тропные гормоны (соматотропин, тиротропин, гонадотропин и др.), регулирующие работу всех остальных эндокринных желёз. Таким образом, в организме позвоночных животных, в том числе человека, имеется *гипоталамо-гипофизарная система*, осуществляющая нейрогуморальную регуляцию работы органов.

Раздражимость; регуляция; таксисы; ростовые вещества (ауксины); нервная система: сетчатая, стволовая, узловая, трубчатая; рефлекторная регуляция; рефлекс; рефлекторная дуга; отделы нервной системы: центральный (головной, спинной мозг), периферический (нервы, нервные окончания, нервные узлы); отделы головного мозга: передний, промежуточный, средний, мозжечок, продолговатый; вегетативная нервная система; гуморальная регуляция; гормоны; эндокринная система; гипоталамо-гипофизарная система.

Вопросы и задания

1. Что такое раздражимость? Приведите примеры раздражимости у организмов.
2. Как реагируют одноклеточные организмы на раздражители? Приведите примеры.
3. В чём проявляется раздражимость у растений? Приведите примеры.
4. Что такое рефлекс и рефлекторная дуга? Опишите по рис. 151 коленный рефлекс.
5. Какие типы нервных систем имеются у животных? Как в процессе эволюции усложнялось строение головного мозга от рыб к млекопитающим?
6. Какое влияние на работу внутренних органов оказывает вегетативная нервная система? Опишите влияние симпатических и парасимпатических нервов.

7. В чём сущность гуморальной регуляции функций организма? Что такое гормоны? Приведите примеры эндокринных желёз и вырабатываемых ими гормонов. Используя рис. 154, выясните влияние этих гормонов на организм человека.
8. Каким образом нервная система связана с эндокринной системой?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 7

Организмы бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными. Тело многоклеточных организмов состоит из тканей, органов, систем органов и аппаратов, выполняющих определённые функции.

Опору тела и движение организмов обеспечивают скелетные и мышечные системы у животных, каркас и ростовые движения у растений.

Питание организмов связано с органами, в которых расщепляются и синтезируются вещества, используемые ими в качестве строительного материала и источника энергии для своей жизнедеятельности.

Дыхание организмов обеспечивает освобождение энергии, заключённой в поступающих питательных веществах. Транспортные системы доставляют необходимые организмам соединения к органам, тканям и клеткам.

Выделение вредных продуктов обмена веществ препятствует отравлению организмов, обеспечивает поддержание постоянства их внутренней среды.

Реакция организмов на различные внешние и внутренние раздражители обеспечивается благодаря свойству раздражимости; взаимодействие клеток, тканей, органов и их связь с внешней средой достигается при помощи химических веществ и нервных импульсов.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Организмы: одноклеточные, колониальные, многоклеточные.
2. Строение и функции растительного организма.
3. Строение и функции животного организма.
4. Взаимосвязь частей многоклеточного организма.

Глава 8. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

§ 39. Формы размножения организмов

Рассмотрите рис. 155, 156. Какие способы размножения встречаются у организмов? В чём состоит биологический смысл размножения?

Преемственность поколений организмов в природе обеспечивается *размножением* — способностью воспроизводить себе подобных. Существуют две основные формы размножения: бесполое и половое.

Бесполое размножение. *Бесполое размножение* — образование нового организма из одной или группы клеток исходного материнского организма. В этом случае в размножении участвует только одна родительская особь, которая передаёт свою наследственную информацию дочерним особям. При бесполом размножении образуются идентичные потомки — *клоны* (от греч. *clon* — отпрыск, ветвь). Причиной разнообразия особей при бесполом размножении являются случайные наследственные изменения, которые могут появиться в процессе индивидуального развития организма. В основе бесполого размножения лежит митотическое деление клетки.

Различают несколько способов бесполого размножения.

Простое деление, или деление надвое, характерно для одноклеточных эукариот (рис. 155, *1*). В результате такого деления из одной клетки образуются две дочерние клетки, каждая из которых становится новым организмом. Таким способом размножаются все одноклеточные водоросли и большинство простейших. У некоторых простейших, например у малярийного плазмодия, происходит многократное деление исходной материнской клетки, в результате чего образуется многочисленное потомство.

Сходным образом размножаются и прокариоты (рис. 155, *2*). У бактерий кольцевая ДНК закрепляется на клеточной мембране и реплицируется. В клетке начинает образовываться поперечная перегородка со стороны прикрепления молекул ДНК. Затем она раздваивается, перемещая закреплённые ДНК в разные части клетки. Рибосомы равномерно распределяются, образуется перетяжка, которая разделяет клетку на две дочерние.

Почкование — способ бесполого размножения, при котором от родительской особи отделяется небольшой вырост (почка) и из группы клеток исходно-

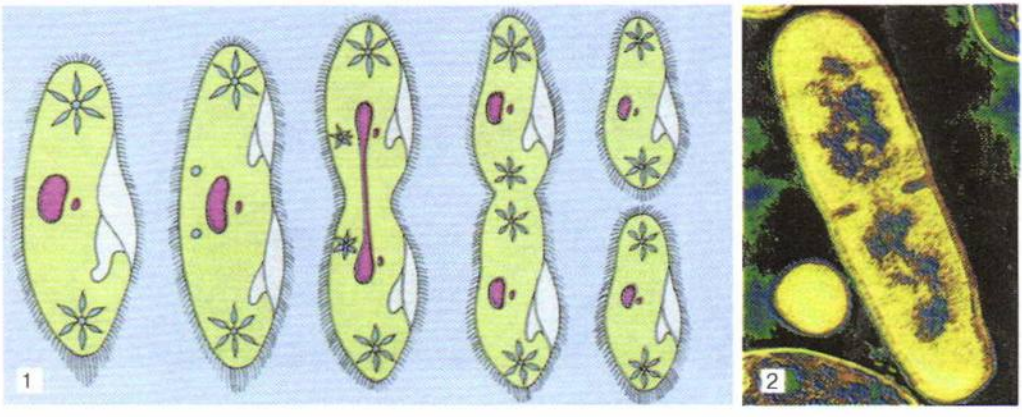


Рис. 155. Бесполое размножение одноклеточных организмов: *1* — деление надвое инфузории-туфельки; *2* — деление надвое бактерии кишечной палочки

го организма образуется дочерний (рис. 156, *1*). Такая форма размножения характерна для кишечнополостных и некоторых других животных, а также растений. Почкованием размножаются и одноклеточные грибы — дрожжи, у которых материнская клетка делится не на равные части, как при простом делении, а от неё постоянно отпочковывается меньшая дочерняя особь.

Размножение спорами (споруляция). У споровых растений (водорослей, мхов, папоротников) размножение происходит с помощью спор, образующихся в материнском организме. Спора представляет собой небольшую клетку, состоящую из ядра и цитоплазмы. Прорастая, она даёт начало новому организму. Так как споры микроскопически малы, то легко переносятся ветром, водой или животными, что способствует расселению исходного материнского организма. Спорами размножаются и грибы.

Вегетативное размножение — способ бесполого размножения отдельными органами, частями органов или тела. Встречается вегетативное размножение чаще всего у растений. Это размножение стеблями, листьями, побегами, видоизменёнными побегами или их частями, корнями. Способы вегетативного размножения растений весьма разнообразны. Это размножение луковицами (тюльпан), подземными столонами — клубнями (картофель), корневищами (пырей), корневыми шишками (георгин), отводками (смородина), корневыми отпрысками (малина), листьями (фиалки), надземными столонами — усами (земляника), выводковыми почками (бриофиллум) (рис. 156, *2*, *3*).

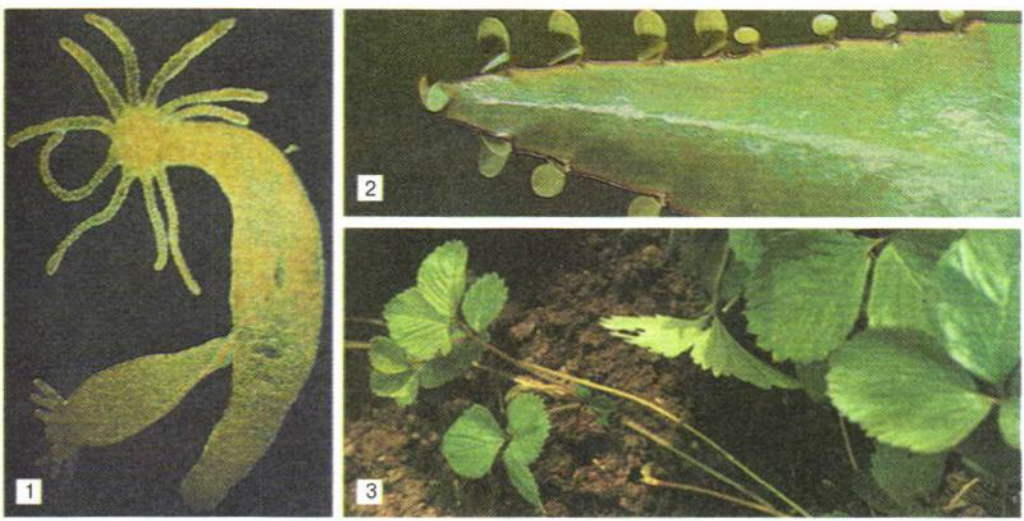


Рис. 156. Некоторые способы бесполого размножения: *1* — почкование (гидра); *2* — вегетативное размножение выводковыми почками (бриофиллум); *3* — вегетативное размножение надземными столонами — усами (земляника)

Фрагментация — разделение материнской особи на две части и более, каждая из которых может дать начало новому дочернему организму. Этот способ основан на *регенерации* — способности организмов восстанавливать недостающие части тела. Наблюдается фрагментация у беспозвоночных животных (кишечнополостных, плоских червей, морских звёзд). Тело животного, разделённое на части, достраивает благодаря такому размножению недостающие фрагменты. Например, при неблагоприятных условиях плоский червь планария распадается на отдельные части, каждая из которых при наступлении благоприятных условий может дать начало новому организму.

Встречается фрагментация и у растений, например у водорослей, которые могут размножаться частями слоевища (таллома).

Клонирование. Традиционно в биологии клонированием называли метод получения нескольких идентичных организмов путём бесполого (в том числе вегетативного) размножения. Сравнительно недавно, с 60-х гг. XX в., термин «клонирование» используется в более узком смысле и означает копирование клеток, генов, антител и даже многоклеточных организмов в лабораторных условиях. Ядро клетки содержит весь набор хромосом, а значит, и генов. Помещая клетку в определённые условия, можно заставить её делиться, что в конечном итоге приведёт к образованию нового самостоятельного организма. Опыт клонирования позвоночных животных впервые был поставлен на лягушке и дал положительные результаты. Клонирование будет подробнее рассмотрено в главе, посвящённой биотехнологии.

Половое размножение. *Половое размножение* — это образование нового организма при участии, как правило, двух родительских особей. Новый организм несёт наследственную информацию обоих родителей, причём все потомки генетически будут отличаться друг от друга.

При половом размножении в организме формируются *гаметы* — специальные *половые клетки* мужского и женского типа с гаплоидным набором хромосом. Мужские гаметы — *сперматозоиды*, или *спермии* (если они неподвижны). Женская гамета — *яйцеклетка*. Гаплоидные клетки образуются в результате особого типа деления клеток — мейоза, при котором число хромосом в дочерних клетках уменьшается в два раза.

При слиянии гаплоидных ядер двух гамет образуется *зигота*, в которой вновь восстанавливается диплоидный набор хромосом. При этом половина всех хромосом является отцовской, а другая половина — материнской.

У водорослей, простейших и низших грибов встречается *конъюгация* (от лат. *conjugatio* — соединение) — форма полового процесса, при котором сливается содержимое двух внешне сходных безжгутиковых гаплоидных клеток или происходит обмен ядрами между соседними клетками.

Половое размножение имеет ряд преимуществ по сравнению с бесполым. Во время этого процесса происходит перераспределение генетической информации и её рекомбинация, в результате чего появляются особи с новы-

ми признаками. Это приводит к приобретению организмом новых свойств. Половое размножение даёт возможность организмам адаптироваться к изменяющимся условиям среды, повышает их шансы на выживание. Поэтому в эволюционном плане половое размножение более прогрессивно.

Размножение; формы размножения: бесполое, половое; клон; способы бесполого размножения: простое деление, почкование, споруляция, вегетативное, фрагментация, клонирование; половые клетки (гаметы): сперматозоид, (спермий), яйцеклетка; зигота; конъюгация.

Вопросы и задания

1. Какие формы и способы размножения встречаются у организмов?
2. Какой тип деления клетки лежит в основе бесполого размножения?
3. Сравните размножение спорами и вегетативное размножение у растений. Какое размножение даёт растению преимущество? Объясните почему.
4. Охарактеризуйте особенности каждого способа бесполого размножения организмов. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Бесполое размножение организмов

Способы размножения	Характеристика размножения	Примеры организмов

5. Перечислите особенности полового размножения. Какие преимущества даёт организмам такой тип размножения по сравнению с бесполым?

§40. Мейоз

Вспомните, из каких стадий состоит митоз (см. рис. 100). Сравните митоз и мейоз (рис. 158). В чём сходство и отличие митоза и мейоза?

Половые клетки животных формируются в результате особого типа деления, при котором число хромосом во вновь образующихся дочерних клетках в два раза меньше, чем в исходной материнской клетке. У растений в жизненном цикле таким способом образуются гаплоидные споры.

Мейоз (от греч. *meiosis* — уменьшение) — это *редукционное деление*, при котором хромосомный набор клетки уменьшается вдвое. Для мейоза характерны те же стадии, что и для митоза, но мейоз состоит из двух последовательных процессов — первого деления мейоза (мейоз I) и второго деления мейоза (мейоз II). В результате образуются не две, а четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. Мейоз был открыт у животных в 1882 г. В. Флеммингом. Позднее, в 1888 г., Э. Страсбургер установил явление редукции числа хромосом у растений.

Стадии мейоза. Как и митозу, мейозу предшествует интерфаза, продолжительность которой бывает различной и зависит от вида организма. На этой стадии происходит репликация ДНК — удвоение молекул. Каждая хромосома перед началом деления состоит из двух молекул ДНК, которые образуют две сестринские хроматиды, сцепленные центромерами. Кроме того, за счёт удвоения количества органоидов клетка увеличивается в размерах.

В это время клетка имеет диплоидный набор хромосом ($2n$), а каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК, поэтому всего в клетке находится $4c$ молекул ДНК. Таким образом, перед началом деления набор хромосом и количество ДНК в клетке составляет соответственно $2n$, $4c$.

Профаза I. Профаза первого деления мейоза (мейоз I) значительно длиннее и сложнее, чем в митозе. Её подразделяют на пять стадий (рис. 158).

Лептотена. Хромосомы спирализуются, становятся хорошо заметными. Каждая состоит из двух сестринских хроматид, но они тесно сближены и создают впечатление одной тонкой нити. Отдельные участки хромосом, интенсивно окрашенные за счёт более сильной спирализации, называют *хромомерами*.

Зиготена. Происходит конъюгация — сближение гомологичных хромосом. Они попарно соединяются, как бы накладываясь друг на друга, причём однотипные участки с одинаковыми генами соприкасаются друг с другом. Пары конъюгированных гомологичных хромосом образуют *биваленты* — двойные хромосомы. Каждая гомологичная хромосома состоит из двух сестринских хроматид, значит, биваленты фактически представляют собой *тетрады*, состоящие из четырёх хроматид.

Пахитена. Это достаточно длительная стадия, так как именно на этой стадии во время дальнейшей конъюгации может происходить обмен участками гомологичных хромосом — *кроссинговер* (от англ. *crossingover* — перекрёст). Между несестринскими хроматидами двух гомологичных хромосом начинается обмен некоторыми генами, что приводит к изменению их взаимного расположения в хромосомах — генетической рекомбинации (рис. 157). Следовательно, в результате кроссинговера изменяется набор генов в хромосомах делящейся клетки, что ведёт к изменчивости. К концу этой стадии мейоза биваленты укорачиваются и утолщаются.

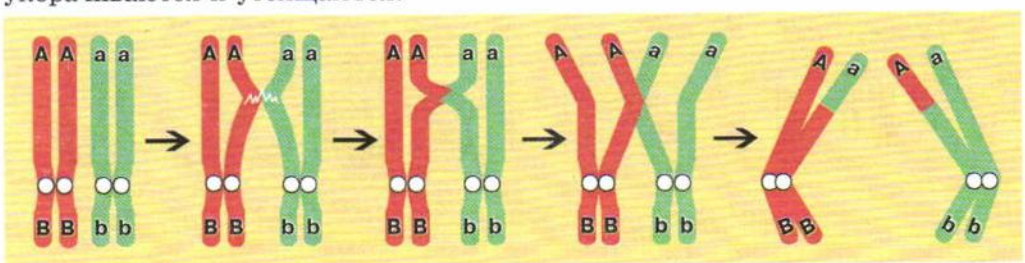


Рис. 157. Кроссинговер (буквы обозначают гены в хромосомах)

Диплотена. На этой стадии гомологичные хромосомы начинают как бы отталкиваться друг от друга. Конъюгация заканчивается, однако хромосомы ещё остаются связанными друг с другом в точках, в которых происходил кроссинговер. В таком состоянии они могут находиться довольно долго.

Диакинез. Гомологичные хромосомы продолжают отталкиваться друг от друга и остаются соединёнными только в некоторых точках. Они приобретают определённую форму и теперь хорошо заметны. Каждый бивалент состоит из четырёх хроматид, сцепленных попарно центромерами. Ядерная мембрана постепенно исчезает, центриоли расходятся к полюсам клетки, и образуются нити веретена деления. Профаза I занимает 90 % всего времени мейоза.

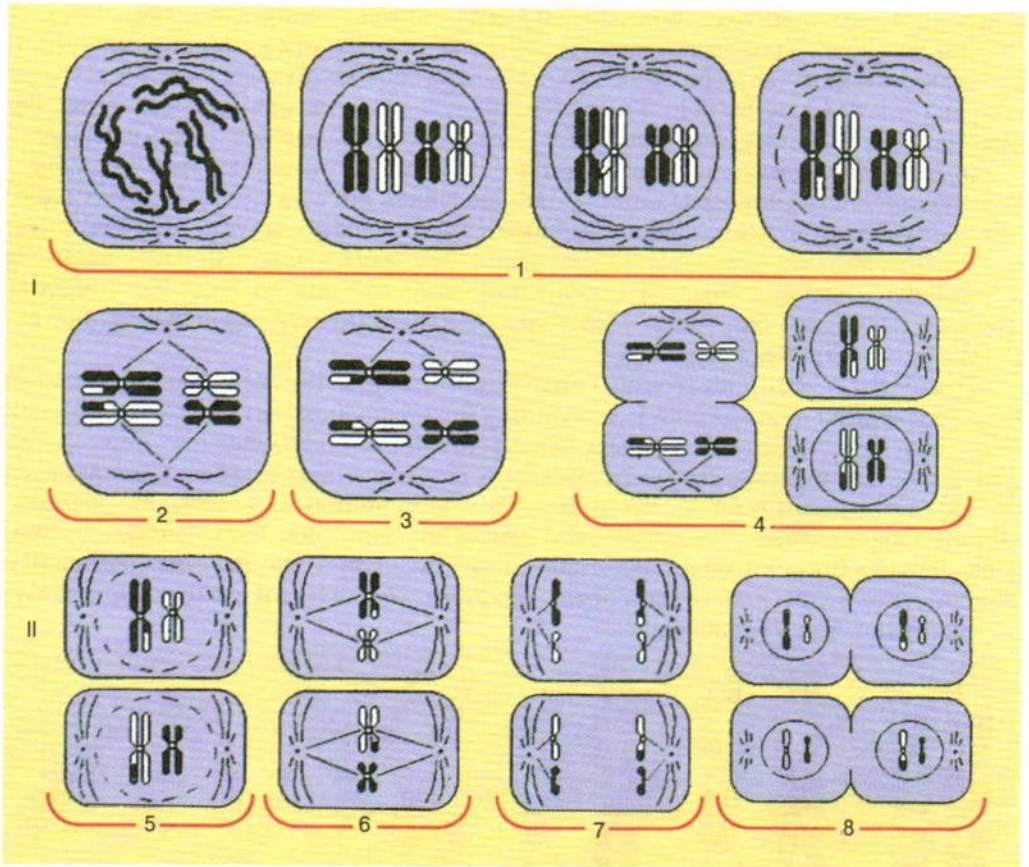


Рис. 158. Мейоз I (*1—4*): *1* — профаза I; *2* — метафаза I; *3* — анафаза I; *4* — телофаза I. Мейоз II (*5—8*): *5* — профаза II; *6* — метафаза II; *7* — анафаза II, *8* — телофаза II

Метафаза I. Гомологичные хромосомы попарно в виде бивалентов выстраиваются в экваториальной зоне клетки над плоскостью экватора и под ней. Образуется метафазная пластинка. Центромеры гомологичных хромосом соединяются с нитями веретена деления.

Анафаза I. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки. Это основное отличие мейоза от митоза. Таким образом, у каждого полюса оказывается только одна хромосома из пары, т. е. происходит уменьшение числа хромосом вдвое — *редукция*.

Телофаза I. Формируется ядерная оболочка и ядро. Хромосомы по-прежнему состоят из двух хроматид, но теперь они не идентичны друг другу вследствие произошедшего кроссинговера. Число хромосом и ДНК в каждом ядре равно соответственно n, $2c$.

Первое деление мейоза завершается цитокинезом — делится всё остальное содержимое клетки. В цитоплазме образуется перетяжка, и возникают две клетки с гаплоидным набором хромосом.

Образование двух клеток происходит не всегда. Иногда телофаза завершается только формированием двух гаплоидных ядер — кариокинезом.

Между первым и вторым делениями мейоза происходит *интеркинез* (от лат. *inter* — между). Он занимает очень короткий период (у животных), но может и вообще отсутствовать (у растений). В отличие от интерфазы в интеркинезе репликации ДНК не происходит, поэтому число хромосом и количество ДНК в клетках или ядрах остаются неизменными. Обе клетки или ядра после интеркинеза приступают ко второму делению мейоза.

Мейоз II полностью идентичен митозу и протекает в двух клетках (ядрах) синхронно. Здесь происходят два главных события: расхождение сестринских хроматид и образование гаплоидных клеток.

Профаза II. Хромосомы спирализуются, укорачиваются и утолщаются. Ядерная мембрана исчезает, образуется веретено деления. Эта стадия значительно короче профазы I. При отсутствии интеркинеза (у растений) профаза II в мейозе может вообще отсутствовать.

Метафаза II. Хромосомы выстраиваются в плоскости экватора. Нити веретена деления соединены с центромерами. В мейозе II веретено деления чаще образуется перпендикулярно веретену первого деления.

Анафаза II. Центромеры делятся. К полюсам клетки расходятся сестринские хроматиды, которые теперь становятся хромосомами. У каждого полюса собирается гаплоидный набор хромосом, где каждая хромосома состоит теперь из одной молекулы ДНК и, соответственно, из одной хроматиды.

Телофаза II. Хромосомы деспирализуются, становятся плохо различимыми. Нити веретена деления исчезают. Формируется ядерная мембрана. Далее происходит цитокинез, как и в митозе. Образуются 4 гаплоидных ядра или 4 гаплоидные клетки. Число хромосом и ДНК в каждом образовавшемся ядре или клетке равно соответственно n, c.

Биологический смысл мейоза заключается в образовании гаплоидных ядер или клеток, которые в ходе полового размножения сливаются, и в зиготе восстанавливается диплоидный набор. Этот процесс обеспечивает постоянный набор хромосом у вновь образующихся организмов при половом размножении.

Поведение хромосом в мейозе. Мейоз обеспечивает появление разнообразных по качеству генетической информации половых клеток — гамет. Это связано с особым поведением хромосом в мейозе (рис. 159).

1. В мейозе гомологичные хромосомы всегда попадают в разные гаметы. Так как они могут нести разные по качеству признаки, то образующиеся гаметы не идентичны по генному набору (рис. 159, *1*).

2. Негомологичные хромосомы расходятся в гаметы произвольно, независимо друг от друга. Это связано со случайным расположением бивалентов в мейозе I и их независимым расхождением в анафазе I. Следовательно,

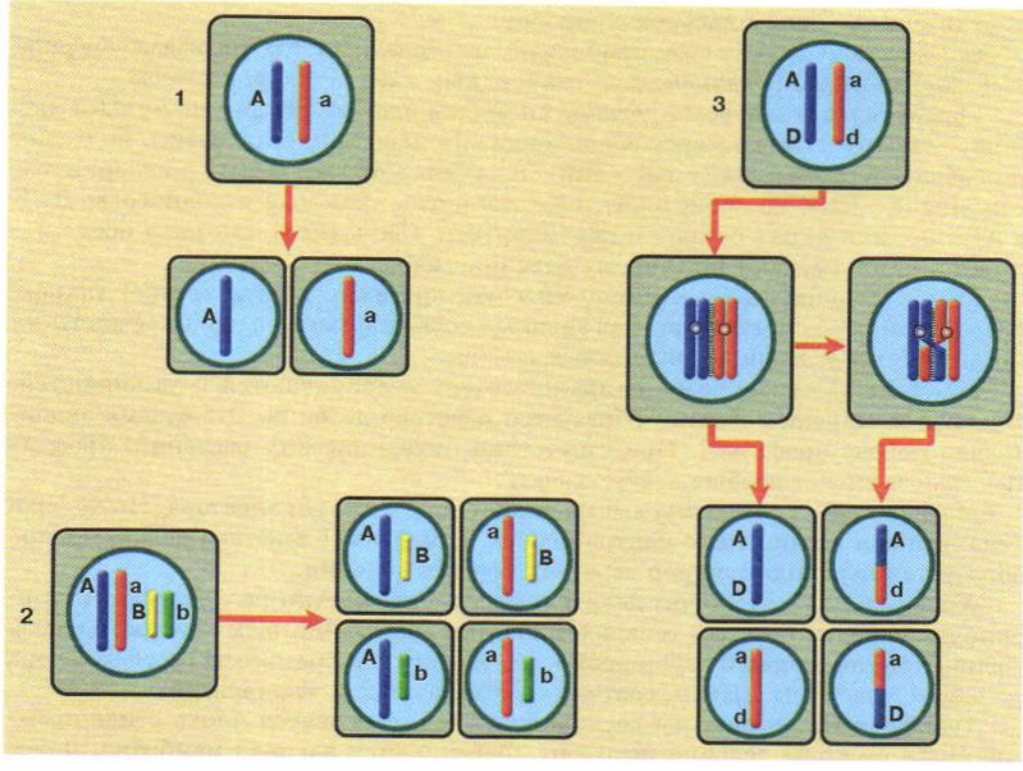


Рис. 159. Поведение хромосом в мейозе: *1* — распределение гомологичных хромосом; *2* — независимое распределение негомологичных хромосом; *3* — кроссинговер и нарушение сцепления генов

отцовские и материнские хромосомы распределяются в гаметах случайным образом. Этот процесс, называемый *независимым распределением*, приводит к увеличению числа типов гамет и является основой генетического разнообразия организмов, способных к половому размножению (рис. 159, *2*).

Число типов гамет у диплоидных организмов можно определить по формуле

$$N = 2^n,$$

где N — число типов гамет, n — число пар хромосом организма.

Например, кариотип у дрозофилы равен 8, число пар хромосом — 4:

$$N = 2^4 = 16.$$

У человека кариотип составляет 46 хромосом, число пар — 23.

$$N = 2^{23} = 8\ 388\ 608.$$

3. Конъюгация и кроссинговер способствуют рекомбинации генов: изменяется их сочетание в хромосомах, что приводит к увеличению разнообразия гамет. Если было бы возможно учесть все варианты кроссинговера, то число типов гамет (N) возросло бы в несколько раз (рис. 159, *3*).

Мейоз в жизненном цикле организмов. Мейоз в жизненном цикле организма (от одного полового размножения до другого) происходит один раз (рис. 160). У животных мейоз имеет место при образовании гамет из исходных материнских диплоидных клеток. У растений мейоз наблюдается при формировании

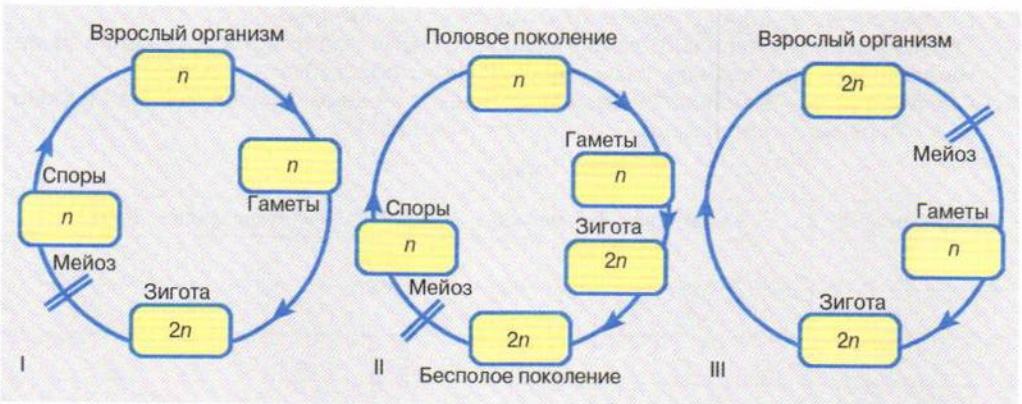


Рис. 160. Схема жизненных циклов организмов: I — жизненный цикл низших растений (водорослей) и грибов (мейоз происходит сразу после образования зиготы, взрослое поколение гаплоидное); II — жизненный цикл высших растений (мейоз имеет место перед спорообразованием, взрослый организм может быть как гаплоидным, так и диплоидным); III — жизненный цикл животных (мейоз происходит перед образованием гамет, зигота и взрослый организм диплоидные)

гаплоидных спор. Из таких спор в некоторых случаях может развиться гаплоидное поколение, у которого гаметы образуются уже в результате митоза. Но иногда у одноклеточных организмов, грибов, низших растений мейоз происходит сразу после образования зиготы, и в этом случае из гаплоидных клеток — спор — развивается взрослый гаплоидный организм.

Таким образом, цикл полового размножения всегда включает чередование гаплоидного и диплоидного поколения клеток. У многоклеточных животных и высших растений диплоидная фаза длительная. Она соответствует взрослому организму. Фаза гаплоидных клеток непродолжительна. Однако у некоторых организмов гаплоидная фаза соответствует взрослому состоянию, а диплоидной является только оплодотворённая яйцеклетка — зигота.

Мейоз, редукционное деление, биваленты, хромомеры, кроссинговер, лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез, редукция, интеркинез, независимое распределение.

Вопросы и задания

1. Какой тип деления клетки лежит в основе полового размножения? Какие клетки образуются в результате такого деления? Какое это имеет значение?
2. Опишите стадии мейоза. Как распределяются гомологичные и негомологичные хромосомы в мейозе? Какое значение это имеет для организмов?
3. В чём основное отличие мейоза от митоза? С чем это связано?
4. Объясните биологический смысл мейоза. Почему редукционное деление имеет место только при половом размножении? Ответ обоснуйте.
5. Сравните деление мейоза I и мейоза II. В чём основные отличия мейоза I и мейоза II? Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Мейоз

Стадии мейоза	Характеристика мейоза I	Характеристика мейоза II

6. Объясните, почему при мейозе происходит образование значительного числа типов гамет у организмов. Определите, сколько типов гамет образуют клетки с набором хромосом, содержащим гены *AaBbCc*, если все гены находятся в разных парах хромосом. Какие это типы гамет?
7. Как жизненные циклы организмов связаны с мейозом? Приведите примеры.

§ 41. Гаметогенез у животных

Рассмотрите рис. 161. Какие типы деления клеток имеют место при гаметогенезе? В чём отличие сперматогенеза от оогенеза?

Гаметогенез (от греч. *gamete* — жена, *gametes* — муж, *genesis* — возникновение) — процесс образования половых клеток. В основе гаметогенеза животных лежит мейоз. Образующиеся гаметы имеют гаплоидный набор хромосом, тогда как у взрослых организмов он диплоидный.

Половые железы. Гаметы формируются в половых железах (гонадах) или специализированных клетках. Первичные половые клетки развиваются у самцов в *семенниках* и у самок в *яичниках*.

Гаметогенез протекает последовательно, в три стадии, в соответствующих зонах гонад и заканчивается созреванием гамет (рис. 161).

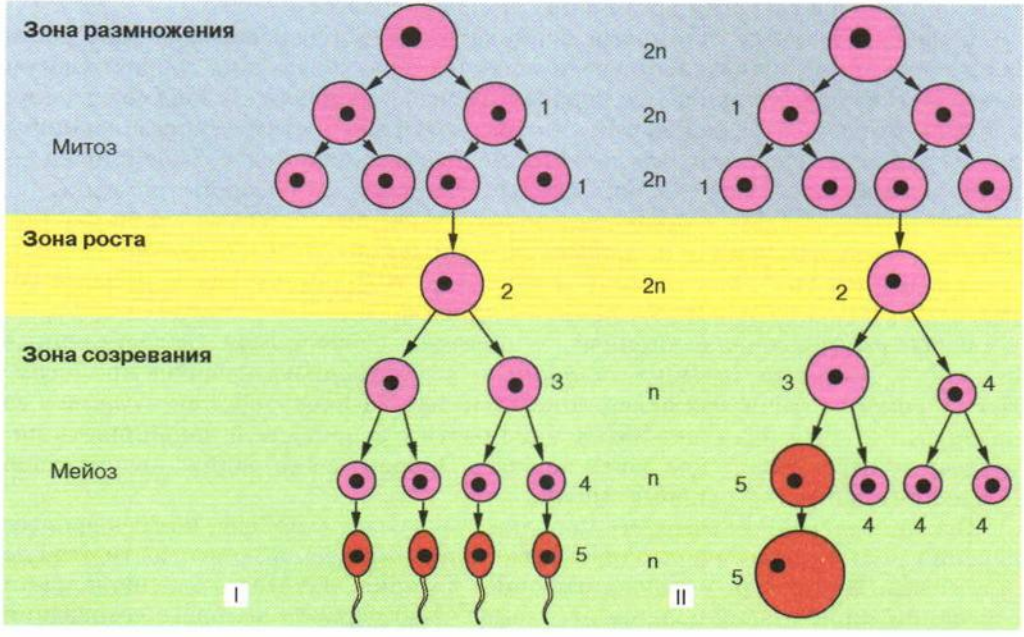


Рис. 161. Гаметогенез у животных. I — сперматогенез: *1* — сперматогонии, *2* — сперматоцит 1-го порядка, *3* — сперматоциты 2-го порядка, *4* — сперматиды, *5* — сперматозоиды; II — оогенез: *1* — оогонии, *2* — ооцит 1-го порядка, *3* — ооцит 2-го порядка, *4* — полярные, или направительные, тельца, *5* — яйцеклетка

Зона размножения. В ней содержатся первичные половые клетки с диплоидным набором хромосом. Клетки в этой зоне делятся митозом, что способствует значительному увеличению их количества. Период интенсивного деления первичных половых клеток митозом называют периодом размножения.

Зона роста. В следующей зоне половых желёз деления клеток не происходит. Клетки только растут и запасают питательные вещества. Это период роста. Он соответствует интерфазе перед мейотическим делением. Клетки этой зоны гонад имеют диплоидный набор хромосом.

Зона созревания. В этой зоне в результате мейоза формируются и созревают гаметы. Этот период называют периодом созревания.

Сперматогенез (от греч. *sperma* — семя и *genesis* — возникновение) — процесс образования мужских половых клеток — сперматозоидов.

В зоне размножения в сперматогенной ткани семенников в результате митоза образуются многочисленные первичные половые клетки — *сперматогонии* — с диплоидным набором хромосом. Закладка первичных клеток сперматогониев происходит в эмбриональном развитии; их интенсивное деление наблюдается только после достижения организмом половой зрелости.

С наступлением у организма периода полового созревания в зоне роста сперматогонии незначительно увеличиваются в размерах, и из каждой клетки развивается *сперматоцит 1-го порядка*, готовый к мейозу. В зоне созревания в результате первого деления мейоза образуются две клетки — *сперматоциты 2-го порядка*, а после второго деления мейоза развиваются четыре клетки — предшественники гамет — *сперматиды* с гаплоидным набором хромосом.

Все четыре клетки, одинаковые по величине, претерпевают сложную клеточную дифференцировку и превращаются в четыре *сперматозоида*.

Оогенез (от греч. *oon* — яйцо и *genesis* — возникновение) — процесс образования женских половых клеток — яйцеклеток.

В зоне размножения в оогенной ткани яичников находятся многочисленные первичные половые клетки — *оогонии* — с диплоидным набором хромосом. После ряда митотических делений каждый из них превращается в *ооцит 1-го порядка*, который начинает интенсивно расти в зоне роста и накапливать питательные вещества в виде зёрен желтка. Процесс роста ооцита значительно продолжительнее, чем сперматоцита.

В зоне созревания ооцит 1-го порядка приступает к мейозу, но весь процесс деления может длиться долго (несколько дней или лет), в зависимости от вида организма. Например, у млекопитающих деление, начатое в эмбриональном состоянии, приостанавливается на профазе I до периода полового созревания самки. Позже под влиянием половых гормонов мейоз возобновляется. После первого деления созревания образуются одна крупная клетка — *ооцит 2-го порядка*, куда переходят все питательные вещества, и одна мелкая клетка — первичное *полярное (направительное) тельце*, которое состоит фактически из ядра и небольшого количества цитоплазмы.

Второе деление созревания также ассиметрично. Из ооцита 2-го порядка образуются одна крупная клетка — *яйцеклетка*, в которой находятся все питательные вещества, и одно вторичное полярное (направительное) тельце. Из первичного полярного тельца образуются два мелких вторичных полярных тельца. У большинства позвоночных животных второе деление мейоза ооцита 2-го порядка приостанавливается на стадии метафазы II, а образование яйцеклетки завершается после оплодотворения.

Таким образом, при оогенезе из каждой исходной клетки оогония образуются одна крупная яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом и три полярных (направительных) тельца, которые редуцируются. Они служат только для равномерного распределения хромосом в мейозе.

Основные отличия оогенеза от сперматогенеза заключаются в следующем: 1) количество оогониев, вступивших в стадию созревания, закладывается на этапе эмбрионального развития, а сперматогонии начинают активно делиться при наступлении половой зрелости, и этот процесс идёт непрерывно; 2) в процессе сперматогенеза образуются четыре гаметы, а в процессе оогенеза — только одна; 3) окончательно процесс оогенеза завершается только после оплодотворения. Большое число сперматозоидов повышает вероятность оплодотворения, а питательные вещества крупной яйцеклетки обеспечивают развитие будущего зародыша.

Строение половых клеток. У большинства видов организмов мужские и женские гаметы отличаются друг от друга (рис. 162).

Сперматозоиды были открыты в 1677 г. А. Левенгуком. Это небольшие подвижные клетки, состоящие из головки, шейки и жгутика (хвоста). В головке находится ядро с гаплоидным набором хромосом. На заострённом конце головки располагается пузырёк — *акросома* — с ферментами, способными разрушать оболочку яйцеклетки. Акросома является производным аппарата Гольджи. Когда

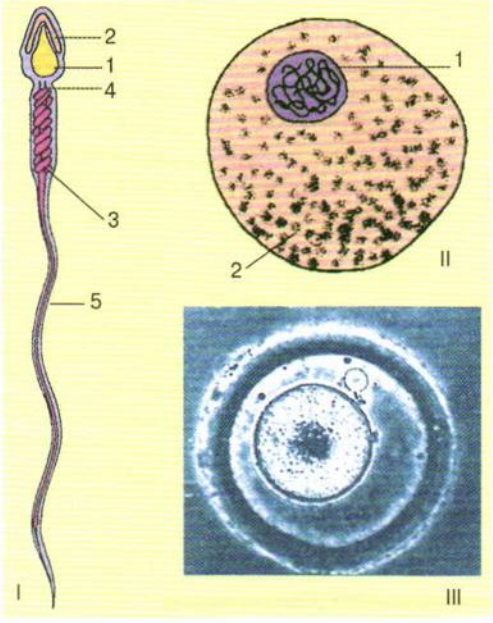


Рис. 162. Строение сперматозоида млекопитающего (I): *1* — ядро; *2* — акросома; *3* — митохондрии; *4* — центриоли; *5* — жгутик (хвост). Строение яйцеклетки млекопитающего (II): *1* — ядро; *2* — желточные зёрна. Микрофотография (III): крупная яйцеклетка, сверху маленькое полярное тельце

головка соприкасается с яйцеклеткой, содержимое акросомы освобождается и растворяет её оболочку. В шейке располагаются центриоли и многочисленные митохондрии, обеспечивающие энергией движение сперматозоида. Жгутик служит для осуществления движения сперматозоида и по строению сходен со жгутиком простейших. Все образующиеся при сперматогенезе сперматозоиды имеют одинаковые размеры. В них находится минимальное количество органоидов: ядро, митохондрии, центриоли и ферментный пузырёк — акросома. При оплодотворении центриоли вместе с ядром проникают в яйцеклетку и обеспечивают образование первого веретена деления у зиготы. Гормон, обеспечивающий сперматогенез у млекопитающих, называют тестостероном. Он вырабатывается половыми железами.

Яйцеклетка была открыта в 1827 г. русским учёным Карлом Максимовичем Бэром. Она представляет собой округлую, крупную, неподвижную клетку, содержащую ядро, все органоиды и много питательного вещества в виде желтка. Оогенез у млекопитающих происходит под контролем гормона прогестерона. Яйцеклетка у любого вида животных всегда значительно крупнее сперматозоида. Размеры яйцеклетки зависят от особенностей развития организма: длительность эмбриогенеза, развития в организме матери или вне его. Питательные вещества яйцеклетки обеспечивают развитие зародыша на начальной стадии (у млекопитающих, рыб, амфибий) или на всём протяжении эмбриогенеза (у птиц, рептилий).

Гаметогенез: сперматогенез, оогенез; семенники; яичники; зоны размножения, роста, созревания; сперматогонии; сперматоциты 1-го порядка; сперматоциты 2-го порядка; сперматиды; сперматозоиды; оогонии; ооцит 1-го порядка; ооцит 2-го порядка; полярные (направительные) тельца; яйцеклетка; акросома.

Вопросы и задания

1. Что такое гаметогенез? Какой способ деления лежит в его основе?
2. Назовите клетки, последовательно образующиеся в каждой зоне гаметогенеза. Определите число хромосом (*n*) и количество ДНК (*c*) в каждой из клеток, образованных на разных стадиях гаметогенеза.
3. При каком типе гаметогенеза клетка делится несимметрично? В чём биологический смысл таких различий?
4. Какую роль выполняют полярные (направительные) тельца?
5. Назовите основные отличия оогенеза от сперматогенеза. В чём заключается биологический смысл образования большого числа сперматозоидов при сперматогенезе?
6. Сравните строение яйцеклетки и сперматозоида (см. рис. 162). Объясните, почему они так различны по строению и величине.

Дополнительная информация

Размеры яйцеклеток различны у разных видов животных. Эти данные представлены в таблице 7.

Таблица 7

Размеры яйцеклеток

Организмы	Размеры яйцеклетки (в мм)
Аскарида	0,04
Моллюски, иглокожие	1,4
Лососевые рыбы	6—9
Лягушка	1,5
Крокодил	50
Курица	30
Страус	80
Кошка	0,13
Корова	0,15
Человек	0,10

Из данных таблицы видно, что размеры яйцеклеток у млекопитающих составляют в среднем десятые доли миллиметра, у амфибий и рыб — в пределах одного сантиметра, а у рептилий и птиц достигают нескольких сантиметров. В отличие от яйцеклеток сперматозоиды значительно меньше. У млекопитающих их размеры варьируются от 0,001 до 0,008 мм (длина головки).

§ 42. Оплодотворение и эмбриональное развитие животных

Рассмотрите рис. 163. Какие особенности строения сперматозоида и яйцеклетки обеспечивают процесс оплодотворения?

Оплодотворение — процесс слияния ядер мужской и женской половых клеток, в результате которого образуется зигота. *Зигота* (от греч. *zygon* — пара) — это оплодотворённая яйцеклетка, имеющая диплоидный набор хромосом. Из неё развивается зародыш, который даёт начало новому организму.

Оплодотворение. Процесс оплодотворения начинается с проникновения сперматозоида в яйцеклетку. При контакте сперматозоида с оболочкой яйцеклетки содержимое акросомы путём экзоцитоза выводится на поверхность этой оболочки. Под действием гидролитических ферментов происходит *акросомная реакция* — оболочка яйцеклетки в месте контакта со сперматозои-

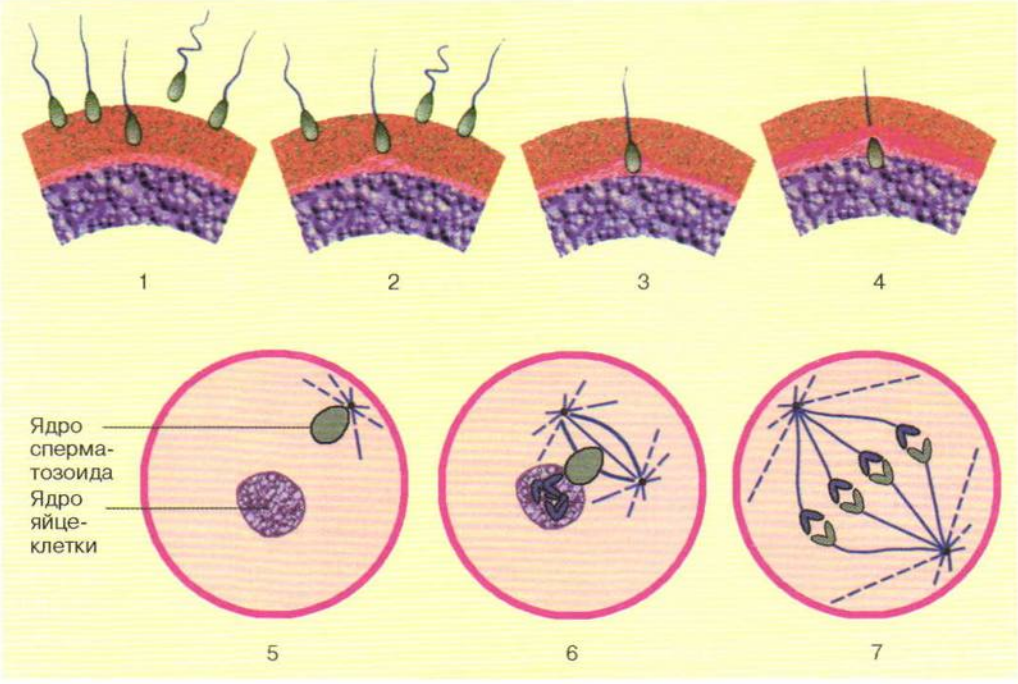


Рис. 163. Последовательность стадий оплодотворения:
1—4 — проникновение сперматозоида через оболочку яйцеклетки; *5—7* — слияние ядер сперматозоида и яйцеклетки и начало дробления зиготы

дом растворяется, а специальные белки обеспечивают проникновение головки сперматозоида внутрь яйцеклетки (рис. 163).

Далее синхронно происходит ряд процессов. Сперматозоид как бы запускает программу развития, заложенную в яйце. Во-первых, оболочка яйцеклетки становится непроницаемой для остальных сперматозоидов. Во-вторых, в яйцеклетке начинается усиленный синтез белков, которые обеспечивают дальнейшее дробление зиготы. Далее происходит репликация ДНК двух ядер. Гаплоидные ядра увеличиваются в размерах и превращаются в *пронуклеусы* (от лат. *pro* — перед и *nucleus* — ядро). В результате слияния пронуклеусов формируется диплоидное ядро зиготы, которое проходит стадии анафазы и телофазы и готово к дальнейшему делению. Вместе с пронуклеусами в яйцо попадают и центриоли сперматозоида, которые обеспечивают образование веретена деления для первого дробления зиготы.

Существует два способа оплодотворения: наружный и внутренний. При наружном оплодотворении самка вымётывает яйцеклетки (икру), а самец —

сперму во внешнюю среду, где и происходит оплодотворение. Такой способ характерен для водных обитателей (морских ежей, рыб, земноводных и др.).

При внутреннем оплодотворении слияние гамет происходит в половых путях самки, например у наземных и некоторых водных обитателей (червей, насекомых, рептилий, птиц, млекопитающих).

Оплодотворённое яйцо далее может развиваться в теле самки, как у млекопитающих, либо во внешней среде, как у многих других животных. В последнем случае яйца покрываются специальными оболочками или скорлупой и самка (насекомых, моллюсков, рептилий, птиц и др.) откладывает их в наиболее безопасное место, где происходит их дальнейшее развитие.

Биологическое значение оплодотворения состоит в том, что при слиянии гамет восстанавливается диплоидный набор хромосом, а новый организм несёт наследственную информацию и признаки обоих родителей.

Партеногенез. Разновидность полового размножения, когда развитие взрослой особи происходит из неоплодотворённого яйца, называют *партеногенезом* (от греч. *parthenos* — девственница и *genesis* — возникновение).

Партеногенез встречается у низших ракообразных (дафний), насекомых (пчёл, тлей), у некоторых птиц (индюшек) и чаще всего чередуется в жизненном цикле с обычным половым размножением. Из неоплодотворённых яйцеклеток с гаплоидным набором хромосом начинают развиваться клетки, у которых в процессе митоза расхождения хромосом не происходит и диплоидный набор восстанавливается. Партеногенез может идти как при благоприятных условиях (у тлей, дафний развиваются самки), так и при неблагоприятных условиях (осенью из неоплодотворённых яиц развиваются самцы). У пчёл из неоплодотворённых яиц развиваются самцы (трутни), а из оплодотворённых — самки (матки) и рабочие пчёлы (рис. 164).

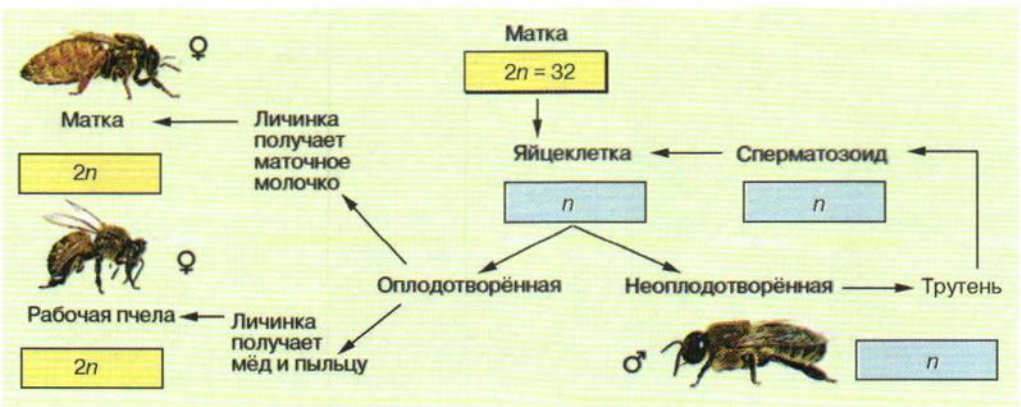


Рис. 164. Партеногенез и обычное половое размножение у медоносной пчелы

Партеногенез можно вызвать искусственно воздействием какого-либо фактора внешней среды, например высокой температуры, на яйцеклетку.

Эмбриогенез. Эмбриональное развитие — *эмбриогенез* (от греч. *embryon* — зародыш и *genesis* — возникновение) — начинается с момента оплодотворения и образования зиготы и заканчивается рождением организма или выходом его из яйца. Эмбриогенез у животных протекает в несколько этапов.

Дробление. После слияния ядер двух гамет и образования зиготы начинается развитие зародыша. Первую стадию развития называют дроблением. Яйцо путём митоза начинает делиться на две, затем на четыре части, причём вторая борозда дробления проходит перпендикулярно первой. Образуются четыре клетки, которые называют *бластомерами.* В результате последующих дроблений образуются 8, 16, 32 бластомера и т. д. Дробление отличается от обычного митоза тем, что клетки практически не увеличиваются в размерах, не растут. Процесс происходит очень быстро. Например, за 4 ч от момента оплодотворения из одной клетки зиготы образуется 64 бластомера. Интерфаза между делениями очень короткая и состоит только из синтетического периода (*S*) — репликации ДНК. Пресинтетический период (G_1) отсутствует, т. е. синтез белка не происходит, дробящийся эмбрион живёт за счёт веществ, накопленных в яйце. Общая масса эмбриона при этом не меняется.

Характер дробления зависит от количества питательных веществ и их распределения в яйце. Дробление может быть либо равномерным, т. е. полным,

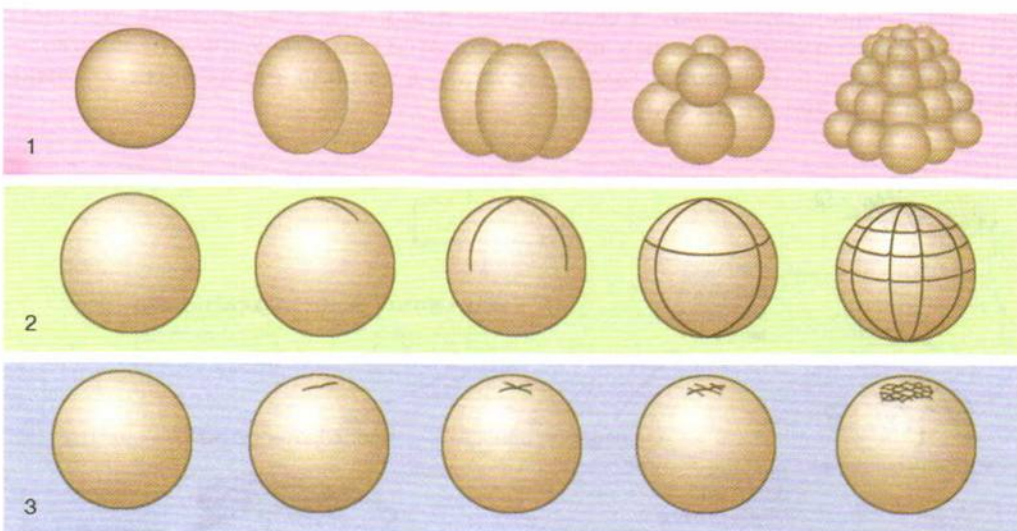


Рис. 165. Начальные стадии дробления яйца: *1* — у ланцетника; *2* — у лягушки; *3* — у птицы

когда яйцо полностью делится на бластомеры (у ланцетника, иглокожих, земноводных и др.), либо неполным, когда желтка в яйце много и дробится только верхний диск яйца (у рыб, рептилий, птиц) (рис. 165).

Стадия бластулы. Дробление заканчивается образованием бластулы. *Бластула* (от греч. *blastos* — росток) — это однослойный зародышевый пузырёк с полостью внутри, которую называют бластоцелью (рис. 166, I).

Стадия гаструлы. После образования бластулы наступает вторая стадия развития зародыша — *гаструла* (от греч. *gaster* — желудок). Гаструляция начинается с впячивания нижних клеток бластулы внутрь полости. В результате

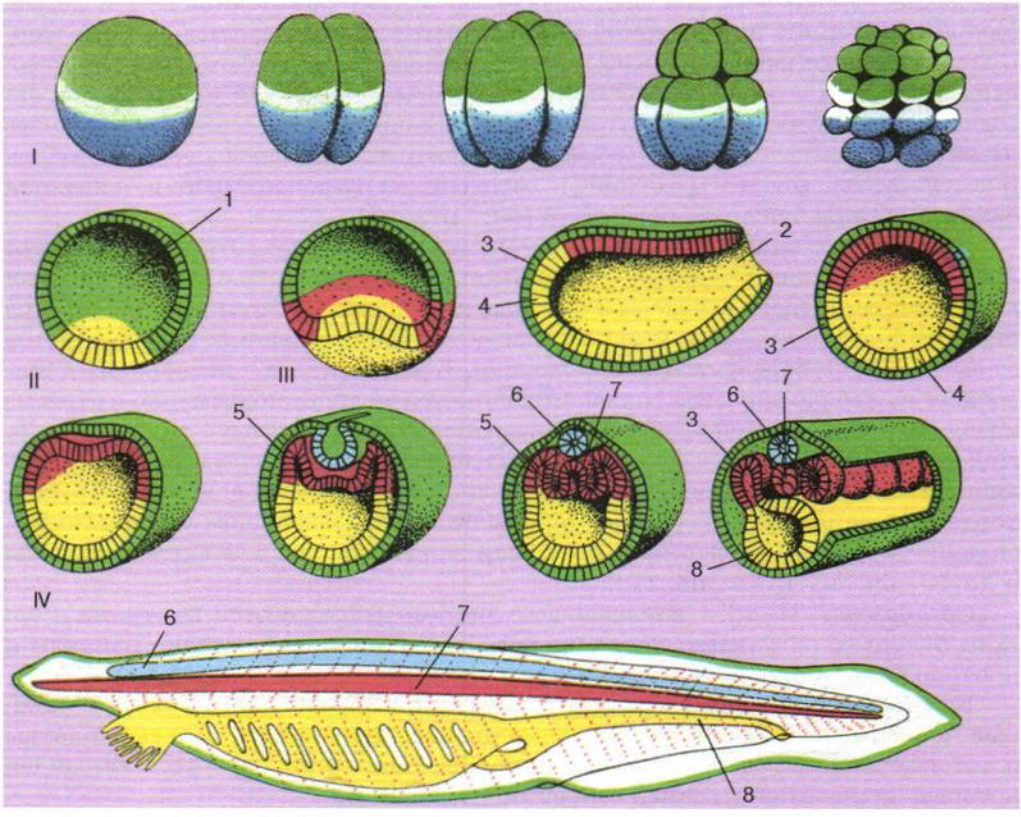


Рис. 166. Стадии развития зародыша (на примере ланцетника): I — дробление; II — бластула; III — гаструляция и гаструла; IV — нейрула и органогенез; *1* — бластоцель, *2* — бластопор, *3* — эктодерма, *4* — энтодерма, *5* — мезодерма, *6* — нервная трубка, *7* — хорда, *8* — кишечная трубка

образуются два слоя клеток и развивается полость с отверстием — бластопором. Полость гаструлы — гастральная полость — в дальнейшем превращается в кишечную трубку. Гаструла — это двухслойный зародышевый мешок, внешний слой клеток которого называется наружным зародышевым листком, *эктодермой*, а внутренний слой — внутренним листком, *энтодермой* (рис. 166, II). На стадии двух зародышевых листков заканчивается развитие у губок и кишечнополостных. У остальных животных далее идёт формирование третьего, промежуточного зародышевого листка — *мезодермы*.

Стадия нейрулы. Следующую за гаструлой стадию называют *нейрулой*. Вслед за гаструляцией происходит миграция клеток со стороны нижней части зародыша. Эти клетки далее дают начало ещё одному слою клеток — мезодерме. Между эктодермой и энтодермой закладывается третий зародышевый листок. С двух сторон от первичной кишки — гастроцеля — образуются клетки мезодермы, один слой которой граничит с энтодермой, а другой примыкает к эктодерме. Между ними формируется вторичная полость — *целом*. Последующее развитие зародыша связано с взаимодействием этих трёх зародышевых листков. В результате образуется трёхслойный зародыш, из клеток которого развиваются ткани и органы будущего организма (рис. 166, III).

Дальнейшее эмбриональное развитие животных рассмотрим на примере представителя типа Хордовые — ланцетника. Одновременно с закладкой мезодермы верхняя часть эктодермы утолщается и передвигается внутрь, образуя нервную пластинку. Края нервной пластинки сворачиваются, она отделяется от эктодермы и образует *нервную трубку*. В дальнейшем у позвоночных животных из неё развивается головной и спинной мозг. Одновременно с этим из мезодермы под нервной трубкой формируется ещё один осевой орган — *хорда*. Под хордой располагается *кишечная трубка*. Так в конце стадии нейрулы в эмбриогенезе животных образуется *осевой комплекс органов*: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. По обе стороны от осевого комплекса располагаются большие участки мезодермы, из которой далее развиваются скелет, мышцы и другие органы (рис. 166, IV).

Органогенез. Из трёх зародышевых листков формируются все ткани и органы будущего организма. Закладка органов начинается на стадии нейрулы и продолжается в процессе *органогенеза*.

Из эктодермы развиваются эпителиальная и нервная ткани, а далее — кожные покровы — эпидермис кожи и его производные (ногти, волосы, сальные и потовые железы, эмаль зубов), нервная система, органы чувств, а также некоторые из желёз внутренней секреции.

Из энтодермы формируется эпителиальная ткань, выстилающая органы пищеварительной, дыхательной (альвеолы), мочевыделительной и половой систем, а также пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа). Внутренние слизистые покровы также образованы энтодермой. Таким образом, все виды эпителиальной ткани развиваются из эктодермы и энтодермы.

Из мезодермы образуется мышечная ткань и все виды соединительной ткани, в том числе кровь, лимфа и тканевая жидкость. Из хорды впоследствии формируется хрящевой и костный скелет, а из боковых участков мезодермы — мышцы, кровеносные сосуды, сердце, почки, органы половой системы.

Железы внутренней секреции имеют различное происхождение: одни из них развиваются из нервной трубки (гипофиз, эпифиз), другие — непосредственно из эктодермы (щитовидная железа). Из мезодермы формируются надпочечники и половые железы — семенники и яичники.

Оплодотворение; зигота; акросомная реакция; пронуклеус; партеногенез; эмбриогенез; стадии эмбриогенеза: дробление, бластула, гаструла, нейрула, органогенез; зародышевые листки: эктодерма, энтодерма, мезодерма; целом; осевой комплекс органов: нервная трубка, хорда, кишечная трубка.

Вопросы и задания

1. Опишите процесс оплодотворения. В чём преимущества внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным? Приведите примеры.
2. Сравните разные типы дробления яиц, представленных на рис. 165. Объясните отличия в дроблении у разных организмов. Чем это обусловлено?
3. Как называют клетки, образующиеся в результате дробления? В чём отличие дробления от обычного деления митоза?
4. Назовите основные стадии развития зародыша у хордовых животных. На какой стадии происходит дифференцировка клеток?
5. У рыб, амфибий, рептилий, птиц очень крупные яйцеклетки. У млекопитающих они значительно меньше. С чем это связано?

Дополнительная информация

Процесс развития организма из яйца определяется кариотипом — набором хромосом и генов данного организма. Все клетки зародыша развиваются из одной исходной клетки — зиготы, они имеют одинаковые набор хромосом и генетическую информацию. Однако в разных зародышевых листках функционируют разные сочетания генов, что приводит к формированию различных тканей и органов. Таким образом, в ходе развития генотип организма постоянен во всех клетках, но меняется активность разных его генов — *экспрессия*.

Для исследования этого процесса был проведён опыт по пересадке ядра кожи лягушки в неоплодотворённое яйцо, в котором предварительно было разрушено собственное ядро. Специальным уколом микропипеткой яйцеклетка стимулировалась к развитию. Из яйцеклетки с пересаженным диплоидным ядром развилась нормальная бластула, затем гаструла и далее головастик. Результат эксперимента доказал, что постоянство набора генов сохраняется во всех клетках, а их специализация в процессе развития есть результат действия специальных факторов.

Дифференцировка клеток происходит не сразу, а на определённом этапе эмбриогенеза. Установлено, что на стадии 4—16 бластомеров (в зависимости от вида животных) каждая клетка может развиться в нормальный организм. Далее эта способность постепенно утрачивается. У кролика равнонаследственность сохраняется на стадии 4 бластомеров, у тритона — 16 бластомеров, у человека — на стадии 4, реже 6 бластомеров, что подтверждается рождением 4, редко 6 однояйцевых близнецов. Далее бластомеры теряют свойство равнонаследственности и дифференцируются. Регуляция деятельности генов происходит на молекулярном уровне за счёт регуляторных белков. Из цитоплазмы в ядро поступают специфические вещества — гормоны, которые действуют на регуляторные белки и тем самым активизируют или подавляют активность соответствующих генов.

Рис. 167. Эмбриональная индукция. Пересадка хордомезодермального зачатка в начале гаструляции на нижнюю часть зародыша: *1* — гаструла, из которой берут кусочек зачатка; *2* — место пересадки зачатка; *3* — вид основного и индуцированного зародыша на ранней стадии; *4* — вид двух развившихся зародышей на более поздней стадии

В процессе развития специализация клеток является результатом взаимодействия ядра и цитоплазмы, а также соседних клеток. Группу клеток, стимулирующих развитие органов и тканей зародыша, немецкий эмбриолог Ганс Шпеман, открывший в 1901 г. это явление, назвал *зародышевым индуктором*, или *организатором*, а само явление стимуляции — *эмбриональной индукцией* (от лат. *inductio* — побуждение). Так, организатором, направляющим развитие нервной трубки, являются клетки мезодермы и хорда. Клетки хордомезодермального зачатка выделяют специальные вещества, которые действуют на эктодерму и побуждают развитие нервной трубки. Если часть эктодермы на стадии ранней гаструлы пересадить с верхней спинной стороны вниз на брюшную, то из неё разовьётся кожа живота. Если же, наоборот, пересадить нижнюю часть эктодермы на верхнюю сторону, то из неё разовьётся нервная пластинка. Эксперименты по пересадке различных частей зародыша позволили определить роль каждой части в эмбриональной индукции (рис. 167).

Изучение эмбриогенеза животных позволило установить, что в развитии зародыша имеются критические периоды, когда может произойти нарушение нормального развития. Такими периодами являются середина дробления, начало гаструляции, формирование комплекса

осевых органов. В это время зародыш животных особенно чувствителен к недостатку кислорода, температурным перепадам, механическому воздействию. Критические периоды совпадают с дифференцировкой тканей и органов. Чем лучше защищено яйцо, тем менее оно подвержено внешним воздействиям. Например, гибель икринок рыб в несколько раз выше, чем зародышей в яйцах птиц. У млекопитающих развитие эмбриона происходит в теле матери, поэтому вероятность гибели зародышей значительно меньше, чем у птиц.

На внутриутробное развитие плода человека оказывают влияние условия жизни матери. Неблагоприятному воздействию могут подвергнуться ооциты 1-го порядка ещё до наступления беременности. Известно, что эти клетки закладываются в эмбриональном развитии и далее периодически созревают в течение всего детородного периода женщины. Но чем старше женщина, тем старее и ооциты, а значит, они более подвержены изменению под действием различных факторов, вероятность возникновения какой-либо аномалии в них повышена. Статистика свидетельствует, что чем старше женщина, тем выше вероятность рождения ребёнка с аномалиями. Отрицательное воздействие на развитие эмбриона оказывают также различные заболевания вирусного характера, применение некоторых медикаментов (антибиотиков, гормональных препаратов), наркотические вещества, алкоголь. Мощным фактором, вызывающим аномалии развития эмбриона, являются рентгеновские лучи и другие ионизирующие излучения.

§ 43. Рост и развитие животных

Рассмотрите рис. 168. Из каких стадий состоит прямое и непрямое развитие животных? Какой тип развития имеет преимущество?

Рост организма определяют как увеличение его размеров и массы. У одноклеточных рост ограничен соотношением поверхности и объёма клетки. У многоклеточных организмов рост начинается с одной клетки, от которой в процессе индивидуального развития — *онтогенеза* (от греч. *ontos* — сущее и *genesis* — возникновение) — образуются другие клетки, ткани и органы.

Термин онтогенез ввёл в науку в 1866 г. немецкий учёный Эрнст Геккель. В онтогенезе организм проходит следующие стадии развития: образуется в результате оплодотворения, рождается, растёт, развивается, размножается, стареет и умирает. Онтогенез складывается из двух периодов: эмбрионального и постэмбрионального. Первый период онтогенеза был рассмотрен в предыдущем параграфе. Второй период начинается сразу после выхода организма из яйца, т. е. после его рождения.

Постэмбриональный период. *Постэмбриональное развитие* у животных бывает двух типов: прямое и непрямое (рис. 168).

Прямое развитие происходит без превращений, при этом родившийся организм имеет сходство со взрослой особью и отличается размерами, пропорциями тела и недоразвитием ряда органов. Такое развитие имеет место у птиц, млекопитающих, пресмыкающихся, ракообразных и др. (рис. 168, *1*).

Непрямое развитие протекает с *метаморфозом* (от греч. *metamorphosis* — превращение), т. е. с превращением во взрослую особь. В этом случае родившийся организм — *личинка* — непохож на взрослую особь. Личинка приспособлена к активному питанию, передвижению, росту и развитию, но не способна к размножению (за редким исключением).

Например, у лягушки личиночная стадия — головастик — после выхода из яйца по внешнему и внутреннему строению напоминает малька рыбы. У головастика отсутствуют конечности, имеются жабры вместо лёгких, хвост, при помощи которого он активно плавает в воде. Спустя некоторое время у головастика формируются конечности, развиваются лёгкие, зарастают жаберные щели и исчезает хвост. Через два месяца после выхода из яйца головастик превращается во взрослую лягушку (рис. 168, *2*).

У некоторых насекомых развитие также протекает с превращением. Например, бабочки проходят целый ряд стадий развития (*полный метамор-*

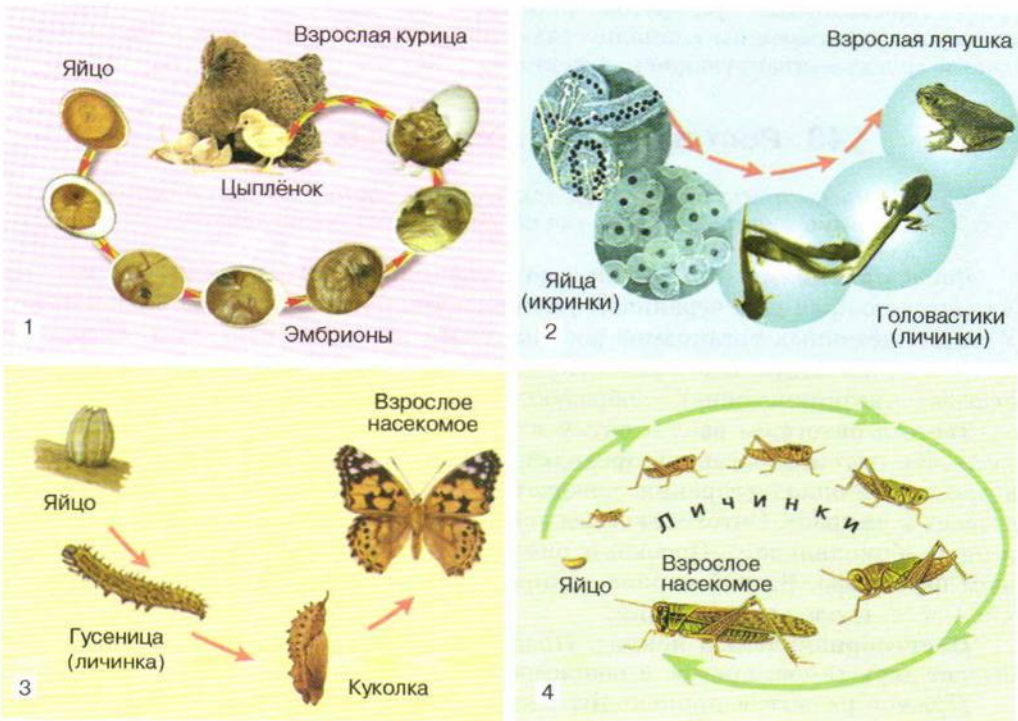


Рис. 168. Типы постэмбрионального развития: *1* — прямое развитие (птицы); *2—4* — непрямое развитие с метаморфозом (земноводные, бабочки, саранчовые)

фоз). Из яйца вылупляется гусеница, которая по внешнему виду похожа на кольчатого червя (рис. 168, *3*). Она много ест и быстро растёт, затем превращается в куколку (неподвижная стадия), которая не питается, а только развивается и превращается во взрослое насекомое. Через некоторое время из куколки выходит бабочка. Пища и способ питания у личинки и взрослого насекомого отличаются. Гусеница питается листьями и имеет грызущий ротовой аппарат, а у бабочки сосущий ротовой аппарат, и питается она нектаром цветков. Некоторые виды бабочек вообще не питаются и сразу приступают к размножению. Другие насекомые, например саранчовые, также развиваются с превращением, но стадия куколки отсутствует (*неполный метаморфоз*). В этом случае личинка отличается от взрослого насекомого размерами и отсутствием ряда органов (рис. 168, *4*).

Превращение личинки во взрослую особь связано с продуцированием гормонов. Например, для превращения головастика в лягушку необходим гормон щитовидной железы. У некоторых организмов личиночный период затягивается на всю жизнь, и на этой стадии они могут приступить к размножению. Например, личинка земноводного амбистомы — аксолотль — при недостатке гормона щитовидной железы не превращается во взрослую особь, но способна размножаться. При добавлении в воду гормона тироксина развитие происходит до конца и аксолотль превращается в амбистому.

Биологический смысл метаморфоза заключается в том, что личинки и взрослые особи питаются разной пищей, приспособлены к разным условиям жизни. Это устраняет конкуренцию между ними за ресурсы среды, способствует лучшему выживанию молоди и вида в целом.

Рост. По характеру роста всех многоклеточных животных можно разделить на две группы — с неограниченным и ограниченным ростом. Животные с *неограниченным ростом* (моллюски, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся) растут в течение всей жизни. Животные с *ограниченным ростом* (насекомые, птицы, млекопитающие) растут на определённом этапе своего развития. Рост обусловлен делением клеток различных тканей, за исключением тех, которые утратили способность к размножению (эритроциты, нейроны коры головного мозга). Некоторые животные, например рыбы, в процессе роста увеличивают размеры своего тела, сохраняя при этом пропорции, у других отдельные органы могут расти быстрее, чем всё остальное тело (рис. 169). Например, непропорциональный рост характерен для человека, что хорошо заметно по соотношению размеров головы и остальных частей тела. У новорождённого это соотношение составляет 1 : 4, в то время как у взрослого человека — 1 : 8.

На рост животных существенно влияют питание, температура, влажность воздуха (для наземных животных), солёность воды (для водных животных) и другие факторы среды. Регуляция роста осуществляется с помощью гормонов гипофиза, щитовидной и половых желёз. Так, вырабатываемый гипофизом гормон роста — соматотропин — влияет на рост костей в длину. При недо-

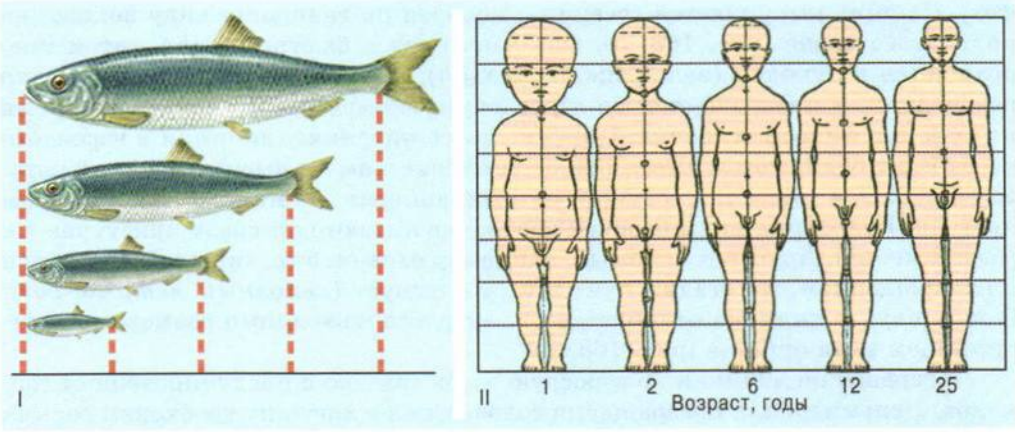


Рис. 169. Рост организмов: I — пропорциональный (рыба); II — непропорциональный (человек)

статочном количестве этого гормона у взрослого человека развивается карликовость, а при избытке — гигантизм.

После интенсивного периода роста организм вступает в стадию зрелости, для которой характерно изменение физиологических процессов в организме. Этот период связан с деторождением.

Старение и смерть. Процесс индивидуального развития организма заканчивается старением и смертью. *Старение* — это общебиологическая закономерность, свойственная всем организмам. В процессе старения изменяются органы, нарушается их структура и функции. Существуют несколько теорий старения. Одну из первых теорий предложил отечественный учёный Илья Ильич Мечников (1845—1916). Согласно ей старение связано с усилением процессов интоксикации, самоотравления организма в результате накопления в нём продуктов обмена веществ (в частности, азотистого обмена). Ядовитые продукты жизнедеятельности организма поражают клетки его печени, мозга, которые перестают нормально функционировать.

Многие современные теории предполагают, что старение является следствием изменений в генетическом аппарате клеток, которые приводят к снижению активности процессов биосинтеза белков. Существенным фактором изменения генетической активности является ослабление активности ферментов и белков-регуляторов. Восстановление повреждённых участков ДНК идёт медленнее, накапливаются вредные мутации, которые проявляются в структурах РНК и белков. У человека процессы старения обусловлены и влиянием социальной среды. Наука, занимающаяся проблемами старения человека, называется *геронтологией* (от греч. *gerontos* — старик и *logos* — учение).

Старение — это неизбежный этап развития организма. Далее наступает *смерть*, которая является необходимым условием для продолжения существования биологического вида и эволюции жизни на Земле.

Онтогенез; постэмбриональное развитие: прямое, непрямое; развитие с превращением (метаморфозом); метаморфоз: полный, неполный; личинка; рост: неограниченный, ограниченный; старение; смерть; геронтология.

Вопросы и задания

1. Какие типы постэмбрионального развития у животных вам известны?
2. В чём разница между прямым и непрямым постэмбриональным развитием?
3. Охарактеризуйте стадии развития насекомых с полным и неполным превращением (см. рис. 168, *3*, *4*). Приведите примеры животных с такими типами развития.
4. У каких позвоночных животных размножение может наступать на личиночной стадии? Какое это имеет значение для жизненных циклов организмов?
5. Объясните, в чём заключается биологический смысл развития с метаморфозом.
6. Выясните, какие существуют современные теории старения организмов.

Дополнительная информация

Таблица 8

Продолжительность жизни некоторых организмов

Организмы	Продолжительность жизни	Организмы	Продолжительность жизни
Бактерии	1—40 ч	Горох	1 год
Медуза	2—3 мес.	Морковь	2 года
Аскарида	5 лет	Плаун	7 лет
Беззубка	9 лет	Черника	25 лет
Дождевой червь	10 лет	Цикламен	60 лет
Бычий цепень	35 лет	Берёза	120 лет
Речной рак	20—30 лет	Осина	150 лет
Щука	60—70 лет	Груша	300 лет
Саламандра	40—50 лет	Шиповник	400 лет
Крокодил	50—60 лет	Ель	500 лет
Сова	60—70 лет	Каштан	700 лет
Гриф	118 лет	Самшит	1100 лет
Собака	15—20 лет	Дуб	1300 лет
Слон	70 лет	Тис	1800 лет
Человек	80—90 лет	Секвойя	4000 лет

§ 44. Размножение и развитие растений

Рассмотрите рис. 170—172, 175. Какие способы деления клеток характерны для разных стадий жизненных циклов растений? Какое поколение растений имеет гаплоидный, а какое — диплоидный набор хромосом?

Размножение и развитие растений в онтогенезе протекает несколько иначе, чем у животных. При этом мейоз имеет место не на стадии образования гамет, а на стадии образования спор. Кроме того, у растений наблюдается чередование поколений с диплоидным и гаплоидным набором хромосом.

Гаметофит и спорофит. В жизненных циклах растений поколение с гаплоидным набором хромосом называют *гаметофитом* (от греч. *gamete* — жена, *gametes* — муж и *phyton* — растение). На гаметофите в процессе митоза образуются гаметы. Поколение с диплоидным набором хромосом называют *спорофитом* (от греч. *spora* — сеяние и *phyton* — растение), на нём в процессе мейоза образуются споры. Гаметофит развивается из гаплоидных спор, а спорофит — из диплоидной зиготы, образующейся в результате оплодотворения.

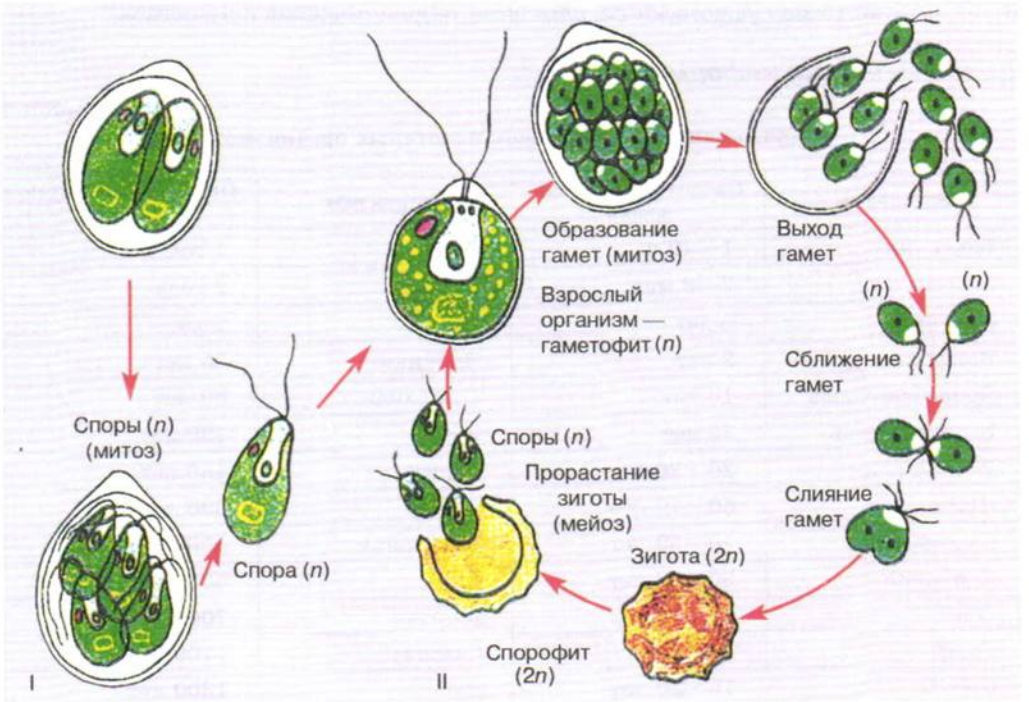


Рис. 170. Жизненный цикл водоросли (хламидомонада): I — бесполое размножение; II — половое размножение

Смена поколений идёт по схеме:

зигота ($2n$) → спорофит ($2n$) → мейоз → споры (n) → гаметофит (n) → → митоз → гаметы (n) → оплодотворение → зигота ($2n$).

В цикле развития мейоз всегда происходит один раз. В зависимости от периода жизни спорофита и гаметофита взрослое растение может быть гаплоидным или диплоидным (см. рис. 160, I, II).

Размножение и развитие водорослей. У одноклеточных водорослей преобладающим поколением в жизненном цикле является гаметофит. Он размножается бесполым путём с помощью клеток, из которых развиваются взрослые особи. В определённый период у гаметофита образуются гаметы, разные или одинаковые по величине. После их слияния формируется зигота, которая сразу же делится мейозом и образует споры, дающие начало новым гаметофитам. Таким образом, в жизненном цикле одноклеточных водорослей диплоидное поколение представлено только одной клеткой — зиготой (рис. 170).

Размножение и развитие высших споровых растений. Мхи, плауны, хвощи и папоротники размножаются спорами. У мхов взрослое растение представлено гаметофитом (n) — это половое поколение, развивающееся из споры. Гаметофит — это листостебельное растение, на побегах которого развиваются органы полового размножения — мужские органы *антеридии* (от греч. *antheros* — цветущий) и женские органы *архегонии* (от греч. *arche* — начало

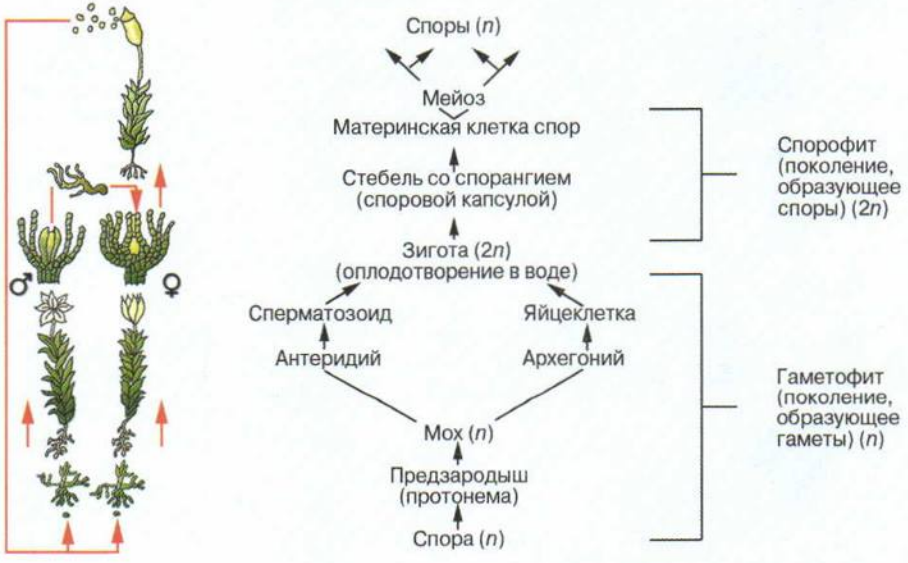


Рис. 171. Жизненный цикл мха (кукушкин лён)

и *gone* — рождение). В антеридиях в процессе митоза образуются сперматозоиды, а в архегониях — яйцеклетка (как правило, одна). При наличии воды сперматозоиды проникают в архегонии и оплодотворяют яйцеклетку, при этом образуется зигота. Затем из зиготы на гаметофите развивается спорофит в виде коробочки на стебельке. Спорофит не способен к самостоятельному существованию и питается за счёт гаметофита. В спорангиях в результате мейоза образуются споры. После созревания они высыпаются и во влажной среде прорастают, давая начало новым гаметофитам (рис. 171).

У плаунов, хвощей и папоротников, наоборот, взрослым растением является спорофит, на котором в специальных органах — спорангиях — в результате мейоза образуются споры (n). После созревания споры высыпаются и прорастают, давая начало половому поколению — гаметофиту, который представлен небольшим *заростком*. На нём развиваются антеридии и архегонии, в которых в результате митоза образуются гаметы. При наличии капельно-жидкой влаги происходит оплодотворение и образуется зигота. Из зиготы развивается зародыш, а далее молодое растение — спорофит (рис. 172).

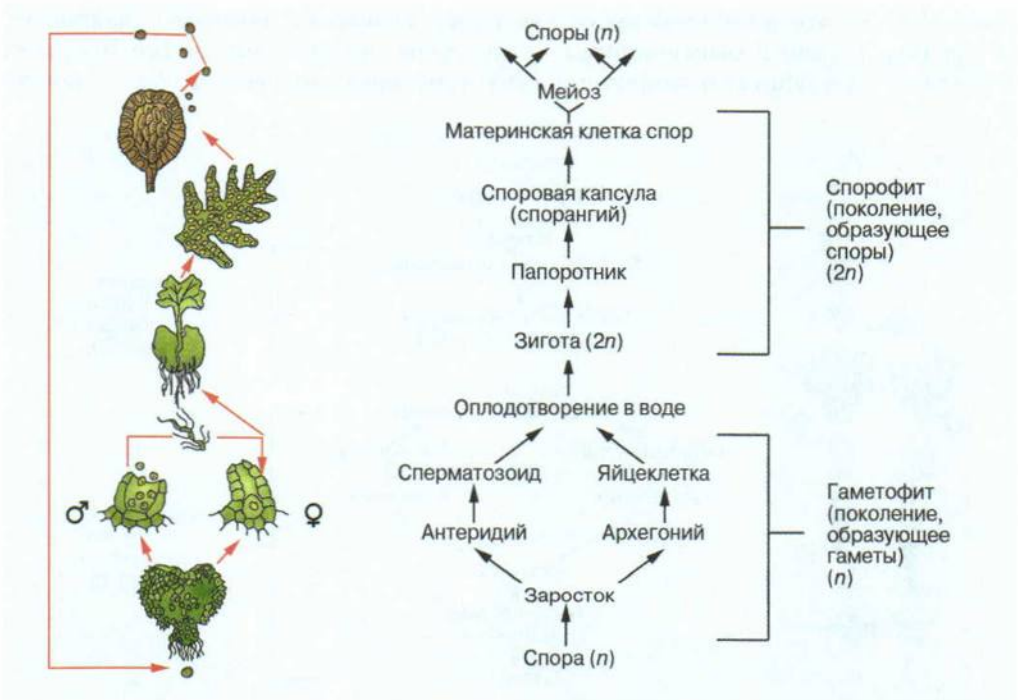


Рис. 172. Жизненный цикл папоротника (щитовник мужской)

Размножение и развитие семенных растений. У семенных растений преобладающим поколением является спорофит, а гаметофит сильно редуцирован, он развивается в спорофите и представлен лишь несколькими клетками.

Процесс развития семенных растений рассмотрим подробно на примере покрытосеменных (цветковых) растений. Взрослое растение имеет диплоидный набор хромосом и является спорофитом. Оно развивается из семени. Репродуктивным органом является цветок. В цветке образуются женский орган — пестик и мужской — тычинки.

В тычинках в пыльцевых мешках из спорогенной ткани в результате мейоза образуются *микроспоры* (*n*). Все они развиваются и дают начало мужским гаметофитам. Каждая микроспора делится митозом и образует вегетативную и генеративную клетки. Ядро генеративной клетки при прорастании пыльцы делится ещё один раз митозом, формируя два спермия — неподвижные мужские гаметы. Вегетативная и генеративная клетки находятся под единой оболочкой в *пыльцевом зерне*. Таким образом, мужской гаметофит представлен пыльцевым зерном, состоящим из двух клеток — *генеративной* и *вегетативной* (рис. 173, I).

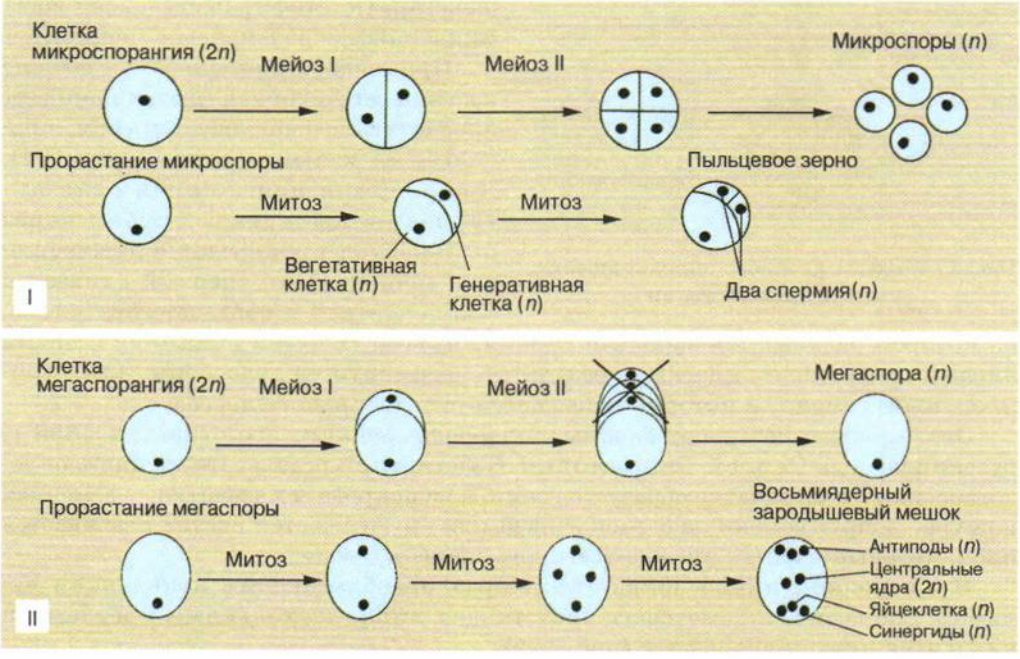


Рис. 173. Схема образования и развития пыльцевого зерна (I) и зародышевого мешка (II)

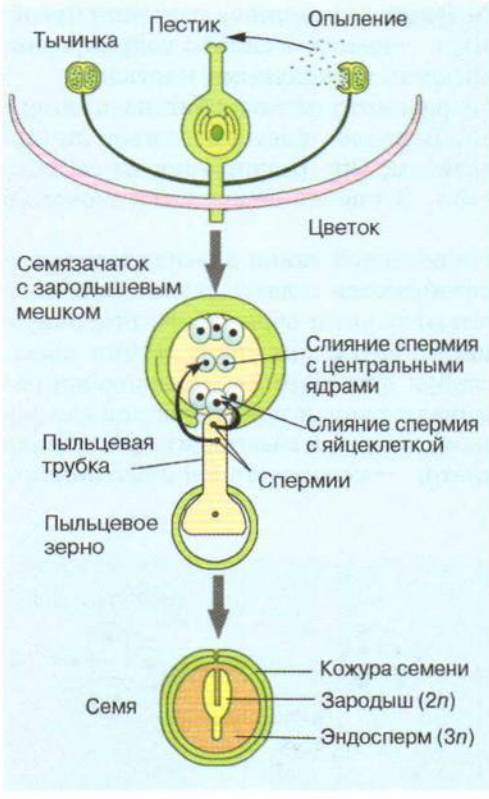


Рис. 174. Схема двойного оплодотворения у цветковых растений

В завязи пестика в семязачатках из спорогенной ткани в результате мейоза образуются четыре споры (n), причём наиболее крупная — *мегаспора* — развивается в женский гаметофит (рис. 173, II). Три другие споры (более мелкие) отмирают. Мегаспора трижды делится митозом и образует *восьмиядерный зародышевый мешок*, в котором ядра располагаются следующим образом. Ближнее к пыльцевходу крупное ядро — яйцеклетка, рядом два ядра помельче (сопутствующие клетки) — *синергиды*. На противоположном полюсе мешка располагаются три ядра — *антиподы*, а в центре занимают место два центральных ядра. Все ядра гаплоидные. Таким образом, женский гаметофит представлен восьмиядерным зародышевым мешком.

При попадании пыльцы на рыльце пестика вегетативная клетка начинает прорастать в пыльцевую трубку, продвигая её к пыльцевходу (рис. 174). Два спермия при помощи тока цитоплазмы пыльцевой трубки через пыльцевход проникают в зародышевый мешок. Один спермий сливается с яйцеклеткой и образует зиготу ($2n$), из которой развивается зародыш семени. Другой спермий сливается с двумя ядрами центральной клетки, в результате формируется эндосперм ($3n$ — триплоидный) семени, в котором запасаются питательные вещества.

Этот процесс называют *двойным оплодотворением*. Его открыл в 1898 г. русский учёный Сергей Гаврилович Навашин. В результате двойного оплодотворения в семязачатке образуется семя, а из покрова семязачатка — семенная кожура. Вокруг семени из стенок завязи или других частей цветка развивается плод, который служит прежде всего для защиты семени.

В жизненном цикле покрытосеменных преобладающим поколением является спорофит, а гаметофит представлен лишь несколькими клетками и находится внутри спорофита (рис. 175).

Рост. В основе роста многоклеточных растений лежит митотическое деление клеток. У низших растений — водорослей — все клетки способ-

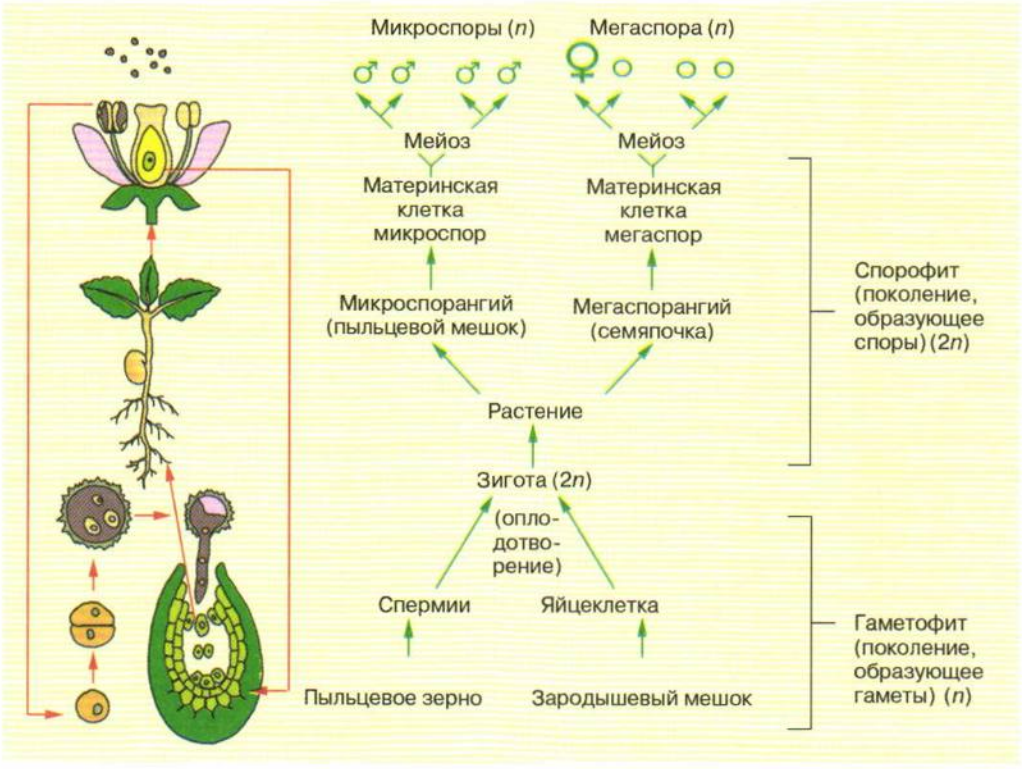


Рис. 175. Жизненный цикл покрытосеменных (вишня)

ны делиться, поэтому рост происходит равномерно во всех направлениях. У высших растений, например покрытосеменных, к делению способны только клетки образовательной ткани, поэтому их рост связан с отдельными участками (точками роста), в которых она расположена (рис. 176).

Рост растения в длину может быть *верхушечным* и *вставочным*. Например, корень растёт благодаря делению клеток верхушечной образовательной ткани, расположенной в зоне деления главного и боковых корней. В побеге такая ткань расположена в конусе нарастания почки. В зависимости от положения на побеге она может находиться в верхушечной или пазушной почках. Однако у некоторых растений, например пшеницы, кукурузы, бамбука, конус нарастания отсутствует и рост происходит путём вытягивания междоузлий, в которых находится вставочная образовательная ткань. Скорость такого роста может достигать, например у бамбука, до 1 м в сутки.

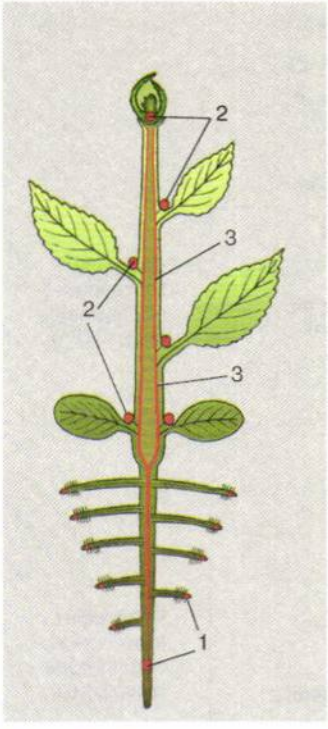


Рис. 176. Местонахождение образовательной ткани: *1* — зона деления корня (главного и боковых); *2* — конус нарастания побега (верхушечная и пазушные почки); *3* — камбий

Рост растения в толщину происходит благодаря деятельности боковых образовательных тканей. Например, в корнях и стеблях многолетних древесных растений хорошо выражен *камбий* (от лат. *cambium* — обмен, смена) — слой клеток образовательной ткани, в результате деления которого образуются клетки луба и древесины.

Большинство вегетативных органов растений обладают неограниченным ростом, т. е. растут в течение всей жизни. Другой особенностью роста растений является его ритмичность, т. е. чередование процессов интенсивного и замедленного роста. Так, деятельность клеток камбия замедляется к осени, а весной их деление возобновляется.

Периоды онтогенеза растений. Рост сопровождает индивидуальное развитие растения. В нём выделяют несколько периодов. Рассмотрим их на примере покрытосеменных растений. *Зародышевый период* начинается с образования зиготы и продолжается до прорастания семени. За ним следует *период молодости*, или *вегетативный период*, так как в развитии растения преобладают процессы роста вегетативных органов. После этого растение вступает в *генеративный период*, или *период зрелости*: цветёт, образует и распространяет семена и плоды. В заключительном периоде онтогенеза растения преобладают процессы отмирания органов, поэтому его называют *периодом старости*. В этот период благодаря вегетативному размножению некоторые растения способны омолаживаться. Завершается период старости *смертью* растения.

Гаметофит; спорофит; антеридии; архегонии; заросток; мегаспора; восьмиядерный зародышевый мешок; синергиды; антиподы; микроспора; пыльцевое зерно: генеративная клетка, вегетативная клетка; двойное оплодотворение; рост: верхушечный, вставочный; камбий; периоды онтогенеза: зародышевый, вегетативный, генеративный, старость, смерть.

Вопросы и задания

1. В чём особенность развития растений по сравнению с животными?
2. Как происходит чередование поколений в жизненных циклах растений?

3. Какое поколение преобладает в жизненном цикле: а) водорослей; б) мхов; в) папоротникообразных; г) семенных растений?
4. Как изменяется гаметофит от низших к высшим растениям? Какое преимущество это даёт организму? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Сравните развитие представителей различных систематических групп низших и высших растений. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Чередование поколений у растений

Группы растений	Гаметофит (n)	Спорофит ($2n$)

6. Из каких периодов состоит онтогенез покрытосеменных растений? На примере какого-либо растения опишите процессы, происходящие в эти периоды.

§ 45. Неклеточные формы жизни — вирусы

Рассмотрите рис. 177—180. Какие вещества входят в состав вирусов? Вспомните, какие заболевания вызывают вирусы.

Кроме организмов, имеющих клеточное строение, существует и неклеточная форма жизни — вирусы. Они обладают свойствами, которые позволяют считать их живыми существами, но могут рассматриваться и как гигантские молекулы нуклеопротеидов. Вирусы обладают наследственностью и изменчивостью, в то же время они не способны к самостоятельному обмену веществ, не имеют ряда признаков живого. По-видимому, они представляют собой как бы переходную группу между живой и неживой природой.

Открытие вирусов. Вирусы открыл в 1892 г. русский учёный Дмитрий Иосифович Ивановский при изучении мозаичной болезни табака. Сам термин *вирус* (от лат. *virus* — яд) был предложен позднее М. Бейеринком. Сначала вирусы были описаны как болезнетворные агенты, способные размножаться только в клетках хозяина. Они настолько малы, что не видны в световой микроскоп, поэтому до появления электронного микроскопа природа вирусов оставалась неясной. Активное их изучение началось во второй половине XX в.

Дмитрий Иосифович Ивановский (1864—1920)

Строение и жизнедеятельность вирусов. Вирусы в настоящее время выделены в отдельную империю неклеточных организмов — *Vira*. Для них характерны следующие признаки.

1. Вирусы очень малы и различимы только в электронный микроскоп. Размеры вирусов колеблются от 15 до 400 нм.

2. Вирусы имеют достаточно простое строение. Их можно рассматривать как генетические элементы, состоящие из ДНК или РНК, одетые в защитную белковую или белково-липидную оболочку.

3. Вирусы могут размножаться только внутри клетки другого организма. Вне клетки они инертны, способны кристаллизоваться подобно неживому веществу, сохраняя при этом свои свойства.

4. Жизнедеятельность вирусов приводит к гибели клетки-хозяина. При внедрении в живую клетку вирус начинает размножаться, подавляя и разрушая все структуры клетки-хозяина.

Вирусы устроены достаточно просто. Отдельные частицы вирусов — *вирионы* — состоят из нуклеиновой кислоты и белков. Генетический аппарат вирусов может быть представлен молекулой ДНК или РНК. Нуклеиновая кислота составляет *сердцевину* вируса и защищена белковой оболочкой, которую называют *капсидом,* причём она может быть упакована в капсиде спирально или свёрнута в клубок. Капсид вируса построен из множества субъединиц белка и в зависимости от их расположения имеет различную конфигурацию.

Форма вирусов разнообразна: многогранная в виде икосаэдра (вирус полиомиелита) или додекаэдра (вирус герпеса), палочковидная или нитевидная (вирус табачной мозаики), булавовидная (бактериофаги), округлая форма (вирус гриппа). Большинство вирусов имеют симметричную структуру (рис. 177). Некоторые вирусы обладают более сложным строением, кроме сердцевины и капсида у них может быть ещё дополнительная белково-липидная мембрана.

Проникая в клетку, вирус начинает синтез своих белков и репликацию вирусной ДНК, используя рибосомы, тРНК и ферменты клетки-хозяина.

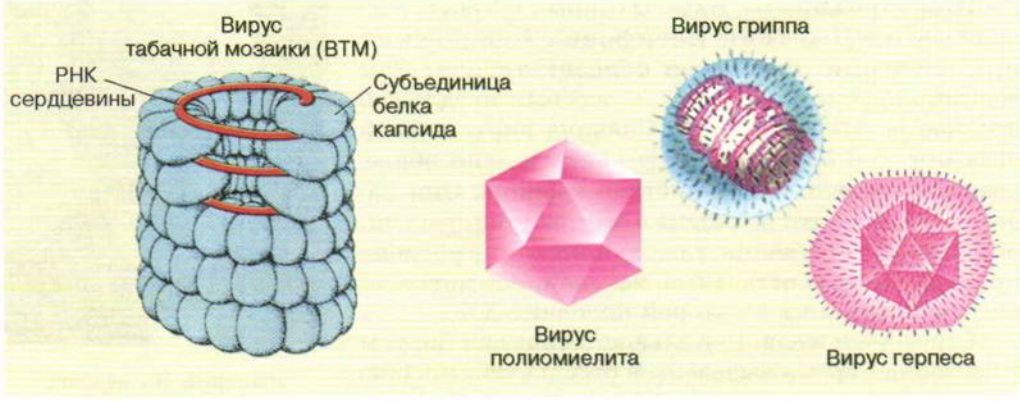


Рис. 177. Разнообразие вирусов

Вирусные частицы размножаются, клетка-хозяин погибает. Вирус поражает новые клетки. В случае если генетическим аппаратом вируса является РНК, вначале идёт процесс *обратной транскрипции* (синтез ДНК на матрице РНК), а далее — как у ДНК-содержащих вирусов. Процесс жизнедеятельности вируса можно представить в виде схемы:

вирусная РНК $\xrightarrow{\text{обратная транскрипция}}$ вирусная ДНК (одна цепь) $\xrightarrow{\text{репликация}}$

двойная спираль ДНК $\xrightarrow{\text{транскрипция}}$ вирусная иРНК $\xrightarrow{\text{трансляция}}$ белки вируса.

РНК-содержащие вирусы называют *ретровирусами*, так как для них характерен процесс обратной транскрипции. Их изучение позволило установить, что наследственная информация может передаваться не только от ДНК к РНК, но и обратно — от РНК к ДНК. Вне живой клетки вирусы не способны к размножению и синтезу белков. В клетке-хозяине, кроме процесса транскрипции и трансляции, происходит и репликация вирусных ДНК. После синтеза достаточного количества ДНК, РНК и белков происходит самосборка вирусов и выход их из клетки, которая в результате этого погибает.

Вирусы вызывают различные заболевания растений, животных, человека. Это, например, вирусы табачной мозаики (ВТМ), гриппа, кори, оспы, полиомиелита, вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), вызывающий заболевание — синдром приобретённого иммунодефицита (СПИД). В бактериальных клетках паразитируют вирусы бактериофаги.

Вирусы — это инфекционные частицы, которые чаще всего вызывают гибель клетки-хозяина. Однако иногда вирус может включаться в хромосому клетки, не вызывая её гибели, реплицируясь вместе с геномом хозяина. В этом случае при делении материнская клетка будет передавать вирусную ДНК дочерним клеткам. При этом может нарушиться процесс деления клетки и образуются аномальные клетки. Это наблюдается, например, при внедрении опухолевых (онкогенных) вирусов в клетку. Непрерывный синтез вирусных белков способен превратить нормальные клетки в раковые. Изучение таких вирусов дало возможность понять вирусно-генетическую природу рака. Рассмотрим жизнедеятельность вирусов на примере бактериофагов и ВИЧ.

Бактериофаги. *Бактериофаги* — это вирусы, поражающие клетки бактерий (пожиратели бактерий). Бактериофаг состоит из белковой головки, в центре которой находится вирусная ДНК, и хвоста (рис. 178, *1*). На конце хвоста располагаются хвостовые нити (отростки), которые контактируют с рецепторными участками на поверхности бактериальной клетки и закрепляют бактериофаг. Базальная пластинка хвоста содержит фермент, разрушающий клеточную стенку бактерии, что обеспечивает проникновение ДНК вируса.

По хвостовому каналу ДНК вируса вспрыскивается в клетку бактерии. Она встраивается в бактериальную ДНК, подавляя при этом синтез бактери-

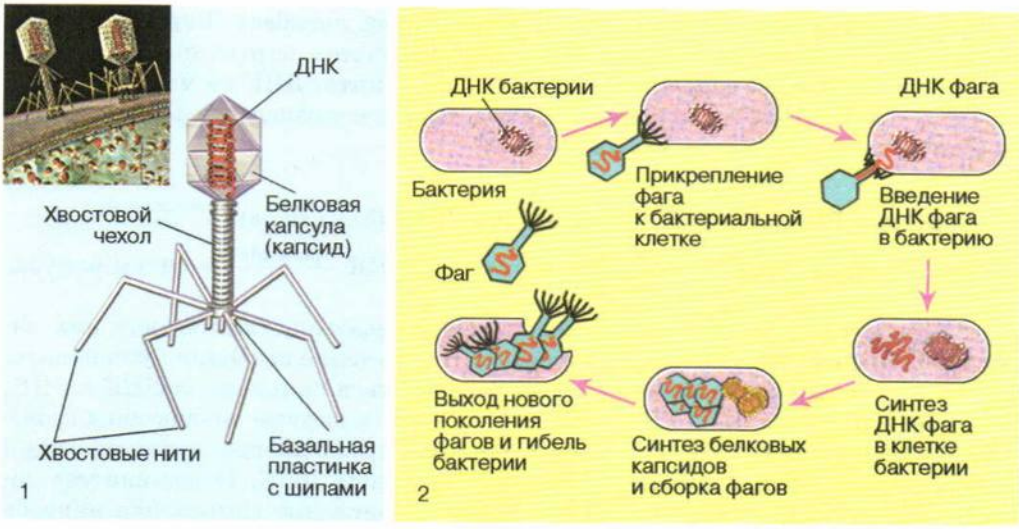


Рис. 178. Строение (*1*) и жизненный цикл (*2*) бактериофага

альных белков. Вместо них синтезируются ДНК, РНК и белки бактериофага (рис. 178, *2*). В бактериальной клетке происходит сборка новых частиц бактериофага, которые покидают погибшую бактерию и внедряются в новые. Бактериофаги могут использоваться как лекарства против возбудителей различных инфекционных заболеваний (холеры, брюшного тифа).

ВИЧ. Вирус, вызывающий СПИД и названный *вирусом иммунодефицита человека (ВИЧ)*, относят к ретровирусам, его генетический материал представлен в виде молекул РНК. Вирионы ВИЧ имеют округлую форму и диаметр 100—120 нм. Наружная белково-липидная мембрана, позаимствованная от клетки-хозяина, пронизана собственными белками вируса. Они играют важную роль в процессе проникновения вируса в клетку-мишень. Под мембраной располагается белковый капсид, образующий промежуточную оболочку. Под ним сердцевина вируса — нуклеоид, белковая оболочка которого имеет форму усечённого конуса. Внутри нуклеоида находятся две молекулы РНК и фермент обратная транскриптаза (ревертаза). Этот фермент катализирует реакцию обратной транскрипции в клетках (рис. 179).

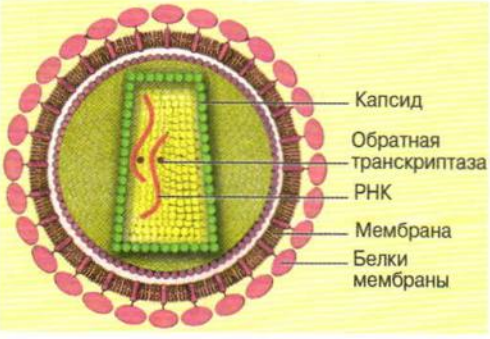


Рис. 179. Строение ВИЧ (вируса СПИДа)

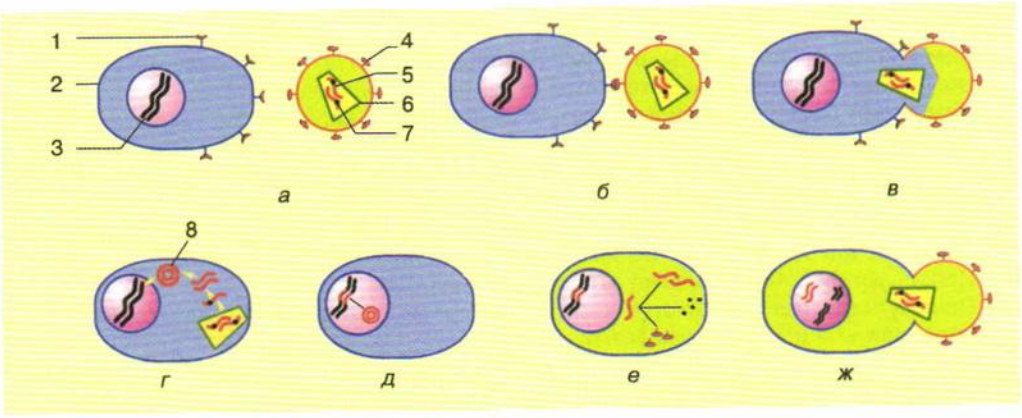


Рис. 180. Жизненный цикл ВИЧ: *1* — белок-рецептор; *2* — клетка-мишень; *3* — ядро, ДНК клетки-мишени; *4* — белки вирусной оболочки; *5* — вирусная РНК; *6* — капсид; *7* — обратная транскриптаза; *8* — ДНК-копия (*а* — *ж* — последовательность стадий)

Процесс поражения клетки-мишени протекает следующим образом (рис. 180). На поверхности клетки имеются специфические белки-рецепторы, с которыми способны связываться наружные белки вируса. При контакте с клеткой-мишенью белок вируса выдёргивается и освобождается «остриё» — другой белок, который способен повреждать клеточную мембрану. Вирусная мембрана сливается с клеточной, и содержимое вируса поступает в клетку. После проникновения вируса с помощью фермента обратной транскриптазы на матрице вирусной РНК синтезируется вначале одна цепь вирусной ДНК, а затем в процессе репликации — вторая цепь. В результате этого процесса вирусная ДНК замыкается в кольцо и встраивается в геном клетки-мишени. На матрице вирусной ДНК начинаются процессы транскрипции и трансляции, синтезируются вирусные РНК и белки. После завершения процессов синтеза происходит сборка новых вирусных частиц и выход из клетки путём отпочковывания от клеточной мембраны. При этом часть клеточной мембраны становится мембраной вируса, клетка-хозяин погибает, а новые вирионы поражают другие клетки.

В настоящее время известно, что вирусы могут длительное время сохраняться в организме, не вызывая заболевания. Отдельные вирусные частицы находятся внутри клетки, не оказывая влияния на её белок — синтезирующий аппарат. Более того, установлено, что они выполняют важную роль в переносе генетической информации между клетками и тканями организма, а также между различными особями.

Вирус, вирион, сердцевина, капсид, обратная транскрипция, ретровирусы, бактериофаг, вирус иммунодефицита человека (ВИЧ).

Вопросы и задания

1. Кем и когда были открыты вирусы? Используя рис. 177—179, сравните строение различных вирусов. Отметьте черты сходства и различия.
2. Чем может быть представлен генетический аппарат вирусов? На какие две группы их можно разделить? Приведите примеры таких вирусов.
3. Как происходит проникновение бактериофага и ВИЧ в клетку-хозяина? В чём их сходство и различие? Какие вещества участвуют в этих процессах?
4. В чём суть процесса обратной транскрипции? Какой фермент катализирует этот процесс? Какое значение это имеет для жизненного цикла вируса?
5. Используя рис. 180, опишите жизненный цикл ВИЧ.
6. Почему вирусные ДНК могут длительное время сохраняться в клетке-хозяине и передаваться дочерним клеткам?

Дополнительная информация

СПИД является единственным видом иммунодефицита, имеющим конкретного возбудителя — ВИЧ. Клетками-мишенями для ВИЧ являются клетки крови и мозга человека: В-лимфоциты, Т-лимфоциты, моноциты, нейроны, нейроглия, а также клетки слизистой кишечника, плацента и др. В первую очередь вирус поражает Т-лимфоциты, ответственные за выработку иммунитета. ВИЧ характеризуется крайне быстрой формой изменчивости. Она в 30—100 раз выше, чем у вируса гриппа. После внедрения вируса в лимфоциты через несколько недель в крови человека появляются антитела, но вирус может долго не проявлять себя, так как имеет длительный инкубационный период (от нескольких месяцев до нескольких лет). В определённый период деятельность вируса может активизироваться, и он начинает поражать новые клетки, что приводит к развитию болезни. Поражённые лимфоциты, ответственные за иммунную реакцию человека, перестают узнавать чужеродные бактерии, аномальные клетки и вырабатывать антитела. При этом вторичные инфекции (пневмония, гепатит, диарея) поражают организм, могут возникнуть опухоли (саркомы). Последняя стадия заболевания характеризуется резким уменьшением массы тела, слабоумием за счёт поражения клеток мозга, снижением всех иммунологических показателей и, наконец, гибелью организма.

ВИЧ выделен практически из всех физиологических жидкостей организма: из плазмы крови, семенной жидкости, слюны, материнского молока, спинномозговой жидкости, слёз. Однако концентрация вирионов в этих жидкостях различна. Поэтому наиболее реальными путями передачи инфекции являются:

1) донорские органы, ткани, плазма крови, костный мозг, сухожилия;

2) загрязнённые медицинские инструменты: иглы, шприцы, хирургические и стоматологические инструменты;

3) половые контакты между партнёрами, один из которых — носитель ВИЧ;

4) «вертикальный» путь «мать — ребёнок» (внутриутробно, при родах, при вскармливании грудным молоком).

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 8

Размножение организмов обеспечивает непрерывность жизни на Земле. Различают бесполое и половое размножение.

В основе бесполого размножения лежит деление клеток митозом, обеспечивающее полную идентичность дочерних организмов исходному материнскому. Формы бесполого размножения: простое деление, или деление надвое, вегетативное, почкование, фрагментация, споруляция.

В основе полового размножения лежит мейоз, обеспечивающий образование гаплоидных гамет. Новый организм развивается из зиготы, образовавшейся в результате оплодотворения — слияния ядер мужских и женских гамет. Половое размножение имеет преимущество перед бесполым, так как обеспечивает больше возможностей для приспособления к изменяющимся условиям среды, появление широкого разнообразия организмов.

Онтогенез охватывает все этапы развития особи от момента образования зиготы до старения и смерти. Он состоит из двух периодов: эмбрионального и постэмбрионального. Развитие в постэмбриональный период может быть прямым и непрямым (с метаморфозом).

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Размножение организмов — основа непрерывности жизни.
2. Формы бесполого размножения организмов.
3. Формы полового размножения организмов.
4. История открытия двойного оплодотворения.
5. Изучение стадий эмбриогенеза животных на микропрепаратах.
6. Управление ростом и развитием растений.
7. Вирусы: враги или помощники?
8. СПИД — «чума» XXI века.

Глава 9. ГЕНЕТИКА — НАУКА О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ ОРГАНИЗМОВ

§ 46. История становления и развития генетики

Вспомните, какие структуры клетки отвечают за хранение и реализацию наследственной информации. Что служит причиной появления новых признаков у потомства при половом размножении?

С давних времён человека занимал факт сходства родителей и детей. Работы по выращиванию культурных растений и разведению домашних животных явно свидетельствовали о наличии определённых признаков у каждого сорта или породы, причём число отличительных признаков оказывалось тем больше, чем меньше была степень их родства.

Предпосылки возникновения генетики как науки. Развитие практики гибридизации в сельском хозяйстве привело к накоплению сведений о природе скрещивания, сочетании признаков у потомков, а также фактов об опреде-

лённом характере их проявлений. При подборе пар для скрещивания люди старались учитывать положительные признаки каждого организма и нередко наблюдали подавление, даже исчезновение признаков одного родителя и, наоборот, проявление определённых признаков другого. В середине XIX в. многие исследователи пытались установить природу этих явлений. Практические потребности стимулировали поиски способов сохранения полезных свойств у растений и животных, а также сочетания их в одном организме. Дальнейшее развитие сельского хозяйства тормозило отсутствие знаний о том, как осуществляется передача наследственной информации. Только практическими методами решить проблему не удавалось. Появились различные гипотезы о природе наследственности, которые требовали научного изучения. Основная ошибка исследователей заключалась в том, что они пытались установить закономерности наследования сразу многих признаков организмов, их взаимное сочетание.

Работы Г. Менделя. Исследования чешского монаха Грегора Иоганна Менделя позволили значительно продвинуться в области изучения наследственных свойств организмов. Мендель родился в Моравии в 1822 г., принял духовный сан в 1843 г. в монастыре августинцев в городе Брюнне (ныне Брно, Чехия). В Венском университете он в течение двух лет изучал естественную историю и математику. Его заинтересовали вопросы гибридизации растений, характер наследования различных признаков у гибридных потомков.

После возвращения в монастырь Мендель решил вплотную заняться исследованием закономерностей наследования признаков. В качестве объекта для экспериментов он выбрал горох посевной. Так как это самоопыляющееся растение, практически исключалась возможность переноса пыльцы с соседних особей, что позволяло искусственно скрещивать сорта и получать гибриды. К этому времени было известно много сортов гороха посевного, различающихся по одному, двум, трём и более признакам, а само растение достаточно легко выращивалось и давало многочисленное потомство. Большое число потомков обеспечило возможность получения статистически достоверного результата. После тщательной двухлетней проверки из 34 сортов гороха посевного Мендель оставил для своих опытов по гибридизации лишь 22, которые при размножении неизменно сохраняли свои признаки в потомстве.

Грегор Иоганн Мендель (1822—1884)

Мендель определил число признаков, по которым должны отличаться скрещиваемые растения. Он пришёл к выводу, что исследования необходимо начать с самого простого — различия родителей по одному-единственному признаку. Мендель выделил семь наиболее ярких признаков: окраску и форму семян, окраску и форму плодов, высоту стебля,

окраску и расположение на стебле цветков. Были определены этапы работы, математически рассчитаны и проанализированы все данные. Подобные эксперименты проводили и другие исследователи, но только Мендель смог объяснить полученные результаты. Он ввёл такие понятия, как доминантный и рецессивный признаки, дал количественную оценку и математически описал характер открытых им закономерностей. В 1865 г. Мендель опубликовал результаты своей работы в книге «Опыты над растительными гибридами». Эти открытия не были востребованы более четверти века, так как учёные ничего не знали о материальных носителях наследственной информации, механизмах её хранения и передачи при размножении организмов.

Закономерности, открытые Менделем, определили впоследствии развитие биологии. В 1900 г. К. Корренс (Германия), Э. Чермак (Австрия) и Г. Де Фриз (Голландия) на различных растениях независимо друг от друга вновь открыли те же закономерности. Официальной датой рождения генетики как науки считается 1900 г., но выявленные и сформулированные Менделем закономерности наследственности носят имя своего первооткрывателя.

Генетика — это наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости организмов.

Развитие генетики в XX веке. К началу XX в. наука накопила достаточно фактов, которые привели к открытию материальных носителей наследственной информации. По предложению датского учёного В. Иоганнсена единица наследственности была названа *ге́ном*.

Изучение мейоза позволило установить связь между передачей наследственных свойств и поведением хромосом при образовании половых клеток. Было высказано предположение, что наследственные факторы связаны с хромосомами. Дальнейшее развитие генетики оказалось возможным только на стыке с цитологией и биохимией.

Изучение генетических закономерностей в XX в. связано с именем американского учёного Томаса Гента Моргана. В качестве объекта исследования Морган выбрал плодовую мушку дрозофилу, что объяснялось несколькими причинами. Во-первых, смена поколений у дрозофилы происходит достаточно быстро (за две недели). Это даёт возможность получать в год достаточно большое число поколений. Во-вторых, для неё характерно наличие чётких признаков, различных по качеству проявления: цвет глаз, окраска тела, величина и форма крыльев и др. В-третьих, этот объект просто содержать и разводить в лабораторных условиях. И наконец, кариотип дрозофилы составляет всего восемь хромосом (четыре пары), что позволяло установить взаимосвязь наследования

Томас Гент Морган (1866—1945)

признаков и поведения хромосом. Исследования Моргана расширили представления о генах, их локализации в хромосомах, характере наследования признаков. В 1914 г. на основании проведённых экспериментов им была сформулирована хромосомная теория наследственности.

Последующее развитие генетики связано с изучением природы генов. В начале XX в. господствовала теория их неизменности. Однако последующие исследования генетиков опровергли её. В 1928 г. русский биолог Н. К. Кольцов высказал предположение о связи генов с определёнными химическими веществами. Он считал, что хромосомы — это гигантские молекулы белка, способные к самокопированию и тем самым к передаче наследственной информации. Хотя такое мнение оказалось ошибочным, показательна сама попытка выяснить природу наследственности на молекулярном уровне. Значительный вклад в изучение изменчивости генов внёс русский учёный Н. И. Вавилов. Исследуя различные виды злаков, он установил определённую закономерность в возникновении сходных признаков у близкородственных видов и сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости.

В 1944 г. американские генетики выяснили, что передача наследственной информации в организме связана с нуклеиновыми кислотами, в частности с ДНК. Изучением природы ДНК занимался русский биохимик А. Н. Белозерский. Его исследования позволили установить, что ДНК является обязательным компонентом хромосом.

Бурное развитие генетики во второй половине XX в. было обусловлено открытием структуры ДНК американскими учёными Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953 г.). Началось изучение основ наследственности на молекулярном уровне. В качестве объекта исследования были выбраны бактерии, имеющие одну кольцевую молекулу ДНК. Это давало возможность проследить, что происходит с внешними признаками организма при изменении его наследственной природы. Многочисленные эксперименты были поставлены на кишечной палочке (*Escherichia coli*). Одновременно с бактериями учёные стали изучать и вирусы, особенно бактериофаги.

В настоящее время изучение закономерностей наследственности продолжается на всех трёх уровнях: организменном, клеточном и молекулярном. Генетика стала основой для возникновения новой отрасли биологии — генной инженерии, связанной с направленным изменением структуры генов, синтезом на молекулярном уровне необходимых человеку белков. Знание генетических законов используется в селекции для выведения новых пород животных и сортов растений. Успехи в развитии генетики дали возможность выявлять наследственные заболевания человека, разрабатывать методы, предупреждающие различные аномалии, проводить их раннюю диагностику и лечение.

Генетика, ген.

Вопросы и задания

1. Законы наследственности были сформулированы в 1865 г., а официально датой рождения генетики как науки считается 1900 г. С чем это связано?
2. Какие свойства гороха посевного оказались наиболее значимыми для выявления Г. Менделем законов наследования признаков?
3. Почему для исследования генетических закономерностей Т. Морганом в качестве объекта изучения была выбрана плодовая мушка дрозофила?
4. В каких направлениях ведутся в настоящее время генетические исследования? В чём их особенности и значение?

Дополнительная информация

Таблица 9

Из истории развития генетики

Дата	Открытия и имена учёных
1865 г.	Г. Мендель открыл законы наследования признаков, ввёл понятия доминантного и рецессивного признаков и их буквенное обозначение
1875 г.	О. Гертвиг установил, что при оплодотворении происходит слияние ядер сперматозоида и яйцеклетки
1882 г.	В. Флемминг описал поведение хромосом в мейозе
1883 г.	В. Ру, О. Гертвиг, Э. Страсбургер и А. Вейсман сформулировали ядерную теорию наследственности
1900 г.	Дата рождения генетики как науки. Г. Де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак переоткрыли законы Менделя
1902 г.	Т. Бовери установил роль ядра в развитии организма. У. Бетсон и Р. Сондерс ввели обозначение гибридного потомства F_1
1908 г.	Г. Харди и В. Вайнберг математически описали распределение реальных генотипов в свободно скрещивающейся популяции
1909 г.	В. Иоганнсен ввёл понятие «ген» для обозначения наследственных факторов
1911 г.	Т. Морган доказал, что гены находятся в хромосомах
1914 г.	Т. Морган, У. Сеттон, Т. Бовери сформулировали хромосомную теорию наследственности
1920 г.	Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости
1921 г.	Работами С. Райта, Дж. Холдейна и Р. Фишера были заложены основы генетико-математических методов изучения процессов, происходящих в популяциях
1926 г.	С. С. Четвериков заложил основы генетики популяций, что послужило толчком для формирования синтетической теории эволюции

Окончание табл. 9

Дата	Открытия и имена учёных
1927 г.	Г. Мёллер открыл фактор мутагенеза — ионизирующее излучение
1943 г.	С. Лурия и М. Дельбрюк доказали существование спонтанных мутаций
1944 г.	О. Эвери, С. Маклеод и М. Маккарти доказали генетическую роль ДНК
1953 г.	Дж. Уотсон и Ф. Крик установили строение и создали модель двойной спирали ДНК
1961 г.	Ф. Крик, Л. Барнет, С. Бреннер и Р. Уотс-Тобин определили тип и общую природу генетического кода. Дж. Гердон начал клонирование животных
1962 г.	Ф. Жакоб и Ж. Моно сформулировали представления о регуляции активности генов специальными генами-операторами
1973 г.	Опубликованы результаты новых экспериментов С. Коэна и А. Чанга по молекулярному клонированию
1982 г.	Р. Полмитер и Р. Бринстер показали возможность изменения фенотипа млекопитающих с помощью рекомбинантных молекул ДНК
1988 г.	Начата реализация международной программы «Геном человека», поставившей своей целью полную расшифровку нуклеотидной последовательности ДНК человека
1995 г.	Впервые определена полная последовательность генома организма — бактерии *Haemophilus influenzae*. Становление геномики — раздела генетики, изучающего геномы организмов
1997 г.	Я. Уилмут с сотрудниками впервые клонировали млекопитающее — овцу Долли
1999 г.	Клонировали мышь и корову
2000 г.	Вчерне завершена расшифровка нуклеотидной последовательности ДНК генома человека и дрозофилы. Начата работа по выяснению функций всех генов у организмов

§47. Основные генетические понятия и символы

Вспомните, почему у диплоидных организмов половина хромосом получена от отцовского организма, а другая половина — от материнского.

При изучении любой науки необходимо знать её терминологию. Познакомимся с основными генетическими понятиями и символами.

Наследственность — это способность организмов сохранять и передавать свою генетическую информацию, признаки и особенности развития потомству. Благодаря наследственности каждый вид сохраняет свои свойства из поколения в поколение.

Наследование — это процесс воспроизведения признаков у потомков.

Изменчивость — это способность организма изменяться в процессе индивидуального развития под воздействием факторов среды.

Наследственность и изменчивость — два противоположных свойства организма. Наследственность обеспечивает материальную преемственность поколений, а изменчивость — изменяемость форм. Изменчивость — это явление нестабильности наследственных свойств. Наследственность и изменчивость служат основой развития органического мира.

Материальной основой наследственности является ген — участок молекулы ДНК, ответственный за проявление какого-либо признака. Гены сосредоточены в хромосомах, которые в процессе деления переходят в новые дочерние клетки. Передача наследственных признаков происходит при размножении. При половом размножении признаки передаются через половые клетки — гаметы. При бесполом размножении — через соматические клетки. Клетки не содержат готовые признаки, а несут только их структурные задатки в виде генов.

Ген — единица наследственности, фактор, определяющий признак.

Генотип — это совокупность всех наследственных факторов — генов отдельного организма, полученных от родителей.

Фенотип — совокупность внутренних и внешних признаков, которые проявляются у организма при взаимодействии генотипа с факторами среды в процессе его индивидуального развития.

Гено́м — совокупность всех генов клетки, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов. Это генетическая характеристика вида, а не отдельной особи.

Гены располагаются в определённых участках хромосом — *локусах*. Диплоидные организмы содержат двойной набор хромосом и, следовательно, двойной набор генов. Парные гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и определяющие варианты развития одного и того же признака, называют *аллельными* (от греч. *allelon* — друг друга, взаимно) *генами* (*аллелями*). В нормальной диплоидной клетке может присутствовать не более двух аллелей одного гена одновременно. Например, аллельными являются гены, определяющие карий и голубой цвет глаз, форму носа у человека, жёлтую и зелёную окраску семян, гладкую и морщинистую форму семян у гороха, различную окраску венчика у розы. В одной гамете два аллеля находиться не могут, так как гаметы гаплоидны.

Аллельные гены могут отвечать за одинаковые или противоположные проявления одного признака. Например, есть аллели, ответственные за тёмный и светлый цвет волос, серый и карий цвет глаз человека, жёлтую и зелёную окраску семян гороха. Противоположные гены ответственны за проявление *альтернативных признаков*. Аллельные гены обозначают одинаковыми буквами латинского алфавита: *A, a; B, b; C, c* и т. д. Признак диплоидного организма обозначается всегда двумя буквами, так как гены и хромосомы диплоидны.

Аллельные гены могут быть доминантными и рецессивными.

Доминантный (от лат. *dominans* — господствующий) *признак* — преобладающий признак. Он определяется доминантным геном. Доминантный ген обозначается прописными буквами латинского алфавита: *A*, *B*, *C* и т. д. Действие этого гена проявляется у организмов как в гомозиготном (*AA*), так и в гетерозиготном (*Aa*) состоянии.

Рецессивный (от лат. *recessus* — отступление) *признак* — подавляемый признак, проявляющийся у организмов только в гомозиготном состоянии при наличии двух одинаковых аллелей (*aa*) рецессивного гена. Рецессивный ген обозначается соответствующей строчной буквой латинского алфавита: *a*, *b*, *c* и т. д. В гетерозиготном состоянии рецессивный признак может полностью или частично подавляться доминантным.

Гомозигота (от греч. *homosios* — одинаковый) — это организм (зигота), имеющий одинаковые аллели одного гена в гомологичных хромосомах (*AA* или *aa*), т. е. отвечающие за проявление одного и того же признака.

Гетерозигота (от греч. *heteros* — другой) — это организм (зигота), имеющий разные аллели одного гена в гомологичных хромосомах (*Aa*), т. е. отвечающие за проявление альтернативных признаков.

Обозначения и символы, используемые в генетике для записи схем скрещивания

Родительские особи	*P* (от лат. *parentes* — родители)
Особи первого поколения гибридов	F_1 (от лат. *fillii* — дети)
Особи второго поколения гибридов	F_2
Гаметы	*G*
Доминантные аллели	*A*, *B*, *C* и т. д.
Рецессивные аллели	*a*, *b*, *c* и т. д.

Наследственность, наследование, изменчивость, ген, генотип, фенотип, геном, локус, аллельные гены (аллели), альтернативные признаки, гомозигота, гетерозигота, доминантный признак, рецессивный признак.

Вопросы и задания

1. Дайте определения основных генетических понятий.
2. В чём отличие генотипа от фенотипа? Можно ли определить генотип особи только на основании визуальных наблюдений? Ответ поясните.
3. Почему у диплоидных организмов всегда присутствуют аллельные гены? Сохраняется ли эта особенность у гаплоидных организмов?
4. Повторите по учебнику материал §40, статью «Поведение хромосом в мейозе». Определите, сколько типов гамет будут давать особи со следующими генотипами: *AA*, *Bb*, *AACc*, *AaCc*.

§ 48. Методы генетики

Вспомните, какими методами учёные исследуют живую природу. Какие методы используются для изучения клетки?

Для изучения закономерностей наследственности и изменчивости используются различные методы.

Гибридологический метод. Он заключается в скрещивании различных по своим признакам организмов с целью изучения характера наследования признаков в потомстве. Организмы, гомозиготные по одному или нескольким признакам, получаемые от одной самоопыляющейся или самооплодотворяющейся особи и не дающие в потомстве проявления альтернативного признака, называют *чистой линией*. Организмы, полученные от скрещивания двух чистых линий, называют *гибридами* (от лат. *hybrida* — помесь). По результатам гибридизации и характеру проявления признаков определяют доминантные признаки, а также характер их доминирования.

Гибридологический метод был впервые введён в науку Г. Менделем. Учитывая тот факт, что горох посевной растение самоопыляемое, Г. Мендель для скрещивания родительских особей (P), принадлежащих к разным чистым линиям (с альтернативными — доминантным и рецессивным — признаками), раскрывал бутоны и удалял тычинки с ещё не созревшей пыльцой (рис. 181). Затем с помощью кисточки он осуществлял искусственное опыление этого цветка пыльцой другого растения. Из образовавшихся в результате такого скрещивания семян развивались растения (F_1), которые использовались для последующей гибридизации и

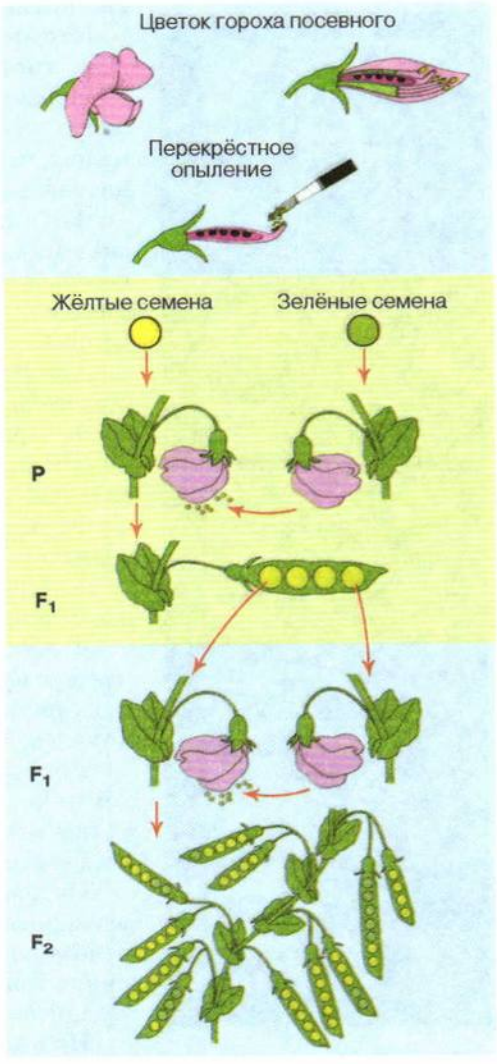


Рис. 181. Гибридологический метод, применённый Г. Менделем для изучения наследования признаков у гороха

количественного учёта наследуемых признаков. Свои опыты Г. Мендель проводил в течение нескольких лет, получив тысячи растений.

До Менделя многие учёные проводили гибридизацию и пытались понять, как наследуются признаки у организмов. Но результаты были обескураживающими: одни признаки могли быть общими у потомка с одним родителем, другие — с другим, третьи — отличными от обоих родителей. Г. Мендель сосредоточил внимание на одном признаке, например окраске семян, а не на растении в целом, что позволило проникнуть в суть проблемы наследования.

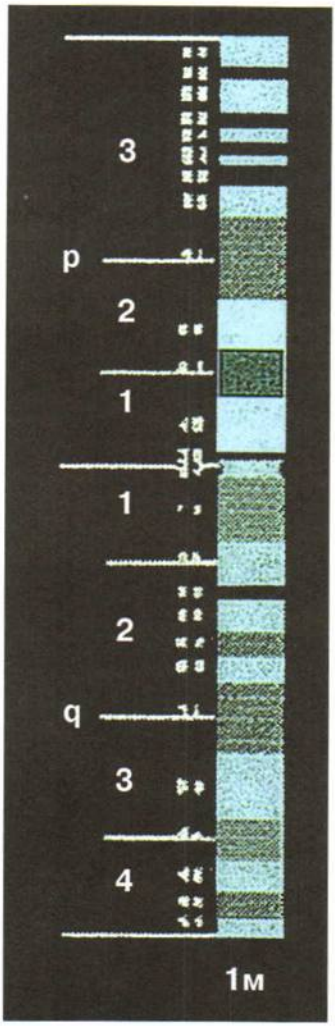


Рис. 182. Компьютерная диаграмма хромосомы при дифференциальной окраске (p, q — плечи хромосомы)

Гибридологический анализ предполагает подсчёт числа особей каждого класса в потомстве, полученном от определённого типа скрещивания. Такой подсчёт проводится по одному признаку, например по окраске семян.

Таким образом, гибридологический метод требует соблюдения определённых условий.

1. При подборе родительских пар в каждом случае учитывается только определённое количество альтернативных признаков: одна, две, три пары.

2. Анализируют наследование отдельных альтернативных признаков в нескольких поколениях.

3. Проводят точный количественный учёт наследования каждого признака в каждом поколении.

4. Статистически достоверные результаты характера наследования признаков получаются только при анализе их проявления у достаточно большого количества потомков.

До возникновения в 50-х гг. XX в. молекулярной генетики гибридологический метод оставался единственным методом генетического анализа наследования признаков у организмов.

Цитологические методы. Они основаны на анализе кариотипа особей, изучении поведения хромосом в мейозе и качества образующихся гамет. С помощью микроскопа определяют число хромосом в клетках организма и в гаметах.

При изучении хромосомного набора учитывают следующие правила.

1. Число хромосом в соматических клетках каждого вида в норме постоянно.

2. У диплоидных организмов каждая хромосома в соматических клетках имеет пару — гомолога, т. е. все хромосомы парные. Гаплоидный набор хромосом у большинства организмов имеется только в гаметах.

3. Каждая хромосомная пара индивидуальна и отличается по своим параметрам от других. При окрашивании разные пары хромосом имеют различную дифференциальную окраску — чередование светлых и тёмных полос (рис. 182). Для систематизации и изучения кариотипа хромосомы располагают попарно по мере убывания их величины.

Цитологические методы позволили объяснить закономерности наследования, выявленные с помощью гибридологического метода.

Молекулярно-генетический метод основан на изучении структуры генов, их количества и последовательности расположения в молекулах ДНК в составе хромосом, на выявлении нуклеотидной последовательности отдельных генов, генных аномалий. Исследования на молекулярном уровне позволяют устанавливать ещё неизвестные закономерности, лежащие в основе организации геномов, помогают решить задачи в области медицины, селекции.

Методы генетики: гибридологический, цитологические, молекулярно-генетический; чистая линия; гибриды.

Вопросы и задания

1. Чем чистая линия организмов отличается от гибридов? Как можно получить гибриды?
2. Охарактеризуйте особенности каждого генетического метода, используемого в исследованиях наследственности и изменчивости организмов.
3. На каких уровнях организации живого возможно изучение закономерностей наследственности и изменчивости с помощью методов генетики?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 9

Генетика — наука о закономерностях наследственности и изменчивости организмов. Основой для развития генетики как науки стали опыты Г. Менделя с горохом посевным. Установленные им закономерности были переоткрыты К. Корренсом, Э. Чермаком и Г. Де Фризом. Исследования Т. Моргана позволили в 1914 г. сформулировать хромосомную теорию наследственности. Для выявления закономерностей наследственности и изменчивости учёные используют гибридологический, цитологические и молекулярно-генетический методы исследования.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Жизнь и деятельность Г. Менделя.
2. Краткая история становления и развития генетики.
3. Современные методы генетических исследований.

Глава 10. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

§ 49. Моногибридное скрещивание

Рассмотрите рис. 183. Какой признак у гороха посевного является доминантным, а какой — рецессивным? Сколько аллельных генов отвечает за проявление одного признака?

Закономерности наследования были впервые установлены Г. Менделем благодаря разработанному и применённому им гибридологическому методу. Для своих опытов Мендель выбрал две чистые линии гороха, отличающиеся друг от друга по одной паре признаков — окраске семян. Скрещивание особей, отличающихся по одной паре признаков, называют *моногибридным скрещиванием.*

Правило доминирования. В опытах использовались два сорта гороха — с жёлтыми и зелёными семенами. Исходные родительские особи были гомозиготными по каждому признаку, т. е. являлись чистыми линиями. В результате первого скрещивания Мендель получил гибридное потомство с одинаковой жёлтой окраской семян, т. е. все гибриды первого поколения оказались одинаковыми по фенотипу и похожими на одного из родителей (рис. 183). Признак, который проявился в первом поколении, — жёлтый цвет семян гороха. Другой признак — зелёный цвет — оказался рецессивным и не проявился у гибри-

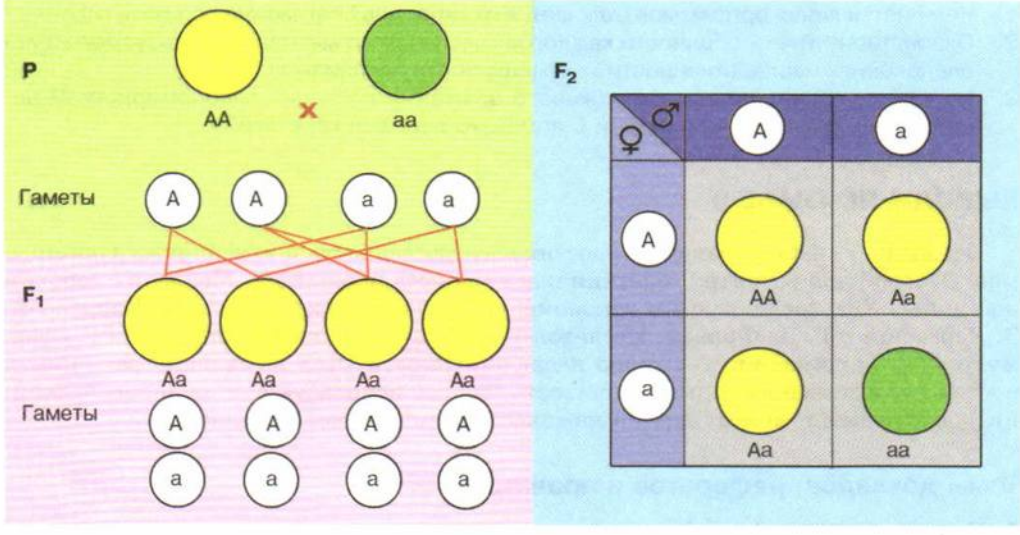


Рис. 183. Моногибридное скрещивание. Наследование окраски семян у гороха посевного

дов. Он был подавлен доминантным геном. Составим схему скрещивания. Обозначим доминантный признак (жёлтый цвет) — *A*, рецессивный признак (зелёный цвет) — *a*. Так как исходные родительские особи были гомозиготными (чистые линии), то генотип особей жёлтого цвета обозначим *AA*, а зелёного — *aa*. Гаметы гаплоидны и содержат только по одному гену из аллельной пары: соответственно *A* и *a*. Образовавшиеся гибриды F_1 имеют генотип *Aa*.

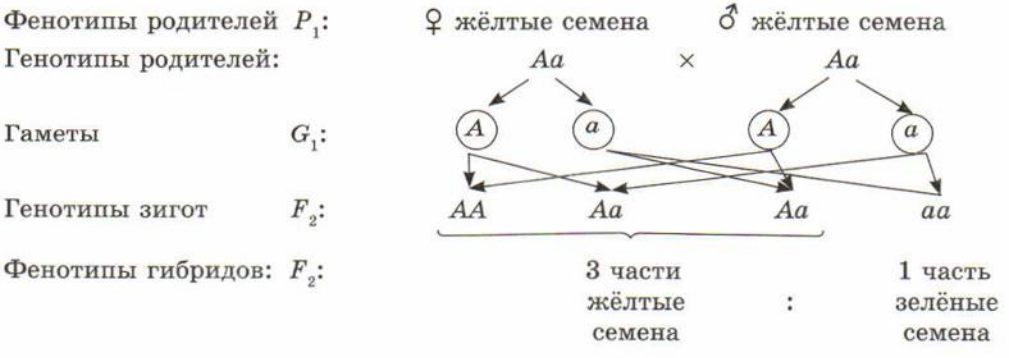
Схема первого скрещивания

На основании результатов скрещивания Мендель вывел первый закон.

Закон единообразия первого поколения, или *правило доминирования*: при скрещивании двух гомозиготных особей с альтернативными признаками в первом поколении все гибриды одинаковы по фенотипу и похожи на одного из родителей.

Правило расщепления. Для второго скрещивания были использованы гибриды первого поколения F_1 (см. рис. 183 и схему).

Схема второго скрещивания гибридов F_1



Гетерозиготные гибриды первого поколения (F_1) дают два типа гамет. При их попарном слиянии образовалось четыре вариата потомков (F_2). У основной части потомков $^3/_4$ сохранился доминантный признак жёлтой окраски семян, а у $^1/_4$ части потомков проявился рецессивный признак исходной родительской особи. Все потомки второго поколения, у которых в генотипе присутствует доминантный ген *A*, имели жёлтую окраску семян. Потомки с генотипом *aa* имели зелёную окраску семян. Таким образом, во втором поколении произошло расщепление признаков.

Г. Мендель провёл большое число опытов, исследуя характер наследования других признаков у гороха, и получил одинаковые результаты (табл. 10).

Таблица 10

Результаты опытов Г. Менделя

Признаки родительских особей	Характеристика признаков		Количество особей поколения F_2	Соотношение по фенотипу
	доминантные	рецессивные		
Окраска семян	Жёлтые	Зелёные	6022 : 2001	3,01 : 1
Форма семян	Гладкие	Морщинистые	5474 : 1850	2,96 : 1
Окраска плодов	Зелёные	Жёлтые	850 : 281	3,02 : 1
Форма плодов	Плоские	Выпуклые	882 : 299	2,95 : 1
Высота стебля	Высокий	Карликовый	787 : 277	2,84 : 1
Окраска цветков	Розовые	Белые	705 : 224	3,15 : 1
Положение цветков	Пазушные	Верхушечные	651 : 207	3,14 : 1

На основании полученных результатов Г. Мендель вывел второй закон.

Закон расщепления признаков: при скрещивании двух гетерозиготных особей (гибридов первого поколения) во втором поколении наблюдается расщепление признаков по фенотипу в соотношении 3 : 1, по генотипу — 1 : 2 : 1.

Цитологические основы моногибридного скрещивания. Наблюдая расщепление признаков у гибридов второго поколения, Г. Мендель пришёл к выводу: рецессивный ген не утрачивается и не растворяется, а лишь подавляется в гетерозиготном состоянии. При переходе в гомозиготное состояние он вновь проявляется в виде признака. Эту закономерность Г. Мендель назвал *гипотезой чистоты гамет*.

Цитологическое обоснование гипотезы было дано значительно позднее, когда были открыты хромосомы и изучены процессы деления клетки. Исследования показали, что в основе законов наследования лежит поведение хромосом в мейозе: гомологичные хромосомы в процессе мейоза попадают в разные гаметы.

Исходные родительские особи гомозиготны, т. е. аллельные гены в гомологичных хромосомах несут одинаковые признаки. Чистые родительские линии *AA* и *aa* дают только один тип гамет, так как содержат хромосому только с геном *A* или *a*. При слиянии гамет в зиготу попадают гомологичные хромосомы с альтернативными признаками, поэтому все полученные потомки являются гетерозиготными гибридами с генотипом *Aa*, но проявляется в фенотипе только доминантный признак (рис. 184).

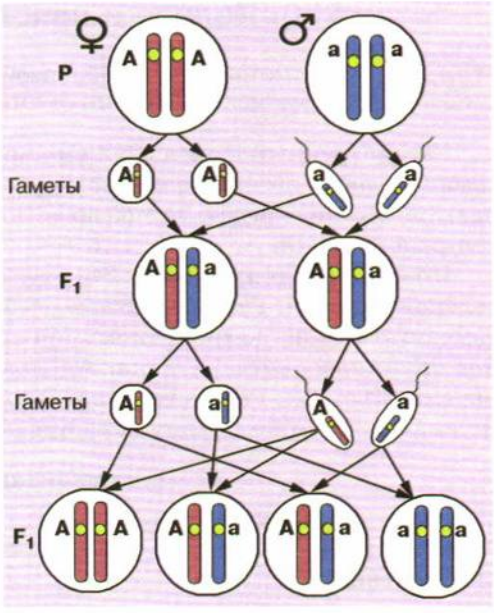


Рис. 184. Цитологические основы законов единообразия и расщепления при моногибридном скрещивании

Итак, гибриды первого поколения гетерозиготны и имеют генотип *Aa*, т. е. гомологичные хромосомы содержат аллели *A* и *a*. Так как при мейозе гомологичные хромосомы попадают в разные гаметы, то образуются два типа гамет: *A* и *a* (по формуле $2^n = 2^1 = 2$, где $n = 1$, одна пара гомологичных хромосом). В процессе оплодотворения происходит свободная комбинация двух типов гамет и образуются четыре варианта зигот с генотипами: *AA*, 2*Aa* и *aa*. В фенотипе проявляются только два признака, причём потомков с доминантным признаком в три раза больше, чем с рецессивным.

Моногибридное скрещивание, закон единообразия первого поколения (правило доминирования), закон расщепления признаков, гипотеза чистоты гамет.

Вопросы и задания

1. Почему закон единообразия соблюдается только в первом поколении при скрещивании чистых линий? Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Почему при скрещивании гибридов первого поколения происходит расщепление признаков? Всегда ли оно имеет место? Ответ проиллюстрируйте примерами.
3. Какое объяснение получила гипотеза чистоты гамет в настоящее время?
4. Зная, как расходятся гомологичные хромосомы в мейозе, объясните причину расщепления признаков во втором поколении.

§50. Полное и неполное доминирование

Рассмотрите рис. 185. Какой признак является доминантным, а какой — рецессивным? Какими генотипами обладают родительские особи?

Рассмотренный в предыдущем параграфе пример с наследованием окраски семян у гороха посевного иллюстрирует явление доминирования, однако встречаются случаи, когда у гетерозигот доминантный ген не полностью подавляет ген рецессивный.

Полное доминирование. Ген жёлтой окраски семян подавил проявление зелёной окраски. Гетерозиготные особи имели такой же фенотип, как и особи, гомозиготные по доминантному признаку. В данном случае имело место *полное доминирование* признака. Аналогичные результаты были получены и на других объектах. Рассмотрим наследование окраски шерсти у морских свинок (рис. 185). Запишем схему скрещивания, используя данные рисунка.

Схема скрещивания морских свинок

Первое скрещивание

Фенотипы	P:	♀ чёрная шерсть		♂ белая шерсть
Генотипы:		AA	×	aa
Гаметы	G:	(A)		(a)
Гибриды	F_1:	Aa (чёрная шерсть)		

Второе скрещивание

	P_1:	♀ Aa	×	♂ Aa
	G:	(A) (a)		(A) (a)
	F_2:			

Решётка Пеннета

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Расщепление по генотипу: 1 AA : 2 Aa : 1 aa.

Расщепление по фенотипу: 3 (чёрная шерсть) : 1 (белая шерсть).

В этом случае, как и в случае с наследованием окраски семян гороха, имеет место полное доминирование признака, т. е. чёрной окраски шерсти.

Для удобства анализа результатов скрещивания гибридов принято использовать решётку, предложенную английским учёным Р. Пеннетом. По вертикали в решётку Пенетта записывают всегда гаметы женской особи, а по горизонтали — мужской. В клетках решётки записывают генотипы зигот, полученных в результате сочетания гамет.

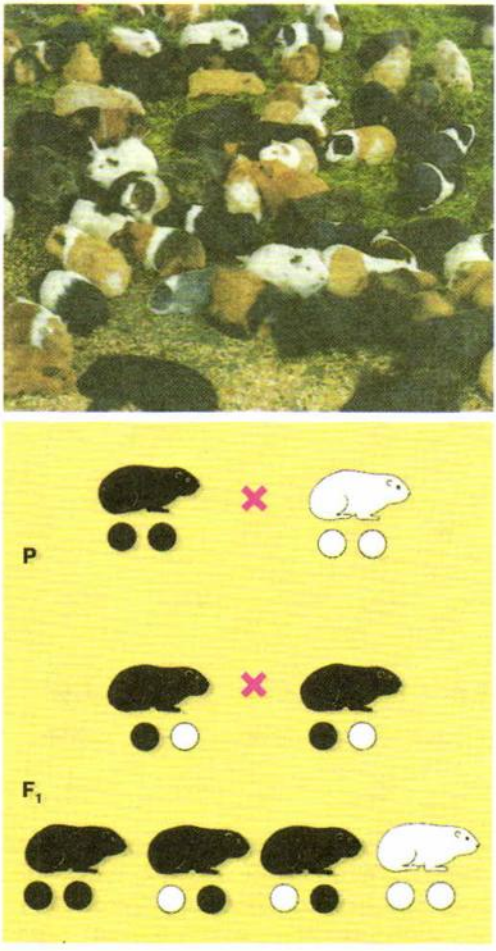


Рис. 185. Моногибридное скрещивание. Наследование окраски шерсти у морских свинок

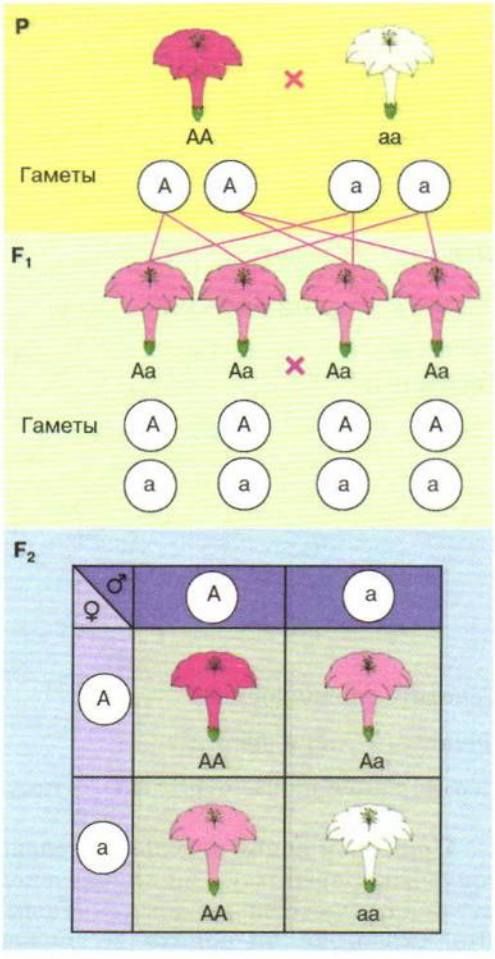


Рис. 186. Неполное доминирование. Наследование окраски цветков у растения ночная красавица

Неполное доминирование. Доминантный признак не всегда полностью подавляет рецессивный, поэтому возможно появление промежуточных признаков. Например, при скрещивании двух чистых линий растений ночной красавицы с красными и белыми цветками первое поколение гибридов оказывается с розовыми цветками. Происходит *неполное доминирование* окраски, красный цвет частично подавляет белый. Во втором поколении расщепление признаков по фенотипу оказывается равным расщеплению по генотипу (рис. 186).

Схема скрещивания растений ночной красавицы

Первое скрещивание

Фенотипы родителей P:		♀ красные цветки		♂ белые цветки
Генотипы:		AA	×	aa
Гаметы	G:	(A)		(a)
Генотип поколения	F_1:		Aa	
Фенотип гибридов	F_1:		розовые цветки	

Второе скрещивание

Гибриды	P_1:	♀ розовые цветки		♂ розовые цветки
Генотипы:		Aa	×	Aa
Гаметы	G:	(A) (a)		(A) (a)

F_2:

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Генотипы гибридов	F_2:	*1 AA*		*2 Aa*		*1 aa*
Фенотипы гибридов	F_2:	красные		розовые		белые
Соотношение по фенотипу и генотипу:		1	:	2	:	1

Примером неполного доминирования у животных является наследование голубого оперения у кур андалузской породы: чёрное и белое оперения являются соответственно доминантным и рецессивным признаками (рис. 187). При скрещивании родительской пары с альтернативными признаками у потомков первого поколения развивается так называемое голубое оперение. При скрещивании гибридов в потомстве происходит расщепление признаков по трём генотипам: (*AA*) чёрное, (*aa*) белое и (*Aa*) голубое оперение.

У человека неполное доминирование проявляется при наследовании признака серповидно-клеточной анемии. В норме эритроциты человека имеют форму двояковогнутого диска. При серповидно-клеточной анемии они приобретают вид серпа. Такие эритроциты не могут связывать достаточное количество кислорода, поэтому организм постоянно испытывает недостаток кислорода. Дети, страдающие этим заболеванием, погибают в раннем возрасте. У гетерозигот заболевание не проявляется, так как основное количество эритроцитов имеет нормальную форму, и только часть — изменённую (рис. 188).

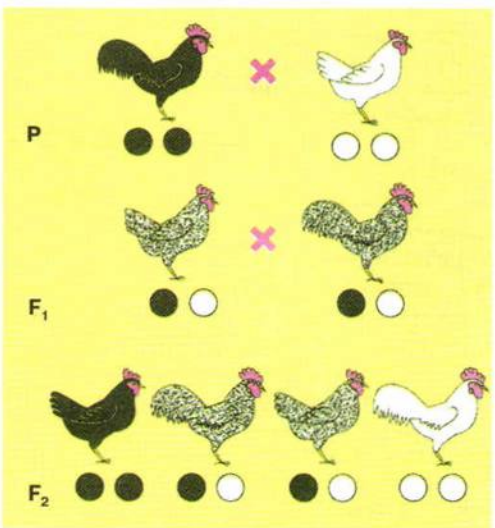


Рис. 187. Неполное доминирование. Наследование окраски оперения у кур андалузской породы

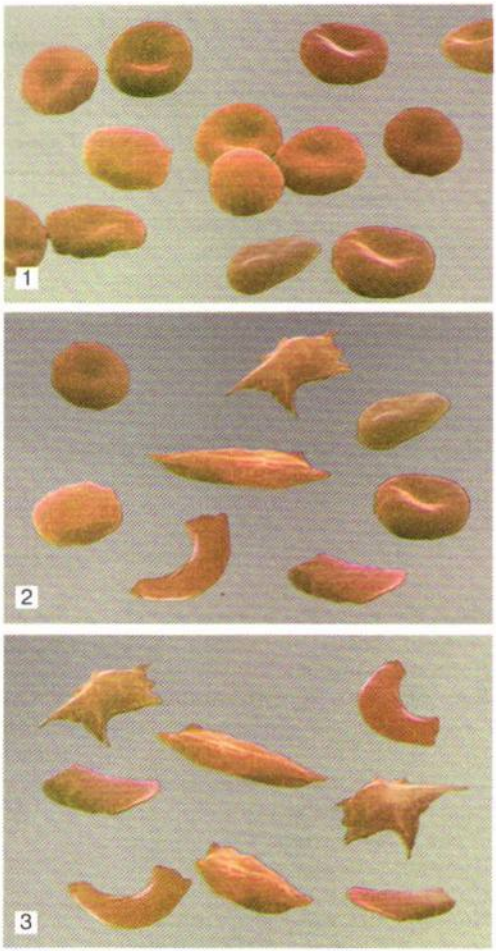


Рис. 188. Неполное доминирование при серповидно-клеточной анемии: *1* — нормальные эритроциты (*AA*); *2* — гетерозиготы (*Aa*); *3* — аномальные эритроциты (*aa*)

Для многих организмов определены доминантные и рецессивные признаки, характер доминирования признаков — полное или неполное.

Ниже приведены примеры некоторых доминантных и рецессивных признаков для разных организмов (табл. 11, 12).

Таблица 11

Полное доминирование

Доминантный признак	Рецессивный признак
Горох посевной	
Жёлтая окраска семян Гладкая поверхность семян Розовая окраска венчика	Зелёная окраска семян Морщинистая поверхность семян Белая окраска венчика (отсутствие)
Пазушный цветок Высокий рост	Верхушечный цветок Карликовый рост
Томат	
Шаровидная (круглая) форма плода Красная окраска плода Высокий стебель Пурпурный стебель	Грушевидная форма плода Жёлтая окраска плода Низкий (карликовый) стебель Зелёный стебель
Овёс	
Раннеспелость Нормальный рост Устойчивость против ржавчины	Позднеспелость Гигантский рост Поражаемость ржавчиной
Дрозофила	
Красный цвет глаз Серая окраска тела Нормальные крылья Нормальные крылья Нормальные крылья	Киноварный (вишнёвый) цвет глаз Чёрная окраска тела Зачаточные крылья Закрученные крылья Загнутые крылья
Морская свинка	
Чёрная окраска шерсти Чёрная окраска шерсти Длинная шерсть Мохнатая (волнистая) шерсть	Белая окраска шерсти (отсутствие) Коричневая окраска шерсти Короткая шерсть Гладкая шерсть
Куры	
Наличие гребня Оперённые ноги	Отсутствие гребня Неоперённые (голые) ноги

Окончание табл. 11

Доминантный признак	Рецессивный признак
Кролик	
Серая окраска шерсти Чёрная окраска шерсти Мохнатая шерсть	Чёрная окраска шерсти Белая окраска шерсти (отсутствие) Гладкая шерсть
Крупный рогатый скот	
Чёрная окраска шерсти Комолость (безрогость) Белая голова	Красная окраска шерсти Рогатость Сплошная окраска шерсти

Таблица 12

Неполное доминирование

Признаки гомозиготных особей		Признаки гетерозиготных особей
доминантные	**рецессивные**	**промежуточные**
Земляника		
Красный плод	Белый плод	Розовый плод
Душистый горошек (чина)		
Красный цветок	Белый цветок	Розовый цветок
Львиный зев		
Красный цветок Широкий лист	Белый цветок Узкий лист	Розовый цветок Лист средней ширины
Куры		
Чёрное оперение Курчавое оперение	Белое оперение Гладкое оперение	Голубое оперение Слабокурчавое оперение
Овцы		
Длинные уши	Отсутствие ушей	Короткие уши
Человек		
Курчавые волосы Нормальные эритроциты	Прямые волосы Эритроциты серповидные	Волнистые волосы Часть эритроцитов серповидные

Решение задач по генетике. Знание законов наследственности позволяет определить характер наследования признаков, генотипы исходных родительских форм, предположить возможные результаты скрещивания. Для решения генетических задач можно воспользоваться следующим алгоритмом.

Алгоритм решения задач по генетике

Первый вариант. Решение прямых задач: известны генотипы родителей, необходимо определить генотипы и фенотипы ожидаемого потомства.

Для решения задачи следует составить схему, аналогичную тем, что использовались для записи результатов скрещивания при полном или неполном доминировании.

1. Введите буквенное обозначение доминантного и рецессивного признаков. Запишите генотипы особей с доминантным и рецессивным признаками или гетерозигот.

2. Запишите гаметы, которые образуют данные особи.

3. Составьте схему скрещивания и определите генотипы и фенотипы потомков.

Второй вариант. Решение обратных задач: даны результаты скрещивания, фенотипы родителей и полученного потомства. Необходимо определить генотипы родителей и потомства.

1. Определите доминантный и рецессивный признаки по результату скрещивания F_1 и F_2 (по рисунку, если он дан, или условию задачи).

2. Введите буквенные обозначения доминантного и рецессивного признаков.

3. Запишите генотип родительской особи с рецессивным признаком или особи с известным по условию задачи генотипом и её гаметы.

4. Запишите генотипы гибридов F_1, учитывая, что один из генов наследуется от особи с рецессивным признаком.

5. Запишите гаметы родительской особи с доминантным признаком, исходя из генотипа гибридов F_1.

6. Запишите генотип особи с доминантным признаком.

7. Составьте схему второго скрещивания. Запишите генотипы гибридов F_1 и их гаметы в решётку Пеннета по горизонтали и вертикали.

8. Запишите генотипы потомства в клетках пересечения гамет. Определите соотношение фенотипов в поколении F_2.

В качестве примера решим задачу.

Задача. При скрещивании двух сортов земляники с красными и белыми плодами все плоды первого поколения имели розовую окраску. При скрещивании гибридов первого поколения во втором поколении оказалось 17 растений с красными плодами, 37 с розовыми и 15 с белыми. Определите генотипы родителей и потомства F_1 и F_2.

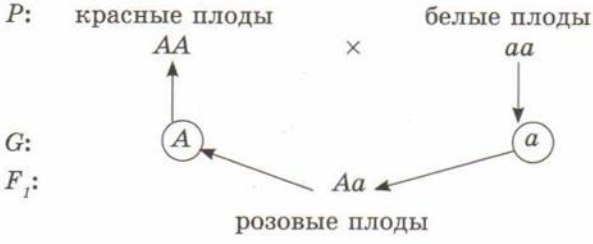
Решение

1. Составим схему скрещивания, используя данные по фенотипам, известные по условию задачи.

P:	красные плоды	×	белые плоды
F_1:		розовые плоды	
P_1:	розовые плоды	×	розовые плоды
F_2:	17 красных	37 розовых	15 белых плодов

2. Определим доминантный и рецессивный признаки и введём буквенные обозначения. В первом поколении плоды имели розовую окраску, во втором поколении только 15 особей имели белую окраску, а 37 особей — розовую. Следовательно, белая окраска — рецессивный признак *a*, красная окраска — доминантный признак *A*. Гибриды имеют розовую окраску плодов, значит, в данном случае имеет место неполное доминирование.

3. Запишем генотипы особей в схеме скрещивания (стрелками показана последовательность действий). Вначале запишем генотип особи с рецессивным признаком и её гаметы. Гамета *a* при скрещивании попадает к гибридам F_1. У растений с розовыми плодами вторым должен быть ген *A*, так как проявляется розовая окраска. Этот ген наследуется от растений с красными плодами, которые дают гаметы *A*. Поскольку всё поколение F_1 единообразно, то особи с красными плодами дают только один тип гамет, а их генотип — *AA*.



4. Составим схему второго скрещивания. Запишем генотипы гибридов F_1, их гаметы и подставим в решётку Пеннета. Определим генотипы гибридов F_2 и подставим их в результаты скрещивания.

P_1: розовые плоды × розовые плоды

Aa × *Aa*

G: (*A*) (*a*) (*A*) (*a*)

♀ \ ♂	*A*	*a*
A	*AA*	*Aa*
a	*Aa*	*aa*

F_2: 17 красных (1 *AA*, 2 *Aa*) 37 розовых (*Aa*) 15 белых (1 *aa*)

Доминирование: полное, неполное.

Вопросы и задания

1. Какое доминирование называют полным? Приведите соответствующие примеры. Какое доминирование называют неполным? Приведите примеры.
2. Чем отличается наследование признаков при полном и неполном доминировании? При ответе на вопрос сравните результаты второго скрещивания в обоих случаях.
3. Можно ли вывести голубую (андалузскую) породу кур? Ответ поясните.
4. Решите задачи.
   1. При скрещивании аквариумных рыб барбусов с простой и золотистой окраской появилось потомство, все особи которого имели простую окраску. Определите доминантный и рецессивный признаки, генотипы родителей и гибридов первого поколения. Какие признаки будут иметь потомки второго поколения, полученные при скрещивании гибридов первого поколения?
   2. У собак чёрный цвет шерсти доминирует над коричневым. От скрещивания чёрной самки с коричневым самцом было получено 4 чёрных и 3 коричневых щенка. Определите генотипы родителей и потомства.

Дополнительная информация

Иногда результаты расщепления признаков во втором поколении могут отклоняться от ожидаемых (3 : 1 — при полном доминировании, 1 : 2 : 1 — при неполном доминировании). Это связано с тем, что в некоторых случаях гомозиготы по одному из признаков могут оказаться нежизнеспособными. В этом случае говорят о *летальных генах*. Например, серые каракульские овцы, гомозиготные по доминантному признаку серой окраски, погибают при рождении из-за недоразвития желудка. Другим примером доминантного летального гена является брахидактилия (укороченные пальцы) у человека. Гомозиготы по данному гену погибают на ранних стадиях развития зародыша, а признак проявляется только у гетерозигот.

§51. Анализирующее скрещивание

Вспомните, при моногибридном скрещивании у особей с какими генотипами наблюдается расщепление признаков во втором поколении.

Для предсказания результатов скрещивания при выведении сорта растения или породы животных необходимо точно знать генотипы родителей по желаемому признаку. Зная, какой из признаков рецессивный, можно с уверенностью определить генотип особи с таким признаком. Для проявления рецессивного признака особь должна быть гомозиготной по рецессивным аллелям, следовательно, её генотип определяется по фенотипу и соответствует *aa*. Особи с доминантными признаками при одинаковом фенотипическом проявлении могут иметь различные варианты генотипов: *AA* (гомозиготные особи) или *Aa* (гетерозиготные особи). Поэтому определить генотипы особей с доминантным признаком по фенотипу невозможно: гомозиготы и гетерозиготы практически неотличимы, если имеет место полное доминирование.

Для определения генотипа особей с доминантным признаком проводится анализирующее скрещивание.

Анализирующее скрещивание — это скрещивание особи с доминантным признаком, но неизвестным генотипом, с особью, гомозиготной по рецессивному признаку, генотип которой всегда *aa*. По результату скрещивания определяется генотип особи с доминантным признаком.

I вариант. Если при скрещивании особи с доминантным признаком с рецессивной гомозиготной особью по данному признаку получают единообразное потомство, то анализируемая особь с доминантным признаком гомозиготна.

Схема скрещивания

Фенотипы	*P*:	доминантный признак		рецессивный признак
Генотипы:		*Ax*	×	*aa*
Гаметы	*G*:	(*A*) (*x*)		(*a*)
Поколение	F_1:		*Aa*	

Если потомство единообразно, то $x = A$, $Ax = AA$.

При единообразии потомков каждая родительская особь даёт только один тип гамет. Следовательно, особь с доминантным признаком гомозиготна и имеет генотип *AA*.

II вариант. Если при скрещивании особи с доминантным признаком с рецессивной гомозиготой полученное потомство даёт расщепление 1 : 1, то исследуемая особь с доминантным признаком гетерозиготна.

Схема скрещивания

Фенотипы	*P*:	доминантный признак		рецессивный признак
Генотип:		*Ax*	×	*aa*
Гаметы	*G*:	(*A*) (*x*)		(*a*)
Поколение	F_1:		*Aa* : *aa*	

Если у потомства наблюдается расщепление признаков, то $x = a$, $Ax = Aa$.

В случае расщепления признаков у потомков F_1 родительская особь с доминантным признаком должна образовывать два типа гамет: *A*, *a*. Следовательно, она гетерозиготна по генотипу.

Анализирующее скрещивание часто используют в селекции растений и животных для определения генотипа особи с доминантным признаком и выведения чистой линии. В качестве примера решим задачу.

Задача. Коричневого самца мыши скрестили с двумя чёрными самками. Скрещивание проводили в трёх повторах. У первой самки в потомстве оказалось 13 коричневых и 15 чёрных мышей. У второй самки всё потомство (25 мышей) имело только чёрную окраску. Определите генотипы родителей, зная, что чёрная окраска доминирует над коричневой.

Решение. Коричневый самец гомозиготен по рецессивному признаку, следовательно, его генотип *aa*. У чёрных самок присутствует доминантный ген *A*. Составим схему скрещивания.

I вариант

Фенотипы	*P*:	чёрная самка		коричневый самец
Генотипы:		*Ax*	×	*aa*
Гаметы	*G*:	(*A*) (*x*)		(*a*)
Потомство	F_1:	13 коричневых мышей	:	15 чёрных мышей
Генотипы:		*Aa*		*aa*

В потомстве наблюдалось расщепление, следовательно, чёрная самка была гетерозиготной. Генотип чёрной самки *Aa*.

II вариант

Фенотипы	*P*:	чёрная самка		коричневый самец
Генотипы:		*Ax*	×	*aa*
Гаметы	*G*:	(*A*) (*x*)		(*a*)
Потомство	F_1:	25 чёрных мышей		
Генотип:		*Aa*		

Так как потомство единообразно, то чёрная самка была гомозиготной и имела генотип *AA*.

Анализирующее скрещивание.

Вопросы и задания

1. В чём заключается сущность анализирующего скрещивания? Почему это скрещивание проводится с обязательным участием особи, гомозиготной по рецессивному признаку? Проиллюстрируйте свой ответ примерами.
2. Почему при анализирующем скрещивании нельзя использовать особь, гомозиготную по доминантному признаку? Проиллюстрируйте свой ответ схемой скрещивания.
3. Решите задачи.
   1. У мышей длинные уши наследуются как доминантный признак, а короткие — как рецессивный. Скрестили самца с длинными ушами с самкой, имеющей короткие уши. В F_1 всё потомство получилось с длинными ушами. Определите генотип самца.
   2. Шесть серых кроликов-самок скрестили с рецессивным гомозиготным чёрным самцом. В пяти случаях всё потомство состояло из серых кроликов. В одном случае среди девяти кроликов в потомстве оказалось 5 серых и 4 чёрных. Составьте схемы скрещивания для каждого случая. Определите генотипы родителей и потомков во всех случаях скрещивания.

§ 52. Дигибридное скрещивание

Рассмотрите рис. 189 и определите, по скольким парам альтернативных признаков производится скрещивание. Какие признаки являются доминантными, а какие — рецессивными?

В своих опытах Г. Мендель изучал характер наследования одновременно двух пар признаков: окраски и формы семян гороха. Скрещивание особей, отличающихся по двум парам признаков, называют *дигибридным скрещиванием*. Оно позволяет установить, как наследование одного признака влияет на характер наследования другого.

Независимое комбинирование признаков. Г. Мендель для дигибридного скрещивания брал особей, гомозиготных по двум парам признаков, так же как и при моногибридном скрещивании. Исследования каждого из признаков, проведённые Менделем ранее, позволили установить, что гладкая форма и жёлтая окраска являются доминантными, а морщинистая форма и зелёная окраска семян — рецессивными признаками. Для обозначения генов, отвечающих за окраску и форму семян, соответственно использовались буквы *A* или *a*, *B* или *b*: жёлтая окраска семян — *A*, зелёная окраска семян — *a*; гладкая форма семян — *B*, морщинистая форма семян — *b*.

Так как исходные родительские особи были гомозиготными по обоим признакам, их генотипы обозначим соответственно *AABB* и *aabb*. Вам уже известно, что гомозиготная особь даёт только один тип гамет. Поскольку в этом случае имеются две пары генов, гаметы будут содержать по одной аллели из каждой пары. Составим схему скрещивания.

Схема первого скрещивания

Фенотипы	*P*:	жёлтые гладкие семена		зелёные морщинистые семена
Генотипы:		*AABB*	×	*aabb*
Гаметы	*G*:	(*AB*)		(*ab*)
Генотип	F_1:	*AaBb*		
Фенотип	F_1:	жёлтые гладкие семена		

В результате скрещивания двух чистых линий все гибриды первого поколения оказались одинаковыми и похожими на одного из родителей (рис. 189). Следовательно, закон единообразия первого поколения соблюдается и в случае дигибридного скрещивания.

Для второго скрещивания были взяты гибриды первого поколения. В результате были получены четыре фенотипические группы в соотношении 9:3:3:1. I группа — растения с жёлтой окраской семян и гладкой формой

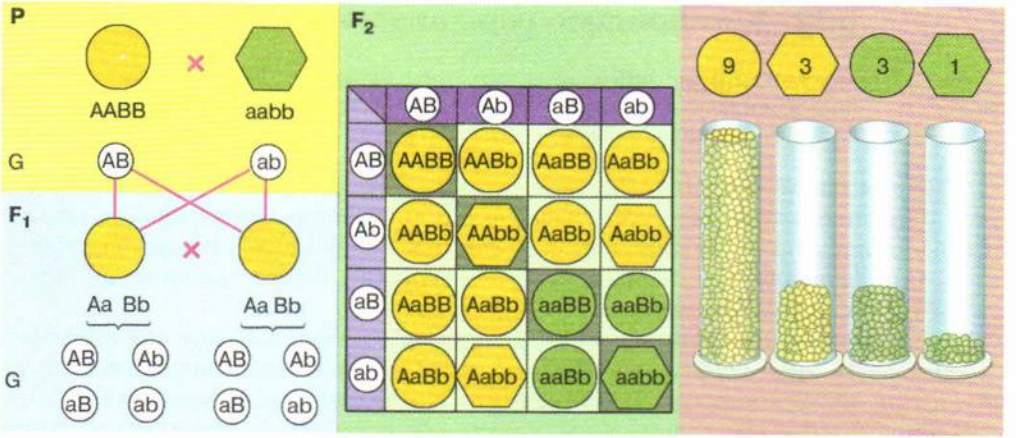


Рис. 189. Дигибридное скрещивание. Наследование окраски и формы семян у гороха посевного

(доминантные по двум парам признаков); II — с жёлтой окраской и морщинистой формой (доминантные по окраске и рецессивные по форме); III — зелёные семена гладкой формы (рецессивные по окраске и доминантные по форме); IV — с зелёной окраской и морщинистые (рецессивные по двум парам признаков). Вторая и третья группы отличались новыми комбинациями признаков.

На основании результатов составим схему скрещивания. Гибриды дигетерозиготны, поэтому образуют четыре типа гамет. Для определения всех возможных комбинаций генотипов F_2 построим решётку Пеннета.

Схема второго скрещивания гибридов

Фенотипы P_1: жёлтые гладкие семена × жёлтые гладкие семена

Генотипы: *AaBb* × *AaBb*

Гаметы G_1: (*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*) × (*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)

F_2:

♀ \ ♂	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
AB	*AABB*	*AABb*	*AaBB*	*AaBb*
Ab	*AABb*	*AAbb*	*AaBb*	*Aabb*
aB	*AaBB*	*AaBb*	*aaBB*	*aaBb*
ab	*AaBb*	*Aabb*	*aaBb*	*aabb*

Жёлтые гладкие семена — 9 *A_B_*; жёлтые морщинистые семена — 3 *A_ bb*; зелёные гладкие семена — 3 *aaB_*; зелёные морщинистые семена — 1 *aabb*.

Две пары признаков у гороха — цвет и окраска семян — наследовались в следующем поколении независимо друг от друга.

На основании результатов опыта Мендель вывел третий закон.

Закон независимого наследования признаков: при скрещивании гибридов первого поколения, различающихся по двум парам признаков, во втором поколении наследование по каждой паре признаков идёт независимо друг от друга. В результате образуются четыре фенотипические группы в соотношении 9 : 3 : 3 : 1, т. е. появляются группы с новыми сочетаниями признаков.

Цитологические основы дигибридного скрещивания. Объясним закон независимого наследования признаков с точки зрения поведения хромосом в мейозе. Допустим, у каждой особи имеется только две пары хромосом. Гены двух пар признаков находятся в негомологичных хромосомах. У гомозиготных особей в процессе мейоза образуется только один тип гамет, содержащих по одной из каждой пары негомологичных хромосом. В процессе оплодотворения диплоидный набор хромосом восстанавливается, и генотип гибридов представляет следующее сочетание: *AaBb*.

Гибридные особи дают четыре типа гамет (по формуле $2^2 = 4$, где степень 2 означает две пары хромосом). Так как негомологичные хромосомы расходятся произвольно, независимо друг от друга, то образуются четыре типа гамет со следующим сочетанием аллелей: *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Слияние попарно четырёх типов гамет каждой особи даёт 16 вариантов случайного оплодотворения (рис. 190).

Если учитывать только один из признаков — окраску или цвет, то расщепление по каждой паре признаков происходит в соотношении 3 : 1. Жёлтых

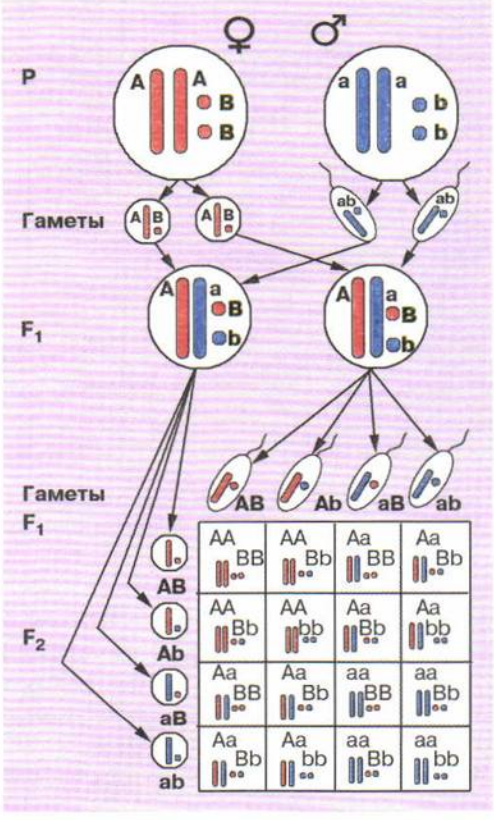


Рис. 190. Цитологические основы законов единообразия и независимого наследования признаков при дигибридном скрещивании

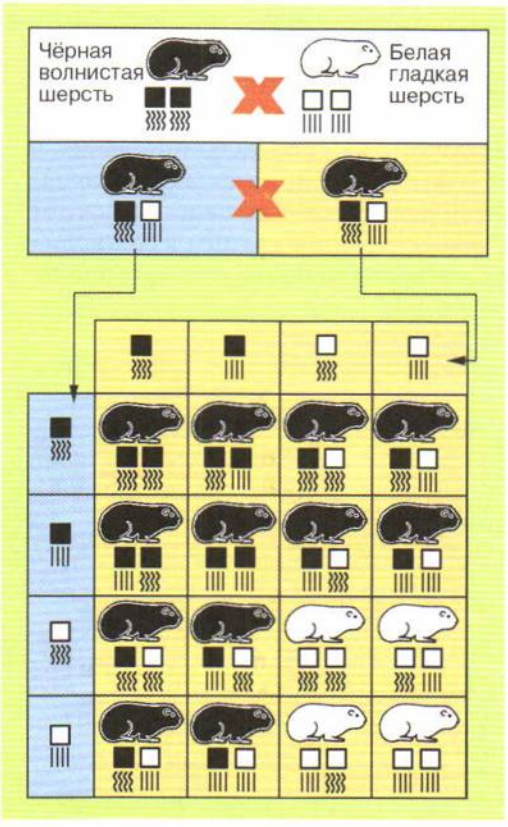


Рис. 191. Дигибридное скрещивание. Наследование окраски и качества шерсти у морских свинок

семян — $^3/_4$, зелёных семян — $^1/_4$; гладких семян — $^3/_4$, морщинистых семян — $^1/_4$. Закон расщепления по одной паре признаков действует и в этом случае. Вероятность сочетания двух пар признаков в потомстве F_2 составляет: жёлтые гладкие семена — $^3/_4 \cdot {}^3/_4 = {}^9/_{16}$; жёлтые морщинистые семена — $^3/_4 \cdot {}^1/_4 = {}^3/_{16}$; зелёные гладкие семена — $^1/_4 \cdot {}^3/_4 = {}^3/_{16}$; зелёные морщинистые семена — $^1/_4 \cdot {}^1/_4 = {}^1/_{16}$.

При дигибридном скрещивании в поколении F_2 по фенотипу выделяют четыре группы:

$$9\ A_B_ : 3\ A_bb : 3\ aaB_ : 1\ aabb.$$

Это соотношение называют *фенотипическим радикалом* дигибридного скрещивания, его используют при решении задач.

Аналогичным образом наследуется окраска и характер шерсти у морских свинок (рис. 191). Чёрный цвет и мохнатая (волнистая) шерсть доминируют над белым цветом и гладкой шерстью. В потомстве гибридов второго поколения наблюдается расщепление по фенотипу в соотношении 9 : 3 : 3 : 1. Так же как и в первом скрещивании, в поколении F_2 у морских свинок образуются четыре фенотипические группы.

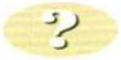
Такое расщепление по фенотипу наблюдается только в случае, если гены двух признаков располагаются в разных парах (негомологичных) хромосом. В случае расположения генов в одной хромосоме третий закон Менделя не выполняется. Это явление будет рассмотрено в следующем параграфе.

Дигибридное скрещивание, закон независимого наследования признаков, фенотипический радикал 9 A_B_ : 3 A_bb : 3 aaB_ : 1 aabb.

Вопросы и задания

1. Объясните с точки зрения поведения негомологичных хромосом в мейозе, почему при дигибридном скрещивании наследование по каждой паре признаков идёт независимо друг от друга.
2. Возможно ли независимое наследование каждой пары признаков в случае, если гены *A* и *B*, *a* и *b* будут находиться в одной хромосоме? Ответ обоснуйте.
3. Решите задачи.
   1. Нормальный рост у овса доминирует над гигантизмом, а раннеспелость — над позднеспелостью. Гены обоих признаков находятся в разных парах хромосом. Какими признаками будут обладать гибриды, полученные от скрещивания гетерозиготных по обоим признакам родителей? Каков фенотип родительских особей?
   2. Чёрный петух с хохлом скрещен с такой же курицей. В потомстве цыплята имели следующие фенотипы: 9 чёрных хохлатых; 3 чёрных без хохла; 3 бурых хохлатых; 1 бурый без хохла. Определите генотипы родителей и потомков. Объясните характер наследования данных признаков у кур. Какой закон Менделя проявляется в данном случае?
   3. У человека некоторые формы близорукости доминируют над нормальным зрением, а карий цвет глаз — над голубым. Гены этих признаков находятся в разных хромосомах. Какое потомство можно ожидать от брака близорукого кареглазого мужчины с голубоглазой женщиной, обладающей нормальным зрением? Определите все возможные генотипы родителей и потомства.

§ 53. Сцепленное наследование признаков



Вспомните, что происходит с гомологичными хромосомами в мейозе I. К чему приводит происходящий между ними кроссинговер?

Все опыты, проводимые Г. Менделем, относились к наследованию признаков, гены которых находились в разных парах гомологичных хромосом. Однако развитие цитологии и изучение кариотипа организмов позволило установить, что количество хромосом весьма ограниченно и исчисляется несколькими десятками, тогда как организм обладает тысячами различных признаков. Следовательно, в одной хромосоме должно располагаться множество генов, т. е. одна хромосома несёт целый ряд признаков. Как же наследуются признаки (гены), которые находятся в одной хромосоме?

Сцепленное наследование. Проблема наследования генов, расположенных в одной паре гомологичных хромосом, была решена Т. Морганом. В качестве объекта для генетических исследований была выбрана плодовая мушка дрозофила. Наличие у неё только четырёх пар хромосом и большого количества ярко выраженных альтернативных признаков обеспечило успешное решение поставленной задачи.

Сцепленное наследование — это наследование разных признаков, расположенных в одной хромосоме.

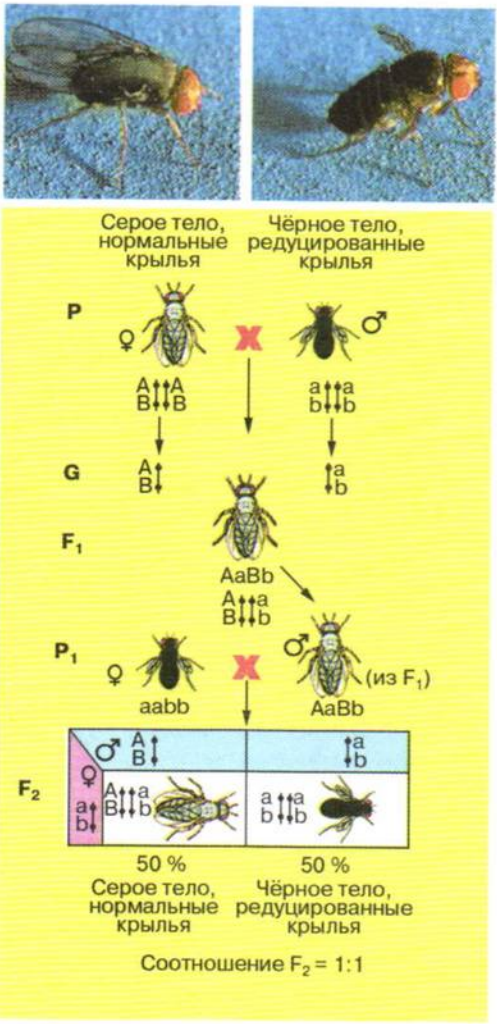


Рис. 192. Сцепленное наследование окраски тела и длины крыльев у дрозофилы (I вариант скрещивания)

Для скрещивания были взяты две чистые линии дрозофил: одна — с серым телом и нормальными крыльями, другая — с чёрным телом и редуцированными крыльями (рис. 192). Результаты первого скрещивания подтвердили закон единообразия первого поколения: все гибриды имели серое тело, нормальные крылья (*AaBb*). Далее было проведено скрещивание гибридов первого поколения с рецессивной гомозиготной особью (чёрное тело, редуцированные крылья) по двум парам признаков. Морган провёл скрещивание в двух вариантах.

I вариант скрещивания. В этом случае гибридом с доминантными признаками был самец. Проверялись два предположения.

1. Если гены, определяющие окраску тела и длину крыльев, находятся в разных хромосомах, то они будут наследоваться независимо друг от друга. В результате скрещивания должны образоваться четыре фенотипические группы в равных соотношениях: серое тело, нормальные крылья (25 %); серое тело, редуцированные крылья (25 %); чёрное тело, нормальные крылья (25 %); чёрное тело, редуцированные крылья (25 %).

2. Если две пары генов находятся в одной хромосоме, то они будут наследоваться совместно, или сцепленно друг с другом. В результате скрещивания мух дрозофил в их потомстве должны появиться особи только двух фенотипических групп: серое тело, нормальные крылья (50 %); чёрное тело, редуцированные крылья (50 %).

Результат скрещивания представлен на рис. 192. В потомстве оказались только две фенотипические группы. Расщепления признаков на четыре группы, как при дигибридном скрещивании, не наблюдалось.

Оказалось, что признаки формы крыльев и окраски тела у дрозофилы наследуются совместно, следовательно, гены этих признаков располагаются в одной паре гомологичных хромосом. При сцепленном наследовании двух признаков их проявление идёт по типу моногибридного скрещивания.

По результату скрещивания Т. Морган сделал выводы:

— одна хромосома несёт гены многих признаков;

— гены в хромосоме располагаются линейно;

— при делении клетки хромосомы переходят в гаметы целиком, не дробясь, — соответственно, признаки, гены которых располагаются в одной хромосоме, будут наследоваться совместно.

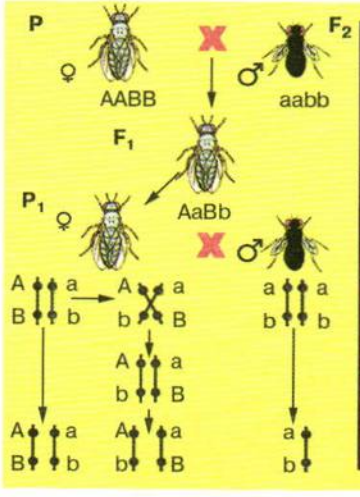
Эти выводы Т. Моргана послужили основой для формулирования *закона сцепленного наследования генов.*

> Гены, находящиеся в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются совместно, сцепленно.

Нарушение сцепленного наследования генов.

II вариант скрещивания. В этом варианте скрещивания Т. Морган поменял самку и самца. Теперь гетерозиготной была самка, а рецессивной гомозиготой — самец (рис. 193).

Во втором случае сцепление генов нарушилось. Аллели разных генов, расположенные в гомологичных хромосомах, разделились, и появились новые соче-



♂ \ ♀	Генотипы	Фенотипы особей	% особей
AB	AaBb	Серое тело, нормальные крылья	41,5
Ab	Aabb	Серое тело, редуцированные крылья	8,5
aB	aaBb	Чёрное тело, нормальные крылья	8,5
ab	aabb	Чёрное тело, редуцированные крылья	41,5

Рис. 193. Нарушение сцепленного наследования окраски тела и длины крыльев у дрозофилы (II вариант скрещивания)

тания генов, т. е. произошла *рекомбинация генов*. Появление рекомбинантных сочетаний объясняется тем, что в мейозе между гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер — обмен генами. Это явление наблюдается не всегда, поэтому количество кроссоверных особей значительно меньше, чем основных. У самцов дрозофилы кроссинговер не происходил, поэтому в первом варианте скрещивания рекомбинации генов не было.

На основании проведённого эксперимента Т. Морган сформулировал *закон нарушения сцепления между генами.*

Сцепление между генами нарушается в результате кроссинговера — рекомбинации генов в гомологичных хромосомах в процессе мейоза.

Открытые Т. Морганом законы сцепленного наследования генов и нарушения сцепления между генами позволили сформулировать ряд обобщений, которые легли в основу *хромосомной теории наследственности.*

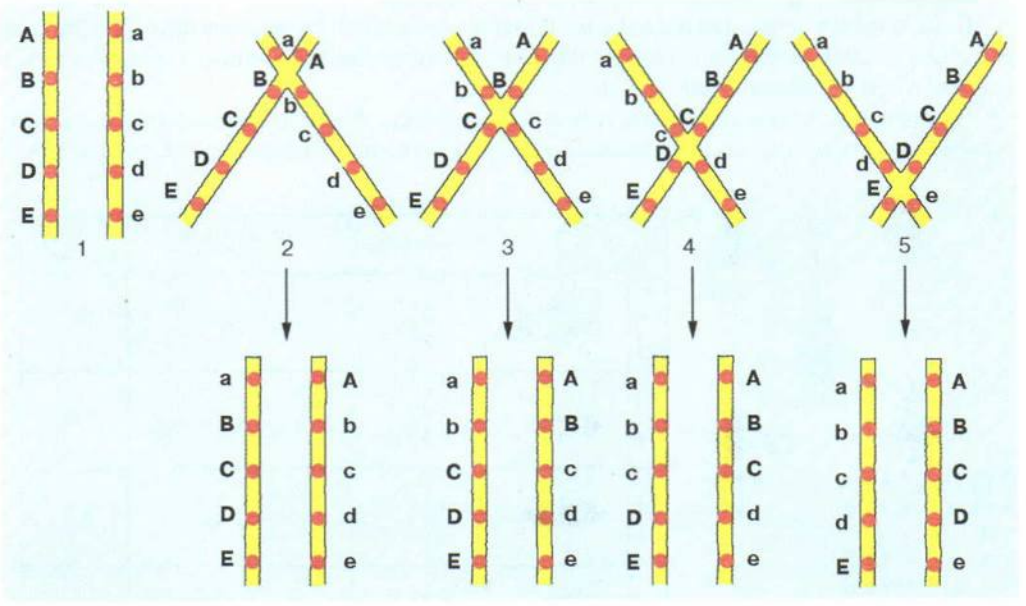


Рис. 194. Варианты кроссинговера между двумя гомологичными хромосомами. Если все возможные варианты сцепленного наследования пяти генов принять за 100 %, то вероятность нарушения сцепления между генами *A*—*E* составляет 4 · 100 : 5 = 80 %, а вероятность нарушения сцепления между генами *A*—*B* составляет 1 · 100 : 5 = 20 %

Основные положения хромосомной теории наследственности

1. Единицей наследственной информации является ген, локализованный в хромосоме.
2. Каждая хромосома содержит множество генов. Гены в хромосомах располагаются линейно.
3. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно, сцепленно.
4. Сцепление генов может нарушаться в процессе мейоза в результате кроссинговера, что увеличивает число комбинаций генов в гаметах.
5. В процессе мейоза гомологичные хромосомы, а следовательно, и аллельные гены попадают в разные гаметы.
6. Негомологичные хромосомы расходятся произвольно, независимо друг от друга и образуют различные комбинации в гаметах.

Генетические карты. После открытия кроссинговера на основании анализа его частоты в результате скрещивания был установлен принцип определения последовательности расположения генов в хромосоме. Это позволяет составлять *генетические карты* хромосом.

За единицу расстояния между генами принимается 1 % кроссинговера, эта величина названа *морганидой* (в честь Моргана). Чем дальше друг от друга располагаются гены в хромосоме, тем больше вероятность кроссинговера (рис. 194).

Допустим, частота рекомбинаций между генами *A* и *B* составляет 4 %. Это значит, что эти гены находятся на одной хромосоме на расстоянии четырёх морганид. Частота кроссинговера между генами *A* и *C* составляет 10 %, значит, ген *C* находится на расстоянии 10 морганид от гена *A*. Определить взаимное расположение генов *A*, *B*, и *C* на основании этих данных ещё невозможно, ибо гены *B* и *C* могут находиться как справа, так и слева от гена *A* в хромосоме. Необходимо

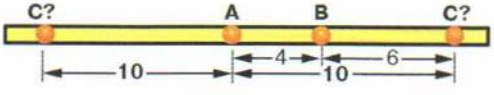


Рис. 195. Определение возможного положения в хромосоме генов *A*, *B*, *C*

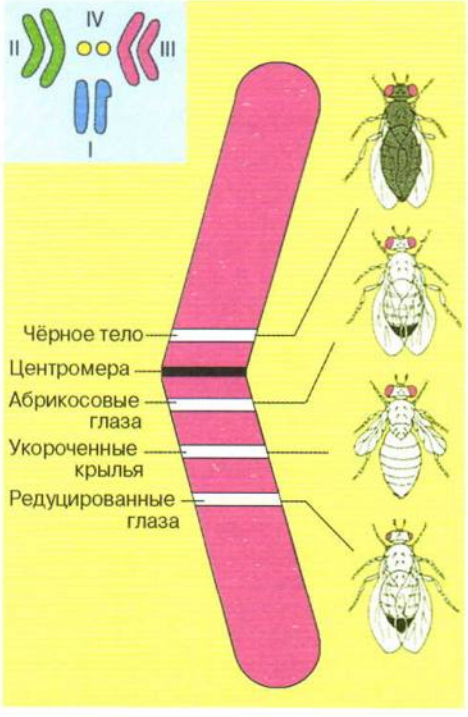


Рис. 196. Хромосомный набор и генетическая карта второй хромосомы дрозофилы

ещё знать частоту кроссинговера генов *C* и *B*. Допустим, она составляет 6 %, т. е. гены *C* и *B* находятся на расстоянии шести морганид. Вот теперь данных достаточно, чтобы построить генетическую карту трёх генов. Гены *A* и *C* наиболее удалены друг от друга, а ген *B* находится между генами *A* и *C*, так как расстояние $AB + BC = AC$ (рис. 195).

Для составления генетических карт всегда анализируется частота кроссинговера одновременно нескольких генов. Наибольшие трудности возникают при определении местоположения далеко отстоящих друг от друга генов. В этом случае число рекомбинаций бывает довольно сложно определить. Наиболее подробно хромосомные карты составлены для дрозофилы, мышей, кур, кукурузы, томата (рис. 196). В настоящее время совместными усилиями учёных-генетиков многих стран, в том числе и России, завершено составление генетических карт хромосом человека.

Закон сцепленного наследования генов, закон нарушения сцепления генов, рекомбинация генов, генетические карты, морганида, хромосомная теория наследственности.

Вопросы и задания

1. Что такое группа сцепления генов? От чего зависит количество групп сцепления у каждого вида организмов? Одинаковое ли количество групп сцепления будут иметь организмы одного вида? Ответ поясните.
2. Между какими хромосомами может происходить кроссинговер? К чему он приводит? Для ответа используйте рис. 194. Запишите типы гамет.
3. Что такое генетическая карта хромосомы? Как она составляется? В чём выражается расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме?
4. Решите задачи.
   1. У томатов гены, определяющие высоту стебля и форму плодов, сцеплены, причём высокий рост стебля доминирует над карликовостью, а шаровидная форма плодов над грушевидной. Какое потомство следует ожидать от скрещивания растения, гетерозиготного по обоим признакам, с карликовым растением с грушевидными плодами? Следует учесть, что кроссинговер между генами не происходит.
   2. В лаборатории при неоднократном скрещивании гетерозиготных серых длиннокрылых самок мух дрозофил с чёрным короткокрылым самцом в потомстве оказалось 83 серые длиннокрылые мухи, 79 чёрных короткокрылых, 18 чёрных длиннокрылых, 17 серых короткокрылых. Определите генотип родителей и потомства. Объясните причину возникновения четырёх фенотипических групп особей.
   3. У человека катаракта (помутнение хрусталика) и полидактилия (шестипалость) обусловлены сцепленными доминантными генами. Ген катаракты может быть сцеплен как с геном, определяющим нормальное строение кисти, так и с геном полидактилии. Мужчина унаследовал катаракту от матери, а полидактилию от отца. Его жена нормальна по всем признакам. Какие аномалии можно ожидать у детей в этой семье? Сцепленные гены кроссинговера не обнаруживают.

§54. Генетика пола

Рассмотрите рис. 197. Чем отличаются друг от друга хромосомные наборы самца и самки дрозофилы?

Самые заметные различия между особями одного вида — это различия по половому признаку. Пол определяет развитие многих органов, проявление различных признаков. Одним из наиболее весомых доказательств влияния хромосом на проявление наследственности явилось открытие различий в хромосомном наборе особей разных полов.

Хромосомное определение пола. В соматических клетках самца и самки все пары хромосом, кроме одной, похожи и несут одинаковые типы генов. Одинаковые хромосомы у самца и самки называют *аутосомами*, а отличающаяся пара — *половыми хромосомами*. Половые хромосомы и определяют пол особей. Например, у дрозофилы четыре пары хромосом, из них три пары аутосом и одна пара половых хромосом (рис. 197), у человека 23 пары — 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом.

Половые хромосомы могут сильно отличаться друг от друга как по внешнему виду, так и по содержащейся в них генетической информации. Различают два типа половых хромосом: *X* и *Y*, причём *X*-хромосома всегда встречается у двух полов, а *Y*-хромосома — только у одного пола. Пол организма определяется их сочетанием: *XX* или *XY*.

Пол особи, у которой имеются *XX*-хромосомы, называют *гомогаметным*. Гомогаметные особи образуют один тип гамет по половым хромосомам — *X*. Пол особи, содержащей *XY*-хромосомы, называют *гетерогаметным*. Гетерогаметные особи дают два типа гамет по половым хромосомам — *X* и *Y*.

У большинства организмов (млекопитающие, рептилии, амфибии, двукрылые насекомые) женские особи в соматических клетках имеют набор хромосом *XX*, т. е. являются гомогаметными, а мужские особи содержат набор *XY*, т. е. гетерогаметны (см. рис. 197). У птиц, рыб, бабочек гомогаметны самцы — *XX*, а гетерогаметны самки — *XY*. У некоторых животных *Y*-хромосома может вообще отсутствовать. В этом случае пол определяется по наличию или отсутствию второй хромосомы в паре. Например, у пря-

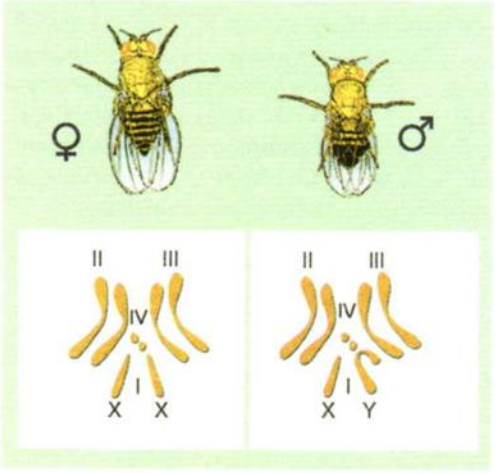


Рис. 197. Хромосомные наборы самки и самца дрозофилы

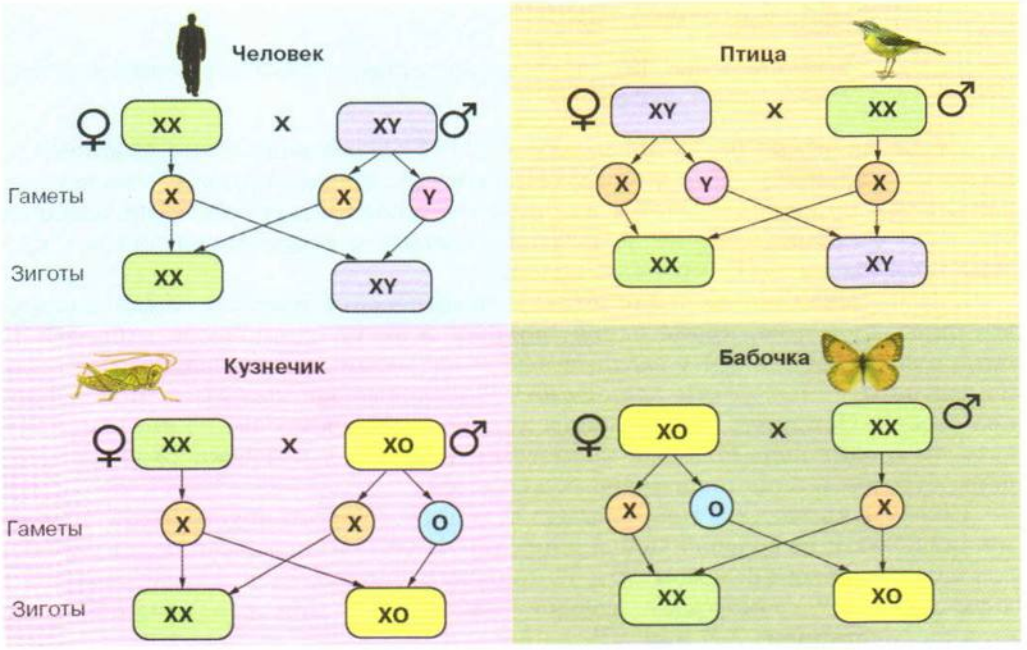


Рис. 198. Варианты хромосомного механизма определения пола

мокрылых, жуков и паукообразных самки в соматических клетках имеют хромосомный набор XX, а самцы — XO (рис. 198).

Если женские особи гомогаметны, то у них образуется один тип яйцеклеток — с X-хромосомами. В этом случае у мужских особей образуются два типа гамет — X и Y. В зависимости от того, какой из сперматозоидов оплодотворяет яйцеклетку, развивается соответственно женский организм XX или мужской — XY. Если гомогаметны мужские особи, то они образуют один тип гамет — X, а женские особи два типа гамет — X и Y.

Схема наследования пола

Генотипы	P:	$XX \times XY$
Гаметы	G:	$(X) \quad (X)\ (Y)$
Поколение	F_1:	$XX \quad XY$
Соотношение полов:		1 : 1

Число гамет X и Y у одной особи одинаковое, поэтому во всех случаях соотношение полов в момент образования зигот составляет 1 : 1, т. е. расщепление

по признаку пола равное. Поэтому особей обоего пола в популяциях любого вида рождается приблизительно одинаковое количество.

Наследование признаков, сцепленных с полом. Гены, расположенные в аутосомах, наследуются независимо от пола особи. Совершенно иная картина наблюдается при наследовании признаков, за которые отвечают гены, расположенные в половых хромосомах. Так как *X*-хромосома присутствует у обоих полов, то в ней располагаются гены, жизненно важные для обоих полов. Потеря *X*-хромосомы приводит к гибели зиготы. *Y*-хромосома встречается у особей только одного пола и несёт очень ограниченное число генов, характерных только для соответствующего пола. Её наличие или отсутствие может привести лишь к изменению в развитии главным образом половых признаков.

Признаки, гены которых расположены в половой паре, оба пола наследуют по *X*-хромосоме. У гомогаметных особей парные *X*-хромосомы могут нести как доминантные, так и рецессивные признаки. Однако у гетерогаметных особей *X*-хромосома непарная, и она несёт только один из генов. Поэтому данные признаки проявляются по-разному у разных полов. Наследование признаков, гены которых расположены в половых хромосомах, *сцеплено с полом.*

Рассмотрим сцепленное с полом наследование на примерах. У домашних кошек ген окраски шерсти находится в *X*-хромосоме. Чёрная окраска определяется доминантным геном *B*, а рыжая — рецессивным геном *b*. При генотипе *BB* развивается особь с чёрной окраской шерсти, а при генотипе *bb* проявляется рыжая окраска (рис. 199). У гетерозигот *Bb* имеет место неполное доминирование и развивается черепаховая (пятнистая, трёхцветная) окраска. Рассмотрим наследование окраски шерсти у разных полов.

Схемы скрещивания

I вариант

P: ♀ чёрная кошка X^BX^B × ♂ рыжий кот X^bY

G: (X^B) (X^b) (Y)

F_1: ♀ X^BX^b — черепаховая кошка

♂ X^BY — чёрный кот

II вариант

P: ♀ рыжая кошка X^bX^b × ♂ чёрный кот X^BY

G: (X^b) (X^B) (Y)

F_1: ♀ X^BX^b — черепаховая кошка

♂ X^BY — рыжий кот

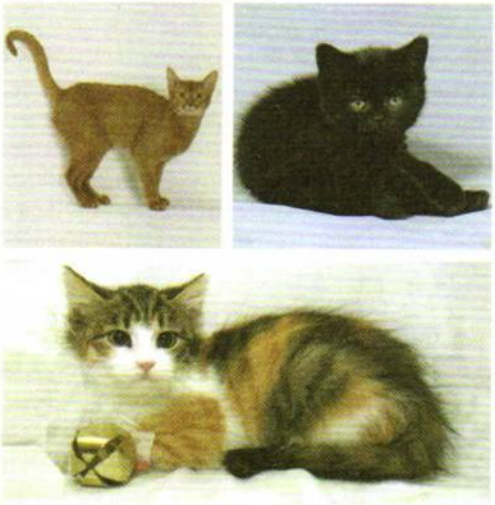


Рис. 199. Окраска шерсти у кошек сцеплена с полом

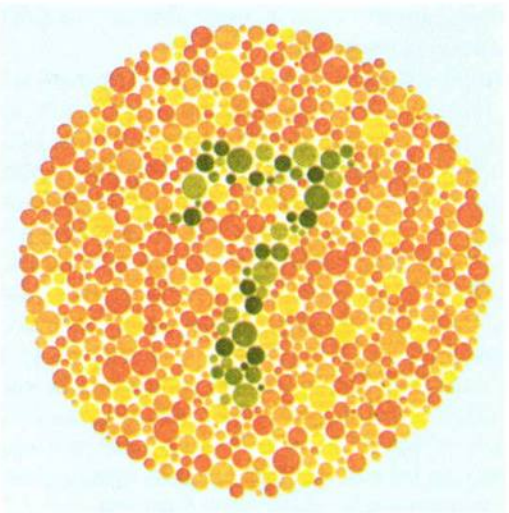


Рис. 200. Цветная таблица для тестирования дальтонизма (дальтоник не видит цифру на рисунке)

Черепаховая окраска характерна только для кошек, а черепаховых котов в природе не бывает, так как две *X*-хромосомы у самцов в норме не встречаются.

У человека ряд признаков также сцеплен с полом. К ним относятся, например, наследование рецессивного гена дальтонизма — аномалии цветного зрения, связанной с неспособностью различать красный и зелёный цвета (рис. 200), рецессивного гена гемофилии — несвёртываемости крови. Последнее обусловливает повышенную кровоточивость, что может привести к гибели организма даже вследствие небольшого ранения.

Рецессивный и доминантный гены находятся в гомологичных *X*-хромосомах. У мужчин имеется только одна *X*-хромосома, поэтому рецессивный признак проявляется при наличии только одного гена из пары аллелей, а у женщин — всегда двух аллельных генов. Аномальный ген X^* может быть как у мужчин, так и у женщин. Рецессивные аномальные признаки у женщин наблюдаются редко, так как встреча двух X^*-хромосом маловероятна. При наличии одной X^*-хромосомы женщина оказывается носителем рецессивного гена. У мужчины присутствие только одной X^*-хромосомы достаточно для проявления рецессивного признака. Поэтому аномальные признаки гемофилии и дальтонизма почти всегда проявляются только у мужчин. Рассмотрим варианты наследования дальтонизма у человека.

Признаки: X^d — рецессивный ген дальтонизма;
X^D — ген нормального цветного зрения.

I вариант

	P:	женщина		мужчина
Фенотипы:		норма, носитель		норма
Генотипы:		X^DX^d	×	$X^D\,Y$
Гаметы:	*G*:	(X^D) (X^d)		(X^D) (Y)
Генотипы и фенотипы	F_1:	X^DX^D — девочка, норма X^DY — мальчик, норма X^DX^d — девочка, носитель признака X^dY — мальчик, дальтоник		

II вариант

	P:	женщина		мужчина
Фенотипы:		норма		болен (дальтоник)
Генотипы:		X^DX^D	×	X^dY
Гаметы:	G:	(X^D)		(X^D) (Y)
Генотипы	F_1:	X^DX^d — девочка, носитель признака		
и фенотипы		X^DY — мальчик, норма		

Рецессивные признаки, наследуемые через X-хромосому, у женщин проявляются только в гомозиготном состоянии, а доминантные в равной степени проявляются у обоих полов. К сцепленным с полом доминантным признакам относятся тёмная эмаль зубов, витаминоустойчивый рахит и др.

Аутосомы; половые хромосомы; пол: гомогаметный, гетерогаметный; сцепленное с полом наследование.

Вопросы и задания

1. В чём разница между аутосомами и половыми хромосомами?
2. Используя рис. 198, определите, от наличия какой хромосомы в каждом случае зависит пол особи. Какой пол является гомо- и гетерогаметным?
3. Решите задачи.
   1. Составьте схемы четырёх вариантов наследования аномального признака, сцепленного с полом: а) XX^* и XY; б) XX и X^*Y; в) XX^* и X^*Y; г) X^*X^* и XY. Рассчитайте в каждом случае (в %) вероятность рождения особей-носителей и особей, у которых проявляется аномальный признак. Сравните вероятность проявления признака у мужских и женских особей (XX — женский пол, XY — мужской пол).
   2. У дрозофилы белоглазость наследуется как рецессивный признак, сцепленный с X-хромосомой. Какое получится потомство, если: а) скрестить белоглазую самку с красноглазым самцом; б) скрестить между собой гибриды первого поколения?
   3. У кошек признаки чёрной и рыжей окраски, сцепленные с полом, находятся в X-хромосоме и дают неполное доминирование. При их сочетании получается черепаховая окраска шерсти. От кошки черепаховой масти родилось пять котят, один из которых оказался рыжим, два котёнка имели черепаховую окраску, и два котёнка были чёрными. Рыжий котёнок оказался самкой. Определите генотип и фенотип кота-производителя, генотипы и пол других котят.

Дополнительная информация

Кроме признаков, сцепленных с полом (табл. 13), имеются признаки, которые контролируются и ограничиваются полом. Так, некоторые признаки организма, определяемые генами, которые расположены в аутосомах, могут имеют разную степень проявления у мужских и женских особей. Это связано с половыми гормонами, которые являются стимуляторами данных генов. Например, у мужчин ген облысения в гетерозиготном состоянии проявляется как доминантный, а у женщин он рецессивный и может проявиться только в гомозиготном состоянии.

В *Y*-хромосоме человека содержится лишь несколько генов, среди которых выделяется один наиболее важный — стимулятор мужского полового гормона тестостерона. Сам ген тестостерона находится в аутосоме и в равной степени присутствует как у мужчин, так и у женщин. Ген-стимулятор находится только в *Y*-хромосоме, он и регулирует синтез полового гормона и развитие мужских половых признаков. В случае редкой аномалии ген-стимулятор в *Y*-хромосоме отсутствует, и тогда при генотипе *XY* развитие организма происходит по женскому типу.

Таблица 13

Признаки, сцепленные с полом (наследуются через *X*-хромосому)

Доминантный признак	Рецессивный признак
Человек	
Нормальная свёртываемость крови Нормальное цветное зрение Нормальное развитие потовых желёз	Гемофилия Дальтонизм Отсутствие потовых желёз
Дрозофила	
Серая окраска тела Красный цвет глаз	Жёлтая окраска тела Белый цвет глаз
Тутовый шелкопряд	
Белые яйца	Чёрные яйца
Домашняя кошка	
Чёрная окраска шерсти	Рыжая окраска шерсти, у гибридов — пёстрая (черепаховая, тигровая) окраска

§55. Множественное действие и взаимодействие генов

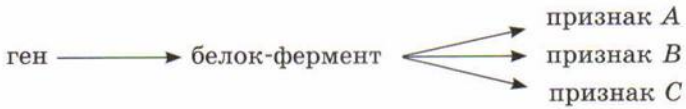
Вспомните, сколько признаков определяет одна пара аллельных генов. Какие типы доминирования признаков вам известны?

Взаимозависимость между генами и признаками достаточно сложная. В организме не всегда один ген определяет один признак. Часто один ген может влиять на развитие сразу нескольких признаков или, наоборот, один признак зависит от действия нескольких генов.

Множественное действие гена. В рассмотренных ранее вариантах скрещивания вы познакомились с однозначным действием гена, которое реализуется по схеме:

ген *A* → белок *A* → признак *A*
ген *B* → белок *B* → признак *B*

Если один ген оказывает влияние на развитие нескольких признаков, говорят о *множественном действии гена*, которое идёт по схеме:



Влияние одного гена на развитие сразу нескольких признаков называют *плейотропией* (от греч. *pleion* — многочисленный и *tropos* — направление). Впервые на это явление обратил внимание Г. Мендель. Впоследствии плейотропия была обнаружена у многих организмов. Например, у человека ген, определяющий рыжую окраску волос, обусловливает более светлую кожу и появление веснушек. Ген, вызывающий наследственное заболевание человека — синдром Марфана, влияет на развитие сразу нескольких признаков: нарушается развитие соединительной ткани, удлиняются фаланги пальцев, возникают аномалии в строении хрусталика, наблюдаются нарушения в сердечно-сосудистой системе. У дрозофилы ген белой окраски глаз оказывает влияние и на цвет тела, и на длину крыльев.

При множественном действии одного гена могут иметь место два варианта расщепления двух признаков (табл. 14). В одном случае оба признака могут проявляться в соотношении 3 (*AA, Aa, Aa*) : 1 (*aa*). Во втором случае один признак проявляется в соотношении 3 (*AA, Aa, Aa*) : 1 (*aa*), а другой признак — в соотношении 1 (*AA*) : 3 (*Aa, Aa, aa*).

Таблица 14

Фенотипические группы при множественном действии гена

I вариант	II вариант
1-й признак AA Aa Aa | aa 2-й признак	1-й признак AA | Aa Aa | aa 2-й признак

Это связано с тем, что гены, определяющие морфологические признаки, влияют на физиологические функции (изменяют жизнестойкость, плодовитость особей) или оказываются летальными (вызывают гибель зародыша или организма при его рождении). Например, ген, определяющий голубую окраску у норки, снижает её плодовитость. Доминантный ген серой окраски у каракулевых овец в гомозиготном состоянии летален, так как ягнята рождаются с недоразвитым желудком и погибают при переходе на питание травой. Примеры летальных генов представлены в табл. 15.

Таблица 15

Множественное действие генов

Организмы	1-й признак	2-й признак
Овцы	Серая окраска — *AA*, *Aa*	Леталь — *AA* (недоразвитие желудка)
	Чёрная окраска — *aa*	Норма — *Aa*, *aa*
Лисицы	Платиновые — *BB*, *Bb*	Леталь — *BB* (нежизнеспособны)
	Серебристые — *bb*	Норма — *Bb*, *bb*
Куры	Короткие ноги — *KK*	Леталь — *KK* (укороченный клюв)
	Норма — *Kk*, *kk*	Норма — *Kk*, *kk*
Растения	Зелёная окраска — *CC*, *Cc*	Норма — *CC*, *Cc* (фотосинтезирует)
	Альбинизм — *cc*	Леталь — *cc* (отсутствие фотосинтеза)

Взаимодействие генов. Часто развитие признаков обусловлено сложным взаимодействием между несколькими генами. Один из таких вариантов был рассмотрен ранее. Это взаимодействие доминантного и рецессивного гена в аллельной паре, при котором может наблюдаться как полное, так и неполное доминирование признака. Однако взаимодействовать друг с другом могут не только аллельные, но и неаллельные гены, определяющие развитие одного признака (табл. 16).

Таблица 16

Типы взаимодействия генов

Взаимодействие аллельных генов	Взаимодействие неаллельных генов
Полное доминирование	Комплементарность
Неполное доминирование	Эпистаз
Кодоминирование	Полимерия

Понятие «взаимодействие генов» появилось задолго до выяснения механизма функционирования генов. На самом деле взаимодействуют не гены, а их продукты — белки-ферменты, обусловливающие развитие у организмов того или иного признака.

Взаимодействие аллельных генов. В рассмотренных ранее примерах моно- и дигибридного скрещивания каждый признак контролировался аллелями одного гена — доминантной или рецессивной. В этом случае у одного гена имелись только две аллели. Однако существует немало примеров, когда один признак контролируется тремя и более аллелями, причём две из них могут быть как доминантными, так и рецессивными. Это явление называют *множественным аллелизмом*. При попадании в одну зиготу двух разных доминантных аллелей, т. е. у гетерозигот, обе аллели обусловливают развитие данного признака. Каждый из аллельных генов контролирует синтез определённого белка. В этом случае синтез двух белков происходит одновременно и в равной степени. Если же в зиготе имеется только один доминантный ген, а другой рецессивный, то синтез рецессивного белка полностью или частично подавляется.

Проявление в гетерозиготном состоянии признаков, обусловленных двумя разными доминантными аллелями одного гена, называют *кодоминированием* (от лат. *co* — вместе и *dominans* — господствующий).

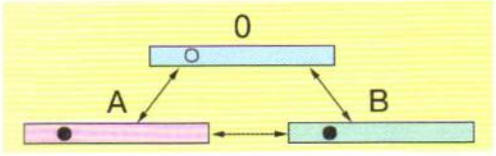


Рис. 201. Схема расположения аллелей, контролирующих группу крови в гомологичных хромосомах у человека. Гены *A* и *B*, доминантные по отношению к 0

Примером кодоминирования служит наследование группы крови у человека. Группа крови контролируется аутосомными генами *I* и *i* (от слова «изогемагглютиноген») и имеет три аллели — 0, *A* и *B*. Аллели *A* и *B* являются доминантными, аллель 0 (ноль) рецессивна по отношению к обеим доминантным аллелям (рис. 201).

Каждый доминантный ген контролирует синтез в эритроцитах соответствующих белков-агглютиногенов *A* или *B* (при 0 агглютиногены не синтезируются). При наличии у человека двух доминантных аллелей *A* и *B* имеет место кодоминирование и в эритроцитах синтезируются оба белка-агглютиногена. Таким образом, группа крови определяется наличием или отсутствием того или иного белка-агглютиногена (табл. 17).

Таблица 17

Группы крови у человека

Генотипы				Фенотипы	Генотипы	
Аллельные гены	i^0	I^A	I^B	I группа (*0*)	$i^0\,i^0$	00
i^0	$i^0\,i^0$	$I^A\,i^0$	$I^B\,i^0$	II группа (*A*)	$I^A\,i^0$, $I^A\,I^A$	*A*0, *AA*
I^A	$I^A\,i^0$	$I^A\,I^A$	$I^A\,I^B$	III группа (*B*)	$I^B\,i^0$, $I^B\,I^B$	*B*0, *BB*
I^B	$I^B\,i^0$	$I^A\,I^B$	$I^B\,I^B$	IV группа (*AB*)	$I^A\,I^B$	*AB*

Кодоминирование наблюдается у людей с IV группой крови, когда в эритроцитах присутствуют оба белка-агглютиногена *A* и *B*. В случае кодоминирования гетерозиготность устанавливается по результатам биохимического исследования без проведения анализирующего скрещивания.

Множественное действие гена (плейотропия), множественный аллелизм, кодоминирование.

Вопросы и задания

1. Охарактеризуйте сущность множественного действия гена.
2. В чём разница между множественным действием гена и множественным аллелизмом? Приведите примеры того и другого явления.

3. Решите задачи.

1. Составьте схему моногибридного скрещивания двух гетерозигот (*Aa*) при условии, что генотип *AA* летален и вызывает гибель эмбрионов. Как летальные гены изменяют соотношение в расщеплении признаков при таком скрещивании?
2. Родители имеют II и III группы крови, а их сын — I группу. Определите генотипы крови родителей и ребёнка. Возможно ли переливание крови родителей их ребёнку? Ответ обоснуйте.
3. У мексиканского дога ген, вызывающий отсутствие шерсти, в гомозиготном состоянии ведёт к гибели потомства. При скрещивании двух догов с нормальной шерстью часть щенков погибла. При скрещивании того же самца с другой нормальной самкой смертности в потомстве не было. Определите генотипы всех скрещиваемых особей и возможные генотипы потомков. Укажите, какова (в %) вероятность гибели потомков.

§ 56. Взаимодействие неаллельных генов

Вспомните, в чём проявляется взаимодействие аллельных генов. Какие типы взаимодействия аллельных генов вам известны?

Как известно, проявление признака — сложный процесс, связанный со взаимодействием разных генов — аллельных и неаллельных. С взаимодействием аллельных генов вы познакомились. Теперь рассмотрим влияние неаллельных генов на проявление одного признака. Неаллельные гены могут взаимодействовать по-разному: дополнять или усиливать действие друг друга, подавлять проявление другого гена. Рассмотрим известные случаи взаимодействия неаллельных генов на отдельных примерах.

Комплементарное взаимодействие генов. Взаимодействие нескольких неаллельных генов, приводящее к развитию нового признака, отсутствующего у родителей, называют *комплементарностью* (от лат. *complementum* — до-

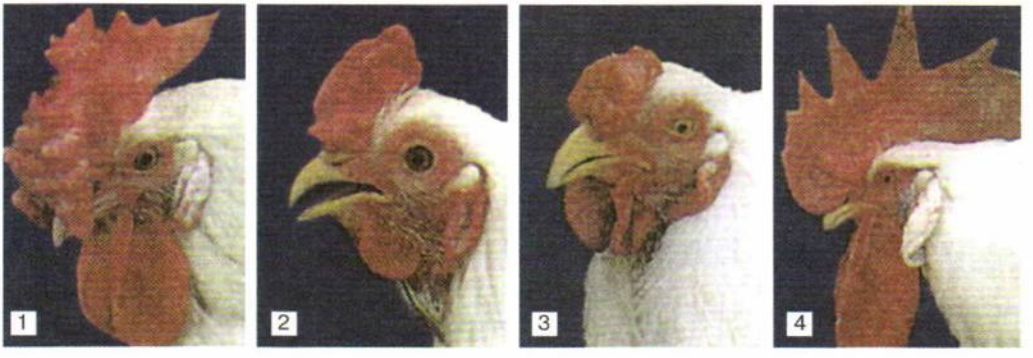


Рис. 202. Форма гребня у домашних кур: *1* — розовидный; *2* — гороховидный; *3* — ореховидный; *4* — простой (листовидный)

полнение). Неаллельные гены в этом случае как бы дополняют друг друга, в результате чего развивается совершенно иной признак. Рассмотрим на примерах разные случаи комплементарного взаимодействия генов.

Пример 1. Наследование формы гребня у кур. У домашних кур возможны четыре формы гребня (рис. 202). Развитие этого признака связано с взаимодействием двух пар неаллельных генов.

Розовидный гребень образуется при наличии доминантного гена одной аллели — *A*, гороховидный — действием доминантного гена другой аллели — *B*. У гибридов при наличии двух доминантных неаллельных генов *AB* развивается ореховидный гребень, а при отсутствии всех доминантных генов, т. е. у рецессивных гомозигот, по двум неаллельным генам — *aabb* — образуется простой гребень. Составим схемы скрещивания кур с разными гребнями.

Первое скрещивание

Фенотипы	*P*:	розовидный гребень	×	гороховидный гребень
Генотипы:		*AAbb*		*aaBB*
Гаметы	*G*:	(*Ab*)		(*aB*)
Генотип	F_1:	*AaBb*		
Фенотип		ореховидный гребень		

Наблюдается единообразие первого поколения. Гетерозиготные особи имеют новый признак — ореховидный гребень.

Второе скрещивание

Фенотипы	P_1:	ореховидный гребень	×	ореховидный гребень
Генотипы:		*AaBb*		*AaBb*
Гаметы	*G*:	(*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)		(*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)

F_2:

♀ \ ♂	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
AB	*AABB* ☼	*AABb* ☼	*AaBB* ☼	*AaBb* ☼
Ab	*AABb* ☼	*AAbb* #	*AaBb* ☼	*Aabb* #
aB	*AaBB* ☼	*AaBb* ☼	*aaBB* *	*aaBb* *
ab	*AaBb* ☼	*Aabb* #	*aaBb* *	*aabb* □

Условные обозначения: ☼ — ореховидный гребень, # — розовидный гребень, * — гороховидный гребень, □ — простой гребень.

Происходит расщепление на четыре фенотипические группы — в соответствии с фенотипическим радикалом дигибридного скрещивания:

9 *A_B_*	:	3 *A_bb*	:	3 *aaB_*	:	1 *aabb*
ореховидный		розовидный		гороховидный		простой

Комплементарность широко распространена в природе. Результатом такого взаимодействия неаллельных генов является наследование окраски шерсти у мышей, окраски цветков у душистого горошка, формы плодов у тыквы. Если комплементарность обусловливается действием двух пар неаллельных генов, то наследование идёт по типу дигибридного скрещивания. В этом случае для установления генотипов потомства и решения задач используется фенотипический радикал дигибридного скрещивания.

Пример 2. Наследование формы плодов у тыквы. Встречаются три формы плодов тыквы: округлая, дисковидная и грушевидная. При скрещивании двух разных сортов тыквы с округлыми плодами все гибриды первого поколения имеют дисковидные плоды (рис. 203). При скрещивании гибридов первого поколения в F_2 наблюдается расщепление признака и образуются следующие сочетания фенотипических групп:

9 дисковидных : 6 округлых : 1 грушевидная.

Исходя из данных результатов, составим схему скрещивания и определим генотипы полученных гибридов F_1, F_2 и родителей.

Форма тыквы контролируется двумя парами неаллельных генов. Доминантные аллели каждой из пар отдельно определяют развитие округлой формы (*A* и *B*), а их рецессивные аллели — развитие грушевидной формы (*a* и *b*). Сочетание двух доминантных неаллельных генов приводит к развитию дисковидной формы тыквы (*AB*). Так как первое поколение особей было единообразным, то исходные родительские формы гомозиготны по двум неаллельным генам. Составим схему скрещивания.

Рис. 203. Наследование формы плодов у тыквы

Схема скрещивания

P: округлая форма *AAbb* × округлая форма *aaBB*

F_1: *AaBb* — дисковидная форма

P_1: дисковидная форма *AaBb* × дисковидная форма *AaBb*

G: (*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*) × (*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)

F_2:

$9A_B_ : \underbrace{3A_bb : 3aaB_}_{\text{округлых}} : 1aabb$

дисковидных — округлых — грушевидная

При комплементарном взаимодействии генов расщепление признаков у гибридов второго поколения может происходить

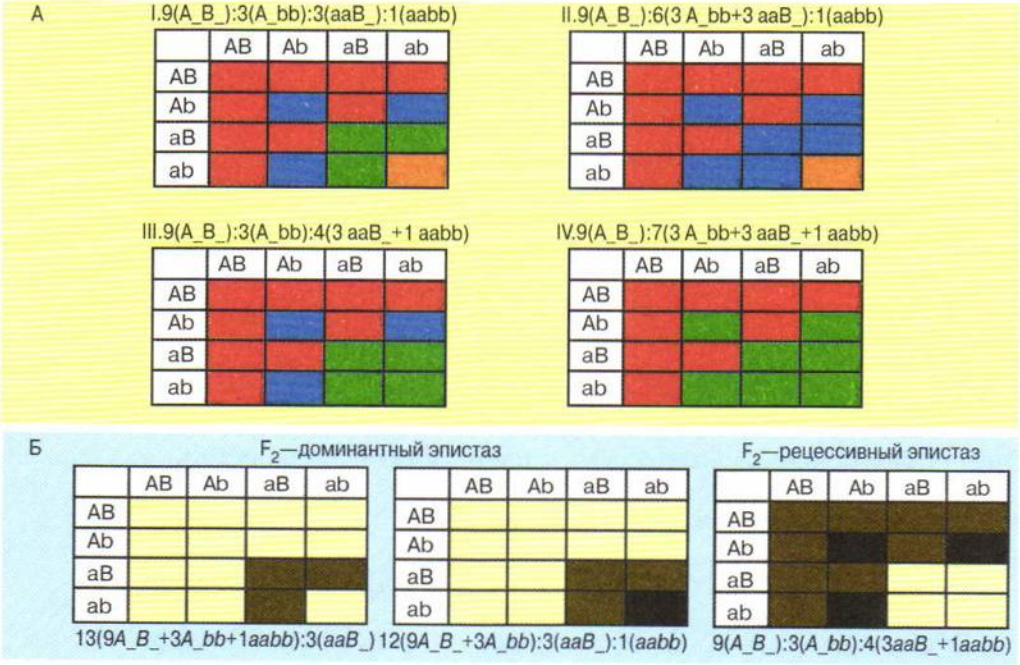


Рис. 204. Расщепление признаков в F_2: А — при комплементарном взаимодействии; Б — при эпистазе (жёлтым цветом выделены подавляемые признаки)

в разных соотношениях (рис. 204, *А*). Во всех случаях число особей с двумя доминантными неаллельными генами составляет 9 частей, а признаки по фенотипу будут сходными с гибридами 1-го поколения.

Эпистаз. Выше мы рассмотрели случаи, когда взаимодействие двух неаллельных генов приводит к образованию нового признака. Однако существует и другой вариант взаимодействия неаллельных генов, при котором ген одной аллельной пары подавляет проявление гена другой пары. Такое взаимодействие называют *эпистазом* (от греч. *epistasis* — остановка, препятствие).

Эпистатическое взаимодействие связано с синтезом регуляторных белков. В одном случае регуляторный ген синтезирует белок, который подавляет процесс транскрипции основного структурного гена, ответственного за развитие признака. В другом случае регуляторный ген, наоборот, не способен синтезировать белок, который регулирует активность структурного гена. И в том и в другом случае признак не развивается, так как белок, ответственный за признак, не синтезируется (см. второй форзац учебника).

Различают два вида эпистаза: *доминантный* и *рецессивный*. Если подавителем является доминантная аллель регуляторного гена, то это доминантный эпистаз, если же рецессивная аллель этого гена, то эпистаз рецессивный.

При доминантном эпистазе в присутствии гена-подавителя *A* признаки, за которые отвечают гены *B* и *b*, или совсем не проявляются (в $^{12}/_{16}$ случаев), или проявляются в виде рецессивного признака *b* (в $^{13}/_{16}$ случаев). При рецессивном эпистазе ген-подавитель *aa* в $^{4}/_{16}$ случаев подавляет проявление признаков, связанных с генами *B* и *b* (рис. 204, *Б*).

Пример 3. Наследование окраски шерсти у собак. Примером доминантного эпистаза служит наследование окраски шерсти у спаниелей (рис. 205). У собак окраска шерсти может быть чёрной (доминантный *B*) и коричневой (рецессивный *b*). Развитие любой окраски ингибирует доминантный ген *A*, в этом случае шерсть будет иметь белую окраску (пигмент отсутствует). Его рецессивный аллельный ген (*a*) никак не влияет на развитие признака.

Рассмотрим результаты скрещивания коричневой самки с белым самцом. В F_1 все щенки были белыми, а при скрещивании гибридов F_1 в потомстве (при нескольких скрещиваниях) появились 12 белых, 3 чёрных и 1 коричневый щенок. Появление чёрных особей свидетельствует о наличии в генотипе белой собаки генов доминантной окраски, которые в фенотипе не проявляются. Составим схему скрещивания.

Схема скрещивания

Фенотипы	*P*:	♀ коричневая шерсть	×	♂ белая шерсть
Генотипы:		*aabb*		*AABB*
Гаметы	*G*:	*ab*		*AB*
	F_1:	*AaBb* — белая шерсть		
Генотипы	P_1:	*AaBb*	×	*AaBb*
Гаметы	*G*:	(*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)		(*AB*) (*Ab*) (*aB*) (*ab*)
Фенотипы	F_2:	12 белых : 3 чёрных : 1 коричневый		
Фенотипический радикал:		9 *A_B_* : 3 *A_bb* : 3 *aaB_* : 1 *aabb*		
Генотипы и фенотипы особей:		12 белых — 9 *A_B_* + 3 *A_bb* 3 чёрных — 3 *aaB_* 1 коричневый — 1 *aabb*		

В первом поколении все особи белые, так как действует ген-подавитель *A*. Во втором поколении наблюдается расщепление признаков. У 12 особей проявилась белая окраска шерсти, так как действует всё тот же ген-подавитель *A*, а у остальных соответственно чёрная (при действии доминантного гена *B*) и коричневая (при действии рецессивных аллелей *bb*) окраска.

Полимерия. Ещё один вариант взаимодействия неаллельных генов — *полимерия* (от греч. *polymeria* — многосложность). При таком взаимодействии интенсивность проявления признака обусловлена несколькими парами эквивалентных друг другу генов (их называют полимерными генами): чем больше одинаковых аллелей, тем интенсивнее проявляется признак.

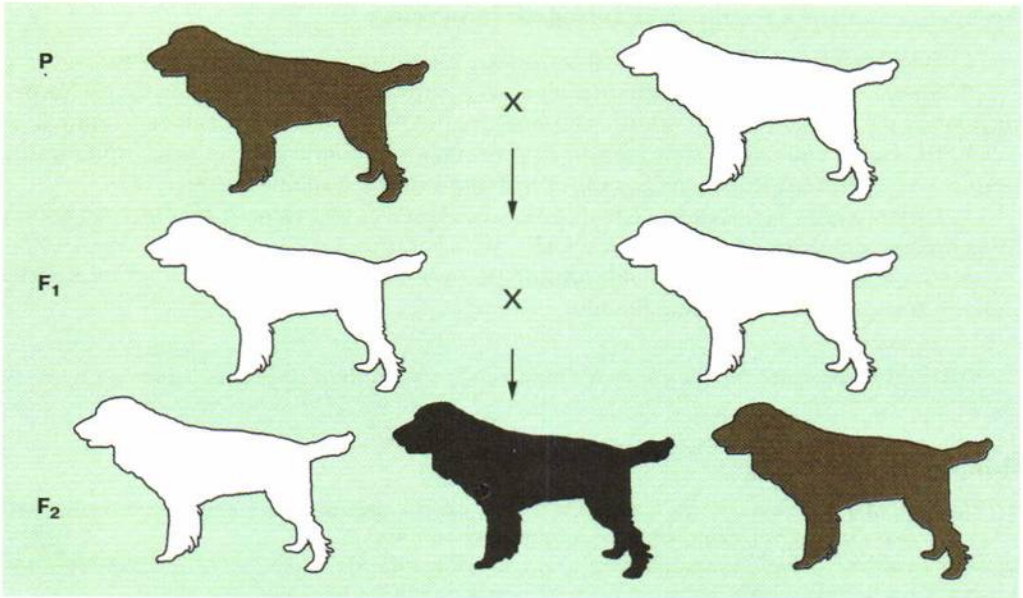


Рис. 205. Наследование окраски шерсти у собак

По этому принципу наследуется цвет кожи у человека. Например, у негроидов в двух парах генов все четыре аллели доминантные ($A_1A_1A_2A_2$), а у европеоидов с белой кожей все аллели рецессивные ($a_1a_1a_2a_2$). Сочетания разного количества доминантных и рецессивных аллелей приводят к образованию мулатов с разной интенсивностью окраски кожи — от тёмной до светлой.

Другой пример — наследование окраски зёрен у пшеницы (рис. 206). Чем больше доминантных генов, тем интенсивнее признак: четыре доминантных гена $A_1A_1A_2A_2$ — тёмно-красная окраска; три доминантных гена $A_1A_1A_2a_2$ или $A_1a_1A_2A_2$ — светло-красная окраска; два доминантных гена $A_1A_1a_2a_2$, $a_1a_1A_2A_2$, $A_1a_1A_2a_2$ — розовая окраска; один доминантный ген $A_1a_1a_2a_2$, $a_1a_1A_2a_2$ — светло-розовая окраска; отсутствие доминантного гена $a_1a_1a_2a_2$ — белая окраска.

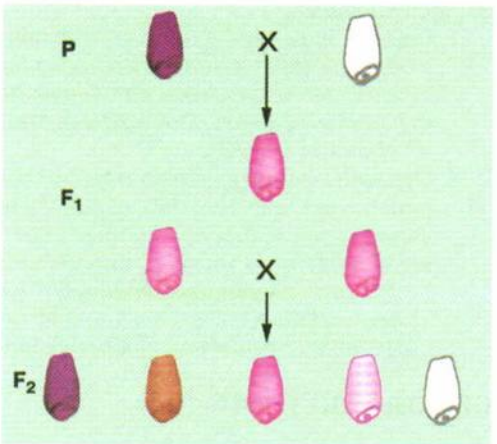


Рис. 206. Наследование окраски зёрен у пшеницы

Алгоритм решения задач на взаимодействие генов

1. Запишите фенотипический радикал дигибридного скрещивания.
2. Разделите его на фенотипические группы согласно результатам скрещивания F_2 по условию задачи. Определите ген-признак 1 и ген-признак 2.
3. Выявите генотипы поколения F_2 и гены, определяющие данные признаки, используя фенотипический радикал дигибридного скрещивания.
4. Определите генотипы особей в поколении F_1, учитывая, что они должны образовать все четыре типа гамет (*AB*, *Ab*, *aB*, *ab*).
5. Определите генотипы исходной родительской пары *P*, учитывая, что первое поколение F_1 единообразно.

Комплементарность; эпистаз: доминантный, рецессивный; полимерия.

Вопросы и задания

1. Какие виды взаимодействия неаллельных генов вам известны? Охарактеризуйте каждый из них. Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Чем отличается взаимодействие аллельных и неаллельных генов? Сравните эти взаимодействия. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Взаимодействия генов

Вид взаимодействия	Характеристика и расщепление по фенотипу	Примеры

3. Решите задачи.
   1. При скрещивании тутового шелкопряда, гусеницы которого плели белые коконы, в первом поколении F_1 все коконы имели жёлтую окраску. При последующем скрещивании гибридов во втором поколении произошло расщепление: 9 жёлтых и 7 белых коконов. Определите тип взаимодействия генов, генотипы родителей и потомков F_1 и F_2.
   2. Окраска кожи у человека определяется двумя парами полимерных генов, причём четыре доминантных гена $A_1A_1A_2A_2$ определяют чёрный цвет кожи, а четыре рецессивных гена $a_1a_1a_2a_2$ — белый цвет. Мулаты могут иметь окраску кожи различной интенсивности: тёмную, среднюю и светлую. Какое потомство можно ожидать от брака: 1) мужчины негроидной расы с белой женщиной европеоидной расы; 2) двух средних мулатов, гетерозиготных по двум парам аллелей? Составьте схемы возможных вариантов. Определите генотип родителей и потомства.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 10

Г. Мендель вывел основные законы наследственности: закон единообразия первого поколения, закон расщепления признаков и закон независимого наследования признаков.

Т. Морган открыл закон сцепленного наследования генов, закон нарушения сцепления генов и сформулировал основные положения хромосомной теории наследственности. Согласно им наследственные признаки определяются генами, которые расположены в хромосомах, а поведение хромосом в мейозе и кроссинговер приводят к новым сочетаниям генов. На основании анализа результатов кроссинговера составляют генетические карты хромосом.

Пол у большинства организмов определяют половые хромосомы *XX* и *XY*. Гены, находящиеся в половых хромосомах, наследуются сцепленно с полом и по-разному проявляются у самцов и самок.

Фенотип организма определяется всем набором имеющихся у него генов, влиянием, которое оказывают гены друг на друга. Признаки организма могут определяться как одной парой аллельных генов, так и множественными формами одного и того же гена. Кроме того, один ген может влиять на развитие сразу нескольких признаков, а взаимодействие нескольких неаллельных генов — определять развитие одного признака. В этом случае увеличивается диапазон спектра изменчивости организма.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Законы наследственности в действии.
2. Наследование признаков, сцепленных с полом.
3. Генетическое картирование хромосом.
4. Новообразования при взаимодействии генов.
5. Составление генетических задач.

Глава 11. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

§ 57. Изменчивость признаков

Рассмотрите рис. 207 и 208. В чём отличия фенотипов? Почему при одинаковом генотипе у организмов формируются разные фенотипы?

При одном и том же генотипе могут формироваться разные фенотипы. Фенотип есть результат взаимодействия генотипа с факторами среды. На одном дереве листья (цветки, плоды) отличаются друг от друга. Под влиянием внешних факторов фенотип может изменяться.

Изменчивость — это способность организма изменять свои признаки, она зависит от генотипа и воздействия окружающей среды. Изменчивость есть результат взаимодействия генотипа со средой. Способность организма изменяться под воздействием окружающей среды обеспечивает его приспособление к условиям существования.

Рис. 207. Качественные признаки: форма и окраска семян у гороха посевного

Качественные и количественные признаки. Все признаки организмов разделяют на качественные и количественные. Форма плодов или семян, окраска цветков, шерсти животных — это *качественные признаки*, по которым особи резко отличаются друг от друга (рис. 207). Если признаки поддаются измерению (высота стебля, размеры листьев, надои молока, яйценоскость) — это *количественные признаки* (рис. 208).

Жёлтая и зелёная окраска, гладкая и морщинистая форма семян гороха — примеры качественных признаков. По таким признакам особи легко различаются, так как между ними нет промежуточных форм. Изменчивость признаков в этом случае носит скачкообразный, прерывистый характер. Изменчивость признаков, при которой можно чётко выделить определённые группы особей, называют *прерывистой* или *дискретной*.

В другом случае, при наследовании, например, массы семян или высоты стебля, наблюдаются различия в степени интенсивности развития признака.

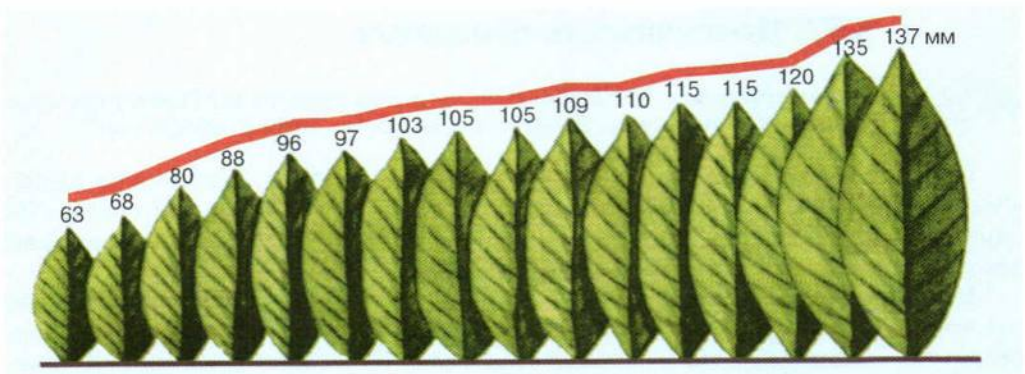


Рис. 208. Количественный признак — размеры листьев у лавровишни

В данном случае строгое деление на группы невозможно, и признак требует какой-то количественной оценки. Один из примеров количественного изменения признака — величина листьев у одного растения, например лавровишни (см. рис. 208). Изменчивость, при которой у отдельных особей отсутствуют чёткие границы между признаками, называют *непрерывной*.

Прерывистую и непрерывную изменчивость могут иметь как количественные, так и качественные признаки. Например, количественный признак — плодовитость свиней — относится к прерывистому виду изменчивости, так как позволяет сгруппировать свиноматок по количеству поросят: 5, 7, 8, 10 и т. д. Но при исследовании такого количественного признака, как масса новорождённых поросят, мы встречаемся с непрерывной изменчивостью.

Такие качественные признаки, как окраска и форма семян гороха посевного, цветков душистого горошка, ночной красавицы, являются примерами прерывистой изменчивости, а другие — цвет волос и кожи у человека, окраска зёрен пшеницы при скрещивании белозёрного сорта с краснозёрным — пример непрерывной изменчивости.

Определение характера изменчивости количественных признаков. Количественные признаки поддаются определённому описанию. Если измерить величину семян тыквы одного сорта растения или даже одной особи, то окажется, что они имеют разную длину. То же самое можно наблюдать, если измерить высоту стеблей различных особей одного сорта гороха посевного. Следовательно, для характеристики количественных признаков особи или сорта (величины и массы семян, длины стебля) необходимо произвести измерения и определить их среднюю величину.

В качестве примера определим среднюю величину семян тыквы одного сорта. Измерим длину (в мм) 50 произвольно взятых семян:

12	11	10	9	14	16	11	11	13	12
13	14	8	15	14	15	10	15	16	17
12	11	9	13	14	17	13	16	12	16
10	15	12	17	15	14	10	13	13	17
14	15	13	18	14	12	16	19	18	11

Расположим числа, отображающие последовательное изменение признака, в порядке его увеличения: от самого малого значения до самого большого. Каждое число в ряду представляет собой *варианту*. Если расположить все значения длины семян в порядке их возрастания, то получится вариационный ряд.

Вариационный ряд длины семян тыквы: 8, 9, 9, 10, 10, 10, 10, 11, 11, 11, 11, 11, 12, 12, 12, 12, 12, 12, 13, 13, 13, 13, 13, 13, 13, 14, 14, 14, 14, 14, 14, 14, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 16, 16, 16, 16, 16, 17, 17, 17, 17, 18, 18, 19.

Вариационный ряд — это ряд изменчивости признака, который образован отдельными значениями вариант, расположенных в порядке увеличения или уменьшения выраженности признака.

Для установления предела изменчивости признака определим частоту встречаемости каждой варианты. Подсчитаем количество семян, имеющих одинаковую длину. Для удобства составим таблицу 18, где первый ряд чисел отображает величину изменения признака, а второй — соответствует частоте встречаемости изменений (количество семян каждой длины).

На основании полученных результатов построим график. Для этого по оси абсцисс отложим значения отдельных вариант (длину семян), по оси ординат — числа, соответствующие частоте встречаемости каждой варианты (признака). Соединив точки на графике, получим *вариационную кривую*, которая является графическим выражением характера изменчивости признака; она отражает размах вариаций и частоту встречаемости вариант (рис. 209).

Из графика видно, что варианты со средним значением встречаются чаще, а варианты с двумя крайними значениями — реже. Они являются отклонениями от нормы — средней величины, причём чем сильнее отклонение, тем меньше частота встречаемости варианты. Для объективной характеристики изменчивости признака определяется его среднее значение по формуле

$$M = \frac{\sum(\upsilon \cdot \rho)}{n},$$

где M — средняя величина; Σ — знак суммирования; υ — значение варианты; ρ — частота встречаемости этой варианты; n — общее число вариант ряда.

Таблица 18

Изменение признака и частота его встречаемости

Длина семян (мм)	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Частота встречаемости признака	I	II	IV	V	VI	VII	VII	VI	V	IV	II	I

Рис. 209. Вариационная кривая, отражающая распределение семян тыквы по их величине

Рис. 210. Полигон распределения семян фасоли по величине (I) и массе (II) (по В. Иоганнсену)

Определим среднее значение величины семян тыквы по формуле. Средней величине признака на графике соответствует самая высокая точка.

Эта закономерность касается не только рассмотренного примера, но и других количественных признаков. Датский учёный Вильгельм Иоганнсен, изучая варьирование массы семян в чистой линии фасоли, установил изменчивость этого признака и построил вариационную кривую. Так как в чистой линии фасоли все семена имели одинаковый генотип, то различия в их массе были связаны с влиянием внешних факторов: глубины заделки семян в почву, различий в количестве влаги и структуре почвы, распределения в почве минеральных веществ. На рис. 210 видно, как комбинация благоприятных и неблагоприятных факторов оказывает определённое воздействие на формирование семян, их величину и массу.

Норма реакции. Предел вариации любого признака у особей с одинаковой наследственностью графически представляет собой *вариационную кривую нормального распределения*, имеющую форму колокола (рис. 211). Для получения достоверных результатов число исследуемых вариант должно быть достаточно большим. В этом случае кривая нормального распределения имеет плавный, постепенно повышающийся и постепенно понижающийся характер.

Рис. 211. Вариационная кривая нормального распределения

В биологии по характеру вариационной кривой судят о степени изменчивости признака. Две крайние точки графика означают *предел изменчивости признака*, его верхнюю и нижнюю границы. Весь полигон распределения соответствует норме реакции признака. *Норма реакции* — это предел изменчивости признака, который обусловлен данным генотипом. Центральная часть графика — это средняя величина признака.

Изучив по графику характер изменчивости признака, можно сделать вывод, что наследуется не признак, а норма реакции. Она бывает широкой или узкой. Чем шире диапазон, тем шире норма реакции, т. е. различные признаки могут изменяться в большем или меньшем диапазоне. Широкой нормой реакции обладают такие признаки, как масса тела и цвет волос у человека, масса тела и надои молока у коров и т. д. Узкая норма реакции характерна для таких признаков, как рост человека, жирность молока у коров, длина шерсти у овец. Эти признаки в меньшей степени зависят от внешних условий.

Чем шире норма реакций, тем пластичнее признак, тем более он адаптирован к условиям среды. Это увеличивает вероятность выживания вида в изменяющихся условиях. Однако есть признаки, которые остаются неизменными независимо от среды, например группа крови у человека.

Изменчивость: прерывистая (дискретная), непрерывная; признаки: качественные, количественные; варианта; вариационный ряд; вариационная кривая; вариационная кривая нормального распределения; предел изменчивости признака; норма реакции.

Вопросы и задания

1. Что такое изменчивость? Чем она обусловлена?
2. Сравните два свойства организма: наследственность и изменчивость. Какое свойство для организма первично, а какое вторично? Ответ обоснуйте.
3. На какие две группы можно разделить все признаки организмов? Приведите примеры признаков каждой группы. Чем они отличаются друг от друга?
4. В чём разница между прерывистой (дискретной) и непрерывной изменчивостью? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Что такое норма реакции? Чем определяется предел изменчивости признака? Приведите примеры признаков с различной нормой реакции.
6. Решите задачу.
   Среднегодовой процент жира в молоке у 25 коров одной породы из одного стада составляет: 3,9; 3,5; 3,8; 4,2; 3,9; 4,0; 3,9; 4,0; 3,8; 4,0; 3,8; 3,9; 3,6; 4,3; 3,8; 4,1; 3,7; 3,9; 4,1; 3,8; 3,9; 4,0; 3,6; 3,7; 4,0.
   Составьте вариационный ряд и постройте график вариационной кривой, выражающий зависимость частоты встречаемости признака от его значения. Какой нормой реакции обладает признак «жирность молока у коров»? Ответ поясните.

§58. Модификационная изменчивость

Вспомните, что такое изменчивость. Какое влияние оказывают условия внешней среды на формирование признаков у организмов?

В зависимости от характера воздействия факторов внешней среды на организм произошедшие с ним изменения могут наследоваться или не наследоваться. Если изменения затрагивают лишь фенотип, то они не наследуются. В этом случае генотип сохраняется и возникшие в процессе индивидуального развития изменения не передаются потомству. Если изменения затрагивают генотип, т. е. меняются какие-то гены организма, то изменения передаются по наследству. Исходя из этого, выделяют два вида изменчивости — ненаследственную и наследственную.

Ненаследственная (*модификационная*, или *фенотипическая*) **изменчивость** — это изменчивость, которая возникает у организмов под влиянием условий среды, но не приводит к изменению генотипа, а способствует формированию разнообразных фенотипов (рис. 212). Изменения фенотипа являются результатом реакции организма на изменяющиеся факторы среды, они не выходят за пределы нормы реакции и ограничены ею.

Рассмотрим примеры модификационной изменчивости. Если зёрна пшеницы посадить в хорошо удобренную почву, то выросшие растения дадут крупные колосья и хороший урожай. В противном случае колосья будут мельче и урожай хуже. Если двух бычков одного приплода содержать в разных условиях, то они по-разному будут прибавлять в весе, у них могут различаться и другие качества.

Если сорт примулы, имеющий при температуре 18—20 °С красные цветки, в период бутонизации поместить в теплицу с температурой 30—35 °С, то после распускания бутонов цветки у растения окажутся белыми. Если же растение вернуть в прежние условия, то вновь распускающиеся цветки будут красными. Аналогичный эксперимент, проведённый с сортом примулы, имеющим белые цветки, не даст такого результата: в любых условиях цветки будут иметь только белую окраску, так как в генотипе этого сорта имеются

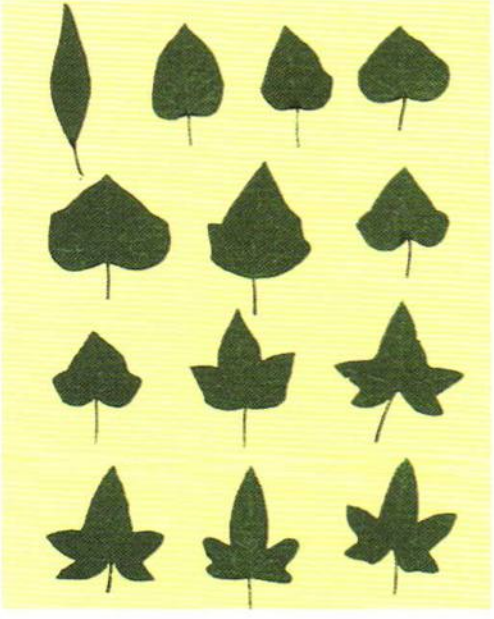


Рис. 212. Различная форма листьев плюща, выросших в разных условиях

только рецессивные гены. Следовательно, для проявления доминантного признака красной окраски цветков примулы необходимы определённые температурные условия окружающей среды. Очевидно, что наследуется не признак как таковой, а только норма реакции признака.

Ещё одним примером модификационной изменчивости является изменение окраски шерсти у зайца-беляка в зависимости от температуры. Зимой при низких температурах у зайца вырастает белая шерсть, т. е. пигмент, обусловливающий окраску волос, не вырабатывается. Весной при повышении температуры окружающей среды пигмент вновь появляется и шерсть становится серо-бурой. Такая приспособительная изменчивость делает зайцев незаметными на фоне белого снега или серой земли соответственно.

Рассмотрим ещё один пример фенотипической изменчивости — изменение окраски шерсти у горностаевого кролика. Доминантный ген *A* определяет развитие окраски шерсти (серой) и пигментацию радужки. Рецессивный ген *a* в гомозиготном состоянии *aa* даёт горностаевую (белую) окраску шерсти и пигментацию радужки. Однако имеется ещё один рецессивный аллель *c*, который в гомозиготном состоянии *cc* определяет альбинизм. В связи с отсутствием гена, определяющего выработку какого-либо пигмента в организме, шерсть имеет белую окраску, но и радужка лишена пигмента, поэтому глаза у таких кроликов красные. При рождении горностаевые кролики и альбиносы совершенно неразличимы и имеют белую окраску шерсти. Позже у горностаевого кролика в связи с изменением температуры среды на отдельных участках тела развивается пигментация: лапки, кончик носа, хвост, края ушной раковины окрашиваются в чёрный цвет (рис. 213). Если такому кролику выщипать на определённом участке спины шерсть и воздействовать на него холодом (ниже 2 °С), то вместо белой шерсти в этом месте вырастет чёрная (рис. 214). Это значит, что пигмент вырабатывается в зависимости от температурного фактора. Кролику-альбиносу такие явления не свойственны из-за отсутствия гена окраски.

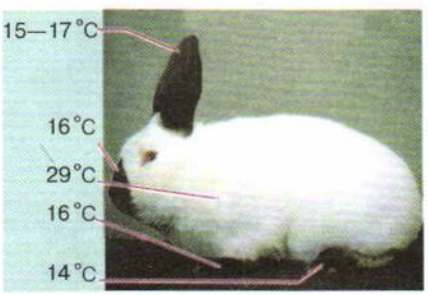


Рис. 213. Распределение температурных порогов пигментообразования шерсти у горностаевого кролика

Рис. 214. Модификационная изменчивость окраски шерсти у горностаевого кролика

Можно сделать вывод о том, что генотип определяет норму реакции признака, т. е. способность организма реагировать на условия внешней среды.

Характеристика модификационной изменчивости. Модификационная изменчивость имеет следующие особенности.

1. Изменения не наследуются и носят фенотипический характер. Все модификационные изменения, которые возникают у организма в процессе индивидуального развития, не затрагивают его генотип, поэтому не передаются по наследству.

2. Изменения проявляются у многих особей, т. е. носят массовый характер. Если всех коров одного стада содержать в хороших условиях, то у них увеличиваются надои молока.

3. Изменения носят постепенный характер. Так, серо-бурая шерсть у зайцев-беляков осенью постепенно заменяется на белую; надои молока у коров при хорошем уходе постепенно повышаются.

4. Изменения адекватны условиям среды и являются приспособительными. Они способствуют выживанию особей, повышают жизнестойкость и приводят к образованию *модификаций* (от лат. *modus* — вид и *facio* — делаю).

5. Модификации образуют вариационный ряд изменчивости признака в пределах нормы реакции — от наименьшей до наибольшей величины. Причина вариаций — воздействие различных условий на развитие признака.

Таким образом, развитие признака у любого организма — это результат взаимодействия генотипа с внешней средой. Генотип и среда, взаимодействуя, определяют развитие признака, причём чем шире норма реакции признака, тем сильнее влияние среды на степень его проявления.

Изменчивость ненаследственная (модификационная, фенотипическая); модификации.

Вопросы и задания

1. Что такое модификационная изменчивость? Почему её называют фенотипической? Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Куст дикой малины из леса пересадили на приусадебный участок. Через год оказалось, что плоды на нём крупнее, чем у кустов, растущих в лесу. С чем это связано? Объясните, какая изменчивость имеет место в данном случае.
3. Двух коров одного возраста от одного быка-производителя продали в разные фермерские хозяйства. Одна из коров стала через некоторое время давать больше молока по сравнению с другой. При этом жирность молока не изменилась и осталась у обеих коров почти одинаковой. Объясните, с чем это связано.
4. Определите, какие из перечисленных признаков человека относят к модификационной изменчивости: увеличение мышечной массы, изменение пигментации кожи на солнце, появление шестого пальца на руке, белый цвет кожи у европейцев.

§ 59. Наследственная изменчивость

Рассмотрите рис. 215. В чём причина появления новых признаков в потомстве кроликов одной родительской пары?

В отличие от модификационной изменчивости наследственная, или генотипическая, изменчивость затрагивает генотип и передаётся по наследству. Она бывает двух видов: комбинативная и мутационная.

Комбинативная изменчивость. Появление новых сочетаний признаков вследствие комбинации генов приводит к *комбинативной изменчивости*. Часто у потомков появляются такие сочетания признаков, которые не были характерны для родителей. Например, появление зелёных гладких и жёлтых морщинистых семян у гороха посевного при скрещивании гетерозиготных особей с гладкими жёлтыми семенами — результат комбинации признаков. Комбинация двух доминантных генов у кроликов приводит к появлению новых фенотипов (рис. 215). Примером комбинации служит проявление признаков у потомков при комплементарном взаимодействии генов (при скрещивании особей с розовидным и гороховидным гребнями появляются куры с ореховидным гребнем).

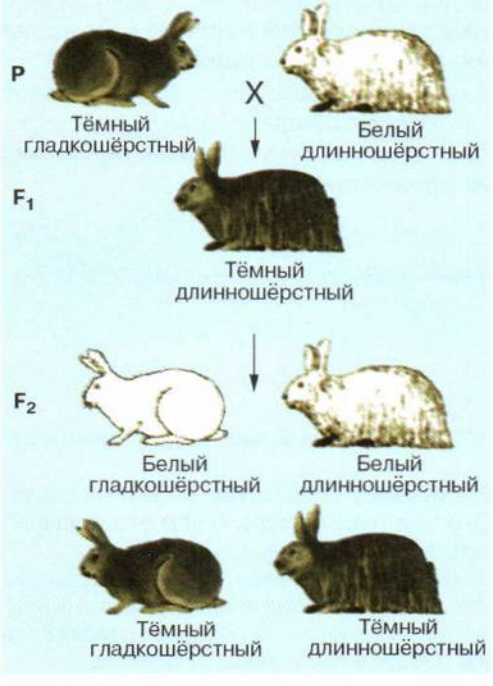


Рис. 215. Комбинация признаков окраски и длины шерсти у кроликов

Основой комбинативной изменчивости являются следующие факторы: 1) случайная комбинация негомологичных хромосом в мейозе и, как следствие, независимое наследование признаков; 2) рекомбинация генов в результате кроссинговера в процессе мейоза; 3) половой процесс, приводящий к случайному сочетанию отцовских и материнских генов.

Комбинативная изменчивость определяет разнообразие особей и способствует приспособлению вида к условиям окружающей среды. Наличие комбинаций определяет появление особей со специфическими признаками, которые используют при выведении новых сортов растений и пород животных.

Мутационная изменчивость. Генотип любого организма подвергается воздействию внешней среды. Иногда такие воздействия могут вызвать изменения — «ошибки» — в структуре хромосом или генов. В результате возникает новый признак — мутация.

Понятие «мутация» было введено в науку голландским учёным Гуго Де Фризом. Он наблюдал появление у растения энотеры (ослинника) признаков, которые резко отличались от исходной формы (рис. 216). Возникали растения карликовой формы с широкими листьями, с красными жилками и др. Все признаки оказались наследственными. Последующие исследования показали, что подобные наследственные изменения свойственны всем организмам.

Мутации (от лат. *mutatio* — изменение) — это внезапные скачкообразные изменения наследственного материала клетки. Они, в отличие от модификаций, наследуются и связаны с изменением генотипа.

Мутационная изменчивость — это наследственные изменения генотипического материала (хромосом и генов). Под воздействием внешней среды могут возникнуть ошибки в репликации ДНК, нарушения в процессе деления клетки. Например, в результате мутации в гене у дрозофилы не развиваются крылья и появляются бескрылые особи. Иногда под воздействием химических агентов или при механических повреждениях у растений ядро клеток начинает делиться быстрее, чем сама клетка. Вследствие этого возникают клетки с удвоенным набором хромосом, которые могут дать начало цветкам и семенам с другим генотипом. Облучение зёрен пшеницы перед посевом рентгеновскими лучами приводит либо к образованию неполноценных колосьев, либо к отсутствию сформированного колоса, а иногда — к формированию более крупного полноценного колоса. Воздействие одинаковых условий вызывает разную реакцию у организма. В результате мутаций появляются новые типы белков, которые обусловливают появление новых признаков.

Мутационная изменчивость имеет следующие особенности.

1. Изменения затрагивают генотип организма и наследуются.

2. Изменения носят скачкообразный характер. Не наблюдается последовательности в изменении свойств, модификации отсутствуют.

3. Изменения индивидуальны и возникают у единичных особей.

4. Изменения не адекватны условиям окружающей среды, т. е. носят независимый характер, и могут быть нейтральными, полезными, но чаще всего являются вредными.

5. Мутации могут привести к образованию новых признаков у организма или к его гибели. Например, мутация окраски глаз у дрозофил привела к образованию в природе белоглазых мух.

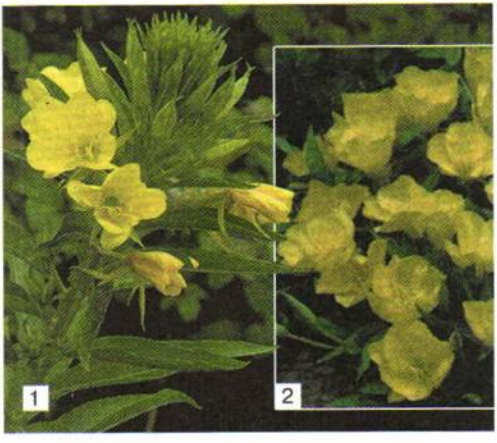


Рис. 216. Мутации ослинника (энотеры): *1* — нормальная форма; *2* — карликовая форма

Классификация мутаций. По характеру изменения фенотипа мутации могут быть *биохимическими, физиологическими, анатомо-морфологическими*. При биохимических мутациях изменению подвергаются белки-ферменты, которые могут ускорить синтез структурных белков, а в некоторых случаях, наоборот, прекратить его. Например, альбинизм — мутация, связанная с отсутствием в организме фермента, ответственного за синтез пигмента меланина.

При анатомо-морфологических мутациях наблюдаются аномалии в формировании органов или систем органов, например: недоразвитие желудка у серых каракулевых овец, гомозиготных по доминантному гену серой окраски. Большое количество мутаций выявлено у дрозофилы (рис. 217).

По степени приспособленности мутации делят на *полезные* и *вредные*. Чаще мутации вредны, так как понижают жизнеспособность особей, а иногда могут быть летальными и вызывать гибель организма.

Мутация всегда изменяет приспособленность организмов. Степень полезности или вредности мутации выявляется со временем. Если мутация позволяет организму лучше приспособиться к условиям среды, даёт дополнительный шанс выжить, то она закрепляется у организмов. Примером может служить серповидно-клеточная анемия у человека. При наличии такой мутации возникают нарушения в структуре гемоглобина, что приводит к образованию эритроцитов серповидной формы (см. рис. 188). Они не способны транспортировать достаточное количество кислорода, поэтому организм испытывает кислородное голодание и в конце концов погибает. Однако у гетерозигот по этому признаку эритроциты изменены незначительно, и организм вполне жизнеспособен. При этом у таких людей появляется одна особенность: они устойчивы к заболеванию малярией, так как в их изменённых эритроцитах не способен размножаться малярийный плазмодий — возбудитель малярии. В результате при массовом заболевании малярией гомозиготы с нормальными эритроцитами могут погибнуть, тогда как гетерозиготы выживают. В Африке, где свирепствует малярия, среди людей чаще, чем в других местах земного шара, встречаются гетерозиготы.

Рис. 217. Мутации у дрозофилы: *1* — величина и форма крыльев; *2* — пигментация и форма глаз

По направленности мутации бывают *прямые* и *обратные*:

$$ген\ A \rightarrow ген\ A^*,\ ген\ A^* \rightarrow ген\ A.$$

Последние встречаются реже. Обычно прямая мутация связана с дефектом функции гена. Вероятность обратной мутации в той же точке очень мала, чаще всего мутациям подвергаются другие гены.

По способу возникновения различают *спонтанные* и *индуцированные* мутации. Спонтанные мутации происходят в природе самопроизвольно. Они зависят как от внутренних, так и от внешних факторов. Индуцированные мутации возникают при воздействии на организмы *мутагенов* — факторов, вызывающих мутации. Это физические (радиация, электромагнитное излучение, температура и т. д.), химические (ароматические углеводороды, гербициды и т. д.), биологические (бактерии и вирусы) факторы.

По локализации в клетке мутации бывают *ядерными* и *цитоплазматическими*. Ядерные мутации связаны с аномалиями в хромосомном аппарате ядер и передаются по наследству. Цитоплазматические мутации связаны с нарушением ДНК в таких органоидах цитоплазмы, как хлоропласты и митохондрии. Так как эти органоиды сохраняются только в яйцеклетках, то цитоплазматическая мутация передаётся по материнской линии. Например, ДНК хлоропластов клеток растений управляет образованием пигмента хлорофилла, который обеспечивает развитие зелёной окраски. Решающим для окраски листа потомков является содержание генов пластид в яйцеклетках, а не в клетках пыльцевых зёрен. Митохондриальная ДНК регулирует синтез дыхательных ферментов в клетке. Нарушения проявляются по материнской линии, так как митохондрии содержатся в цитоплазме яйцеклетки — из сперматозоида при оплодотворении в зиготу переходит только ядро.

В зависимости от типа клеток различают *половые* и *соматические* мутации. Если изменения связаны с хромосомами половых клеток, то они передаются следующим поколениям при половом размножении. Мутации могут происходить и в соматических клетках, но они не наследуются. Примером соматической мутации является нарушение пигментации глаза у дрозофилы (рис. 218). У человека появление белой пряди волос на голове иногда связано с соматической мутацией — нарушением образования пигмента. Эта мутация появляется не сразу, а в процессе жизни. Однако белая прядь волос может быть обусловлена и половой мутацией. В этом случае она передаётся по наследству и проявляется сразу при рождении.

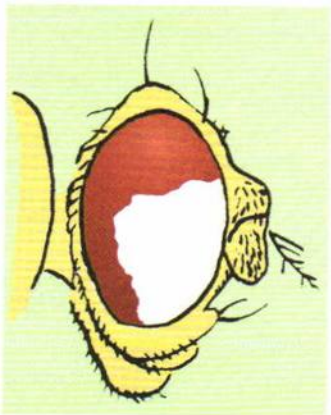


Рис. 218. Соматическая мутация окраски глаза у дрозофилы. Пигментация в части глаза отсутствует

У растений соматические мутации передаются по наследству при вегетативном размножении, например пестролистность комнатных растений.

Большинство мутаций рецессивные, поэтому они скрыты и лишь изредка проявляются у единичных особей только в гомозиготном состоянии. Доминантные мутации встречаются гораздо реже, они проявляются сразу же и в случае летальности быстро исчезают с гибелью особей.

По характеру изменения генотипа мутации классифицируют на генные, хромосомные и геномные. Они будут рассмотрены в следующем параграфе.

Наследственная (генотипическая) изменчивость: комбинативная, мутационная; мутации: биохимические, физиологические, анатомо-морфологические, прямые, обратные, спонтанные, индуцированные, ядерные, цитоплазматические, половые, соматические.

Вопросы и задания

1. Что такое наследственная изменчивость? Перечислите виды наследственной изменчивости. Охарактеризуйте каждый из них и приведите примеры.
2. У любого организма можно обнаружить признаки, типичные для его родителей. Тем не менее даже среди потомков одной родительской пары трудно найти две абсолютно одинаковые особи, если они не близнецы. С чем это связано? Какой тип изменчивости здесь имеет место? Ответ проиллюстрируйте примерами.
3. Что такое мутации? Чем мутации отличаются от комбинаций?
4. Сравните наследственную и ненаследственную изменчивость. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Наследственная и ненаследственная изменчивость

Признаки для сравнения	Модификационная изменчивость	Наследственная изменчивость	
		комбинативная	мутационная

§ 60. Генотипические мутации

Вспомните, что такое мутации. Какими особенностями обладает мутационная изменчивость?

Все мутации так или иначе связаны с изменениями генотипа организма. Они затрагивают хромосомный аппарат клетки. Наиболее часто мутации происходят в самих клетках и не связаны с изменениями внешней структуры хромосом. По характеру изменения генотипа различают генные, хромосомные и геномные мутации. Рассмотрим их.

Генные мутации. Качественные перестройки отдельных генов, связанные с изменениями в структуре молекулы ДНК, называют *генными мутациями*. В результате генных мутаций происходят изменения в единичных нуклеотидах ДНК, поэтому такие мутации иначе называют *точковыми*. Они приводят к образованию аномального гена, а следовательно, и аномальной структуры белка, что вызывает развитие аномального признака.

Генная мутация — это результат «ошибки» при репликации ДНК. Эти «ошибки» могут быть разными (рис. 219). В случаях добавления или выпадения одного нуклеотида сдвигается вся рамка считывания генетического кода, что может привести к изменению всей последующей структуры гена. В результате изменится вся структура белка и возникнет совершенно новый белок, а значит, и признак. При замене одного нуклеотида на другой структура гена в целом меняется мало, а в белке одна аминокислота может замениться на другую. В этом случае возникает новая модификация белковой молекулы.

Результатами генных мутаций у человека являются такие заболевания, как серповидно-клеточная анемия, фенилкетонурия, дальтонизм, гемофилия, альбинизм. При серповидно-клеточной анемии происходит замена одного нуклеотида, в результате чего в одной из цепей гемоглобина аминокислота глутамин заменяется на валин. Это, казалось бы, ничтожное изменение приводит к деформации эритроцитов, которые, приобретая форму серпа, уже не способны транспортировать кислород.

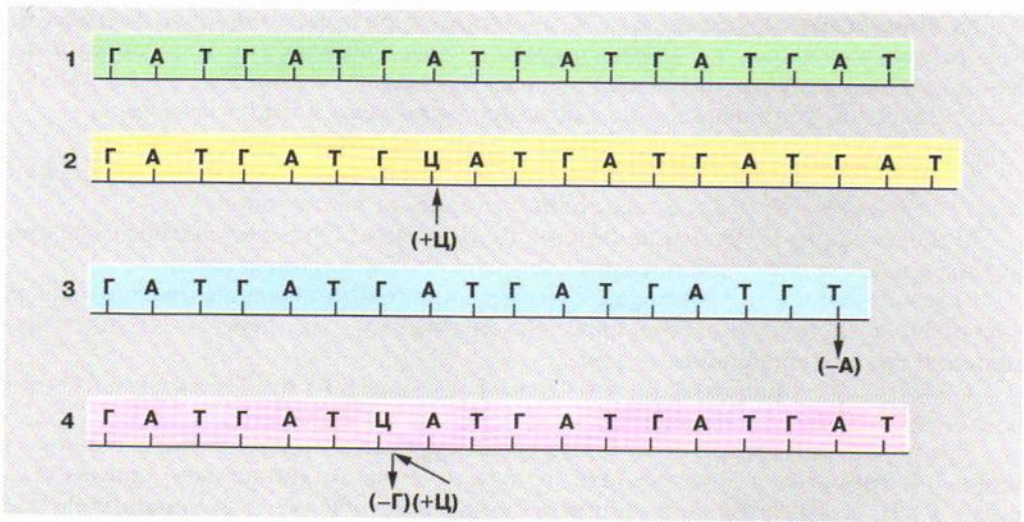


Рис. 219. Схема возможных вариантов мутаций в ДНК: *1* — нормальный ген; *2* — добавление лишнего нуклеотида; *3* — выпадение одного нуклеотида; *4* — замена одного нуклеотида другим

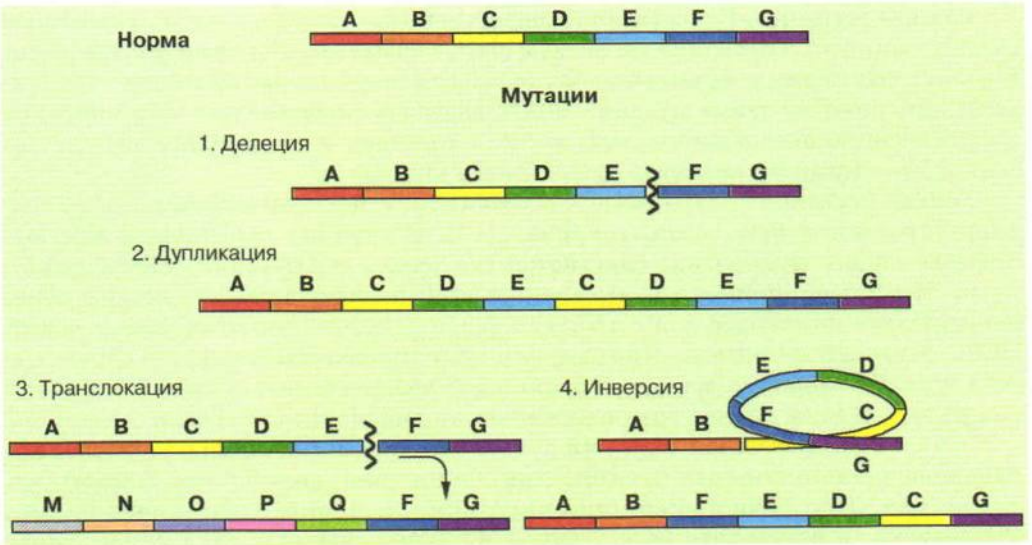


Рис. 220. Хромосомные мутации. Виды хромосомных перестроек

Вследствие генной мутации возникают новые аллели генов, что имеет значение для появления нового признака у организма.

Хромосомные мутации. Это изменения структуры, размеров хромосом, которые иначе называют *хромосомными перестройками* или *аберрациями*. Хромосомные мутации затрагивают сразу несколько генов. Их можно наблюдать в световой микроскоп, так как изменяется общий вид хромосомы.

Известны следующие виды хромосомных перестроек (рис. 220):

1) *делеция* — потеря участка хромосомы в результате отрыва её части; при этом сохраняется её центромера, однако теряется часть генов;

2) *дупликация* — удвоение генов в определённом участке хромосомы, при котором один участок хромосомы представлен более одного раза;

3) *транслокация* — межхромосомные перестройки, связанные с переносом части генов на другую негомологичную хромосому; результатом является изменение группы сцепления генов;

4) *инверсия* — поворот участка хромосомы на 180°; при этом меняется последовательность сцепления генов.

Примером хромосомной мутации у человека является делеция в коротком плече 5-й хромосомы, в результате возникает синдром «кошачьего крика» (см. далее § 64). Хромосомные мутации чаще всего приводят к изменению функционирования генов, вследствие чего возникают патологические нарушения в организме. Однако такие мутации играют существенную роль в эволюции вида. Предполагается, что в процессе эволюции человека произошла по крайней

мере одна перестройка: два плеча 2-й хромосомы человека соответствуют 12-й и 13-й хромосомам шимпанзе и 13-й и 14-й хромосомам гориллы и орангутана. Исследования показали, что 4, 5, 12 и 17-я хромосомы человека и шимпанзе отличаются инверсиями.

Геномные мутации — количественные изменения числа хромосом в клетке. Они являются результатом нарушения веретена деления, которое приводит к нерасхождению хромосом в мейозе. Встречаются два вида таких мутаций: полиплоидия и анеуплоидия (рис. 221).

Полиплоидией (от греч. *polyploos* — многократный и *eidos* — вид) называют кратное увеличение числа хромосом ($3n$, $4n$ и т. д.). В некоторых случаях при делении клетки ядро делится быстрее цитоплазмы. В результате число хромосом в клетке удваивается по сравнению с исходной, возникает тетраплоидная клетка. Она может дать начало диплоидным гаметам, которые, затем сливаясь, образуют тетраплоидный организм. Иногда при нарушении веретена деления в мейозе возникают диплоидные гаметы, которые, сливаясь с гаплоидной гаметой, образуют триплоидный организм. Этот вид мутации часто встречается у растений. Многие культурные растения являются полиплоидами по отношению к диким предкам. У полиплоидных форм увеличены размеры клеток, вегетативных органов, плодов и семян.

Примером полиплоидии является дельфиниум, который образует более крупные цветки и в большем количестве (рис. 222). Другой пример — сахарная свёкла с триплоидным набором хромосом: у неё увеличена масса корнеплода и значительно выше содержание сахара. Известен также триплоидный виноград,

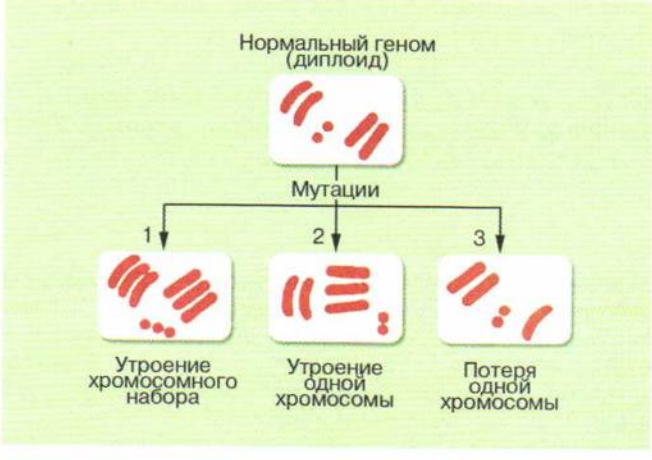


Рис. 221. Геномные мутации: *1* — полиплоидия; *2*, *3* — анеуплоидия

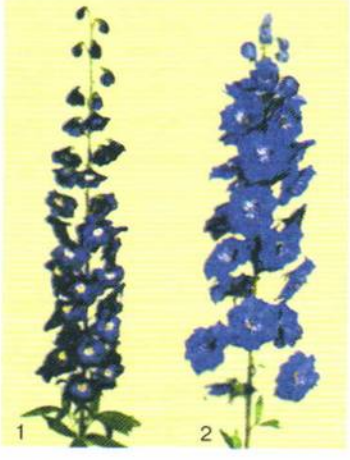


Рис. 222. Полиплоидия у дельфиниума: *1* — диплоид; *2* — полиплоид

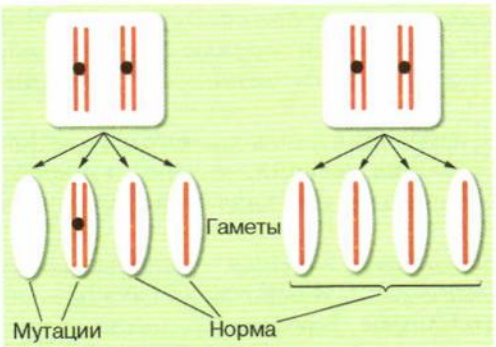


Рис. 223. Причины анеуплоидии: нерасхождение хромосом в мейозе

отсутствие семян у которого повышает вкусовые качества.

У животных полиплоидия, как правило, не встречается. Эмбрионы с триплоидным и тетраплоидным набором хромосом нежизнеспособны и погибают на ранних стадиях развития. В редких случаях отмечается рождение полиплоидных особей, но они погибают на 5—7-й день. Полиплоидия резко снижает жизнеспособность животных.

Анеуплоидия (от греч. *an* — отрицательная частица, *eu* — хорошо, *ploos* — кратный и *eidos* — вид), или *гетероплоидия*, — увеличение или уменьшение числа хромосом в кариотипе на одну, две и т. д. Подобные аномалии связаны с нерасхождением одной или нескольких хромосом в мейозе после конъюгации или сестринских хроматид (рис. 223). В результате могут возникнуть гаметы с аномальным числом хромосом, которые при оплодотворении образуют: моносомию ($2n - 1$), трисомию ($2n + 1$), тетрасомию ($2n + 2$) и т. д.

У животных и человека такие мутации приводят к аномалиям развития, иногда к гибели организма. Трисомия у человека описана по большинству хромосом, однако только при трисомии по 21-й, 22-й и половой 23-й паре организмы обычно жизнеспособны. Примером трисомии по 21-й паре является синдром Дауна, когда в клетке оказывается 47 хромосом. Более подробно мутации человека будут рассмотрены в следующей главе.

Мутации: генные (точковые), хромосомные, геномные; хромосомные перестройки (аберрации): делеция, дупликация, транслокация, инверсия; геномные мутации: полиплоидия, анеуплоидия (гетероплоидия).

Вопросы и задания

1. В каком случае ген в ДНК будет изменён более всего — при выпадении или замене одного нуклеотида? К каким последствиям это может привести?
2. Многие культурные растения (пшеница, овёс, сахарная свёкла) обладают высокой урожайностью и устойчивостью к действию неблагоприятных факторов. С каким видом мутаций связаны эти явления? Чем можно объяснить улучшение качества вегетативных органов и повышение продуктивности организмов?
3. Объясните, чем полиплоидия отличается от анеуплоидии. Будут ли анеуплоидные растения обладать повышенной жизнеспособностью, как и полиплоидные?
4. С чем может быть связано нерасхождение хромосом в мейозе? Какие типы мутации имеют место в этом случае? Ответ проиллюстрируйте примерами.

5. Составьте схему слияния гамет, изображённых на рис. 223. Запишите результаты образования аномальных и нормальных зигот в каждом случае. Сколько гомологичных хромосом попадает в каждую зиготу? Как называется такой тип мутации?

Дополнительная информация

Наиболее часто в природе встречаются генные мутации. Рассмотрим их проявление на примере генетического кода.

Известно, что код триплетен, каждая тройка нуклеотидов соответствует одной аминокислоте. В целом определённый набор аминокислот соответствует молекуле одного белка, и от их состава и последовательности зависят свойства этого белка. Для наглядности представим, что буквы алфавита — это нуклеотиды, а каждые три буквы, составляющие слово, — это одна аминокислота. Соединяя трёхбуквенные слова, мы получим предложение — белок. Например, возьмём такое исходное предложение (белок) — *дым был сер*. В этом предложении три слова, значит, в нашем случае три аминокислоты. Запишем его без пропусков между словами: *дымбылсер*. Тем не менее, зная, что каждое слово состоит из трёх букв, мы можем прочитать предложение правильно. Теперь представим, что один нуклеотид заменился на другой: например, букву *ы* в первом слове заменили на букву *о*. Теперь получается предложение — *домбылсер*. Зная трёхбуквенный код, мы опять его можем прочитать: *дом был сер*. Предложение тоже имеет смысл, но уже другой. Произошла замена одного слова на другое. В нашем варианте одна аминокислота заменяется другой и получается опять белок, но уже другого качества. Замена одного нуклеотида на другой приводит к образованию качественно иного белка.

Теперь рассмотрим другой вариант — выпадение одного нуклеотида. Уберём букву *м* в исходном предложении. У нас получится: *дыбылсер*. Зная трёхбуквенный код, попробуем прочитать предложение: *дыб ылс ер*. Предложение бессмысленно. Потеря нуклеотида существенно меняет всю структуру гена. Происходит смещение рамки считывания генетического кода, и теперь либо вообще теряется весь белок, либо он становится другим.

§61. Закономерности мутационного процесса

Вспомните, какое значение для особей имеют генные, хромосомные и геномные мутации.

Генотип организма — устойчивая и консервативная система, а процесс репликации ДНК близок к совершенству. Стойкость гена имеет важное биологическое значение. Она обеспечивает постоянство вида и его неизменность в относительно стабильных условиях внешней среды. Однако кроме этого свойства гену присуща и способность к мутированию.

Частота и причина мутаций. Мутации возникают случайным образом. В природе каждый отдельно взятый ген мутирует крайне редко, и на первый взгляд может показаться, что изменения в генах несущественны для особи. Но в действительности у организма имеется несколько тысяч генов. Если учесть, что

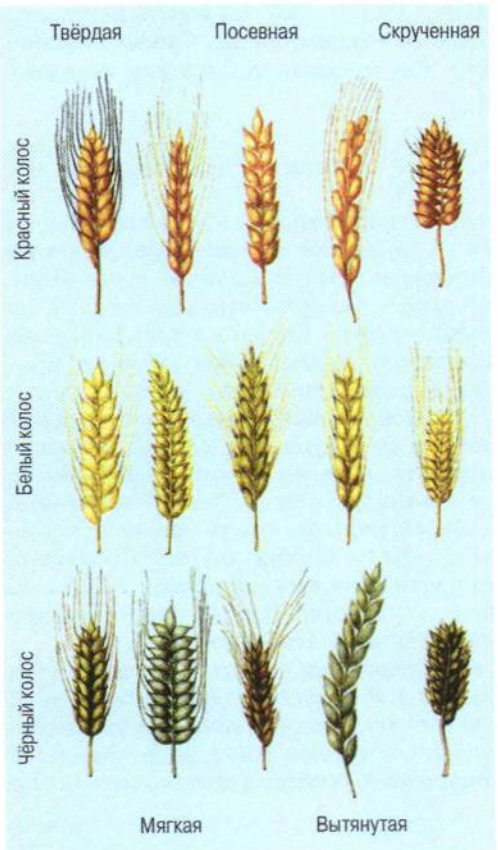


Рис. 224. Проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости на примере разных сортов пшеницы

мутации могут происходить в любом из них, общее число возможных мутаций резко возрастает. Исследования мух дрозофил в природе показали, что среди них особи с мутациями — *мутанты* — встречаются довольно часто. У таких мух наблюдаются самые разнообразные мутации: недоразвитые крылья, изменённая форма глаз, уродливое брюшко и др. Подсчитано, что около 5 % гамет дрозофилы несут мутантные гены.

Каждая отдельная мутация, связанная с изменением структуры ДНК, вызвана какой-то причиной. Однако в большинстве случаев эти причины выяснить трудно. Известно, что некоторые факторы — *мутагены* — могут существенно повысить частоту мутаций. Впервые такие свойства были обнаружены у рентгеновских лучей. У экспериментально облучённых растений и животных в 150 раз чаще происходили мутации. Позже выяснилось, что аналогичным действием обладают α-, β- и γ-лучи, образующиеся при радиоактивном распаде, а также ионизирующее излучение, ультрафиолетовые лучи. Возникающие при этом мутации не адекватны воздействию факторов, единичны и разнообразны. Мутагенным действием обладают и химические вещества, такие как иприт, формальдегид, колхицин, некоторые пищевые консерванты.

Частота возникновения мутаций различна и связана прежде всего с продолжительностью жизненного цикла организма. Чем он короче, тем выше частота мутаций. Мутации чаще всего рецессивны и скрыты в гетерозиготах. Проявляются они только в гомозиготном состоянии. Они могут длительное время сохраняться в гетерозиготном состоянии, никак себя не проявляя. Поэтому определить наличие мутаций можно только при анализе нескольких поколений. При коротком жизненном цикле возобновление идёт с высокой скоростью и рецессивные мутации проявляются чаще.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Русский учёный Николай Иванович Вавилов установил характер возникновения мутаций у близкородственных видов. Исследовав растения семейства Злаковые, он обнаружил, что у многих видов этого семейства имеются одинаковые наследственные изменения. Например, у твёрдой, мягкой и других сортов пшеницы колос бывает красным, белым и чёрным с длинной и короткой остью (рис. 224). У других злаков были также обнаружены сходные изменения (табл. 19). Эта важная закономерность была проверена и на растениях других семейств. В результате многолетней работы Н. И. Вавилов вывел *закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.*

Таблица 19

Гомологические ряды в наследственной изменчивости у злаков
(по Н. И. Вавилову)[1]

Наследственно варьирующие признаки			Рожь	Пшеница	Ячмень	Овёс	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
Соцветие	Плёнчатость	Плёнчатое (плотно заключено в колосковых чешуях)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Голое (легко освобождается от чешуй)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Остистость	Остистое	+	+	+	+	+	+		+	+
		Безостое	+	+	+	+		+	+	+	+
		Короткоостистое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Окраска	Белая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Красная	+	+	+			+	+	+	
		Зелёная (серо-зелёная)	+	+	+	+	+		+	+	
Зерно	Окраска	Чёрная (тёмно-серая)	+	+	+			+	+	+	+
		Фиолетовая	+	+	+				+	+	
	Форма	Округлая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Удлинённая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Консистенция	Стекловидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Мучнистая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Биологические признаки	Образ жизни	Озимый	+	+	+	+				+	
		Яровой	+	+	+	+	+	+	+	+	
		Полуозимый	+	+	+	+	+	+		+	
	Скороспелость	Поздняя	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Ранняя	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание: «+» означает наличие признака.

[1] Таблица взята из работы Н. И. Вавилова «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (1935).

Николай Иванович Вавилов (1887—1943)

Основные положения закона гомологических рядов в наследственной изменчивости

1. Роды и виды, генетически близкие между собой, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть наличие параллельных форм у других видов и родов.
2. Чем ближе генетически в общей системе расположены роды и виды, тем полнее тождество в рядах их изменчивости.
3. Целые семейства растений характеризуются определённым циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство.

Закон Н. И. Вавилова облегчает поиски наследственных отклонений: зная изменчивость и мутации у одного вида, можно предвидеть возможность их появления и у близкородственных видов, например у организмов одного семейства. Эта закономерность имеет важное значение для селекционной работы, так как облегчает выведение новых сортов.

Однако дальнейшее изучение изменчивости у растений и животных показало, что наряду с параллелизмом изменчивости в пределах отдельных близкородственных групп проявляется параллелизм изменчивости одновременно в разных семействах и даже классах, генетически не связанных.

Например, явление наследственного альбинизма, т. е. появление бесхлорофилльных растений, отмечается в самых разных семействах растений: злаков, сложноцветных, бобовых, розоцветных и др. Образование карликовых форм и — в противоположность им — гигантов наблюдается у генетически не связанных друг с другом растений: гороха, фасоли, пшеницы, ячменя, малины, хмеля, энотеры, примулы и т. д.

Наряду с такими всеобщими типами наследственной изменчивости известны и более редкие, присущие многим семействам растений и животных, генетически не связанным друг с другом. Например, представители отдельных родов или видов многих семейств цветковых растений образуют корнеплоды. Это морковь, свёкла, репа, редька и др. Виды растений самых разных семейств имеют две разновидности листьев — опушённые и гладкие.

Изучая детально комплексы признаков, характеризующих сорта (расы) отдельных видов растений из разных родов и семейств, можно с большей или меньшей вероятностью предвидеть получение аналогичных сортов и у растений других семейств. Например, наличие махровости у цветков розы, гвоздики позволило селекционерам вывести подобные сорта тюльпанов, лилий, нарциссов.

Рис. 225. Альбинизм у позвоночных животных:
1 — дрозд-альбинос; *2* — белка-альбинос

Аналогичные явления можно проследить и у животных. Карликовость, гигантизм, альбинизм встречаются среди представителей всех классов не только позвоночных, но и беспозвоночных животных (рис. 225).

Мутант, мутагены, закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Вопросы и задания

1. Какие факторы вызывают мутации? По данным учёных, в настоящее время частота мутаций возросла. Объясните почему.
2. Для каких целей используются методы искусственного получения мутаций?
3. У большинства пород домашних животных известны рецессивные летальные гены. Например, у йоркширской породы коров широко распространён ген, вызывающий водянку, что приводит к гибели телят при рождении. Почему такие летальные гены часто встречаются в одном стаде или питомнике? Ответ поясните.
4. В чём сущность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова? Можно ли сказать, что для генетики этот закон имеет такое же значение, как периодический закон Д. И. Менделеева для химии? Ответ обоснуйте и проиллюстрируйте примерами.
5. Объясните с позиций закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова отсутствие шерсти у некоторых представителей кошачьих, собачьих и приматов.

Дополнительная информация

Николай Иванович Вавилов — выдающийся ботаник и географ, всемирно признанный авторитет в области генетики, селекции, растениеводства, крупный организатор научных исследований мировой флоры культурных растений.

Н. И. Вавилов родился 26 ноября 1887 г. в Москве. Окончив коммерческое училище, он поступает в Московский сельскохозяйственный институт (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева). После окончания учёбы его оставили при институте для работы на селекционной станции, где он начал исследование культурных растений с целью выявления их иммунитета по отношению к паразитическим грибам.

В 1913 г. Н. И. Вавилов был командирован за границу для научной работы. В Англии он познакомился с крупнейшими генетиками того времени — Бэтсоном, Пеннетом и Бивеном, работал в лаборатории генетики Кембриджского университета. В Германии Вавилов посетил лабораторию Эрнста Геккеля, славившуюся достижениями в области селекции. После возвращения на родину в 1914 г. учёный продолжил свою работу. Он исследовал 650 сортов пшеницы и 350 сортов овса, а также бобовые, лён и другие растения. Результатом его многочисленных исследований стала монография «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» (1919).

Обработка значительного материала, наблюдения и опыты позволили Н. И. Вавилову в 1920 г. сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Это было крупнейшее событие в развитии биологии, в частности в ещё молодой тогда науке генетике, открывавшее новые горизонты для практической деятельности. В том же году Сельскохозяйственный комитет избрал Н. И. Вавилова заведующим отделом прикладной ботаники и селекции.

В 1921 г. Н. И. Вавилов поехал в Америку на Международный конгресс по сельскому хозяйству, где по достоинству был оценён открытый им закон гомологических рядов. Многочисленные контакты с учёными-биологами и селекционерами позволили собрать обширный теоретический материал.

В 1923 г. Н. И. Вавилов был избран директором Государственного института опытной агрономии и стал членом-корреспондентом Академии наук СССР. В конце 1920-х гг. отдел, который он возглавлял, был преобразован во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур, а с 1930 г. — во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), который находится в Санкт-Петербурге. Со временем ВИР превратился в один из крупнейших и известнейших в мире научных центров по изучению культурных растений.

В 1929 г. Н. И. Вавилов был избран академиком и назначен президентом ВАСХНИЛ (Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина). Хорошо понимая роль науки в деле подъёма сельского хозяйства страны, он сразу же направил свою энергию на организацию целой сети научно-исследовательских институтов сельскохозяйственного профиля.

В 1930 г. Н. И. Вавилов возглавил Институт генетики АН СССР. Под его руководством был сделан ряд важных открытий в области генетики культурных растений. За свои заслуги в области сельского хозяйства он был избран членом целого ряда мировых научных обществ: Академии наук в Галле, Британской ассоциации биологов, Английского Королевского общества, Шотландской академии

наук, Американского ботанического и Нью-Йоркского географического обществ, Чехословацкой академии наук и др.

С 1923 по 1940 г. Н. И. Вавилов принял участие в многочисленных экспедициях по Советскому Союзу и всему миру: он побывал в Китае и Индии, Мексике и США, Эфиопии, Египте и почти во всех станах Средиземноморья, а также в Японии, Корее и на Тайване. В результате была собрана мировая коллекция семян растений, которая к 1940 г. насчитывала 250 тыс. образцов, из них 36 тыс. образцов пшеницы, 10 тыс. — кукурузы, 23 тыс. — кормовых культур и т. д.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 11

Организм наряду с наследственностью обладает изменчивостью. Существуют две её формы — дискретная (прерывистая) и непрерывная. При дискретной изменчивости различия между особями резко выражены, при непрерывной имеется вариационный ряд, отражающий предел изменчивости признака — норму реакции.

Различают два вида изменчивости: ненаследственную (модификационную) и наследственную. Модификационная, или фенотипическая, изменчивость носит адаптивный характер и не наследуется.

Наследственная изменчивость затрагивает генотип. Наследственные изменения имеют случайный характер. Выделяют два вида наследственной, или генотипической, изменчивости: комбинативную и мутационную. Комбинативная изменчивость возникает в результате комбинации генов и хромосом в процессе мейоза, а также случайного сочетания гамет при оплодотворении. Мутации происходят из-за нарушения структуры ДНК, отдельных хромосом и всего генома, что приводит к изменению генотипа.

Мутации чаще вредны, так как снижают адаптивные свойства организма. Однако именно мутации создают резерв наследственной изменчивости, накапливаясь у гетерозигот. Выявлена закономерность в проявлении мутаций у близкородственных видов организмов.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленный Н. И. Вавиловым, имеет большое значение в селекционной работе при выведении новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Модификации, статистика и теория вероятностей.
2. Наследственность и изменчивость: наследственная изменчивость.
3. Мутации и мутагены.
4. Мир культурных полиплоидов.
5. Биография и научная деятельность Н. И. Вавилова.
6. Виды мутационной изменчивости.
7. Комбинативная изменчивость у животных и растений; её значение.
8. Основные закономерности изменчивости организмов.

Глава 12. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

§ 62. Геном человека

Рассмотрите рис. 226. В чём сходство хромосомного набора женщины и мужчины? Какие различия имеются в хромосомных наборах?

Хромосомный набор, или кариотип, — это совокупность определённого числа и внешнего вида (морфологии) хромосом организма. В 1956 г. учёным на материале культуры ткани лёгкого эмбрионов человека удалось установить, что диплоидное число хромосом в соматических клетках постоянно и равно 46. Был сделан первый анализ кариотипа человека.

Кариотип человека. В норме кариотип человека включает 46 хромосом диплоидного набора, или 23 пары гомологичных хромосом; из них 22 пары аутосом и одну пару половых хромосом — *XX* (у женщин) и *XY* (у мужчин). Таким образом, у человека женский организм является гомогаметным, а мужской — гетерогаметным (рис. 226).

Для изучения кариотипа человека исследуют клетки костного мозга или лейкоциты, так как их легче выделить из организма. В культуру клеток добавляют специальный препарат колхицин, приостанавливающий их деление на стадии метафазы. Именно на этой стадии хромосомы максимально спирализованы, они лежат в одной плоскости и хорошо идентифицируются. Их

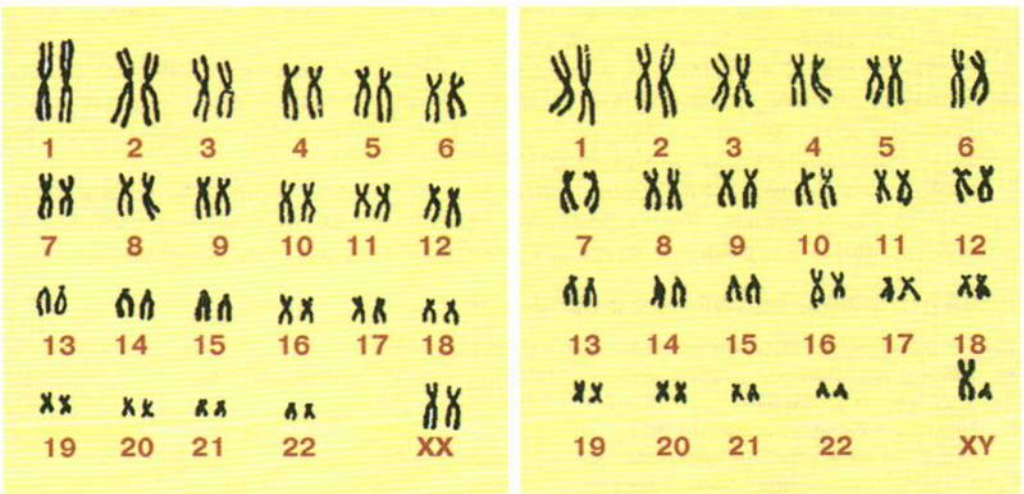


Рис. 226. Кариотип человека. Идиограммы хромосомных комплексов женщины (слева), мужчины (справа)

фиксируют и окрашивают специальными препаратами, благодаря чему каждая хромосома чётко видна в световой микроскоп.

Идиограмма кариотипа человека. Для исследования хромосомного набора человека в 1960 г. в Денвере (США) была разработана «Стандартная система номенклатуры митотических хромосом человека». Согласно этой классификации все хромосомы располагаются попарно в порядке убывания их величины. Хромосомные пары пронумерованы от 1 до 22 в соответствии с их длиной. Половые хромосомы не имеют номеров и обозначаются буквами *X* и *Y*. Так была построена *идиограмма* (от греч. *idios* — своеобразный и *gramma* — запись) кариотипа человека, представляющая собой схемы хромосом, основанные на их длине. Характерные особенности строения каждой отдельной хромосомы определяются положением в ней центромеры и длиной её плеч.

Все 22 аутосомы объединены по сходству в семь групп (рис. 227):

группа *A* (с 1-й по 3-ю хромосомы) — три пары длинных хромосом с равными или почти равными по длине плечами;

группа *B* (4-я и 5-я хромосомы) — две пары длинных хромосом с плечами неодинаковой длины — разноплечие;

группа *C* (с 6-й по 12-ю хромосомы) — разноплечие хромосомы средних размеров; их трудно индивидуализировать; к этой же группе по размеру относится и половая *X*-хромосома;

группа *D* (с 13-й по 15-ю хромосомы) — хромосомы средних размеров, имеющие очень короткое, почти незаметное второе плечо; все они между собой очень похожи;

группа *E* (с 16-й по 18-ю хромосомы) — три пары коротких разноплечих хромосом, причём хромосомы 16-й пары отличаются от 17-й и 18-й;

группа *F* (19-я и 20-я хромосомы) — две пары очень коротких равноплечих хромосом;

группа *G* (хромосомы 21-й, 22-й пар) — очень короткие одноплечие хромосомы со спутниками, трудно различимые между собой. К этой группе по размерам принадлежит и *Y*-хромосома.

Идентификация хромосом только по величине и форме — дело сложное: как видно из идиограммы, некоторые хромосомы имеют большое сходство.

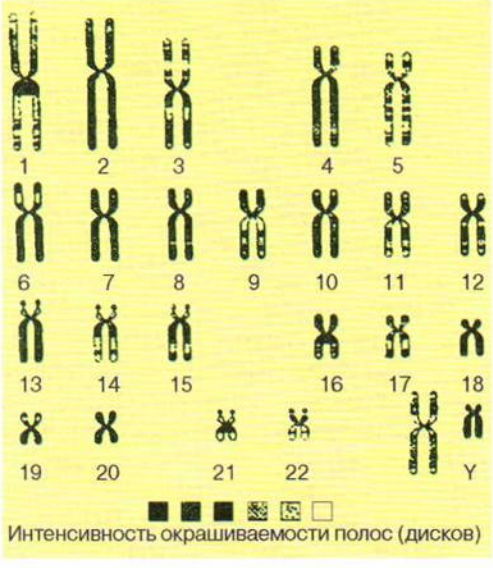


Рис. 227. Схематические карты хромосом человека при их дифференциальной окраске

В настоящее время используются специальные красители, которые позволяют выявить отдельные окрашенные полосы в хромосомах (см. рис. 227). Каждая хромосома человека содержит только ей свойственную последовательность полос, что позволяет точно их идентифицировать. Этот рисунок индивидуален для каждой пары хромосом.

Международная программа «Геном человека». Конец XX — начало XXI в. ознаменовался широкомасштабным научным исследованием: учёные из 20 стран мира приняли участие в международной программе «Геном человека». Её целью стало выяснение последовательности азотистых оснований в молекулах ДНК хромосом человека, т. е. полная расшифровка его генома. Основные направления программы включали построение карт хромосом с высоким разрешением; изучение геномов модельных микроорганизмов, например кишечной палочки; создание компьютерных технологий для обработки и анализа данных по генетическому картированию и *секвенированию* (от англ. *sequence* — последовательность) ДНК организмов; информирование общественности по вопросам, связанным с получением генетических данных о человеке, обсуждение этических и правовых аспектов исследования его генома.

В выполнении программы было задействовано несколько тысяч учёных, специализирующихся в области молекулярной биологии, органической и биологической химии, математики и физики. Это один из самых дорогостоящих научных проектов в истории человечества. Для достижения цели программы было сформулировано пять задач:

1) построить генетические карты хромосом, на которых были бы помечены гены, отстоящие друг от друга на расстояние, не превышающее 2 млн оснований (1 млн оснований принято называть одной мегабазой);
2) составить физические карты каждой хромосомы кариотипа человека;
3) получить карту всего генома человека в виде охарактеризованных по отдельности фрагментов ДНК, входящих в состав генов;
4) осуществить полное секвенирование ДНК клеток человека;
5) нанести на полностью завершённую карту все гены человека.

В ходе выполнения программы последовательно создавались три типа карт хромосом человека: генетические, физические и секвенсовые. *Генетические карты* помогли учёным найти ответ на вопрос о вовлечённости генов в образование отдельных признаков организма. Ведь многие признаки формируются под контролем нескольких генов, часто расположенных в разных хромосомах, и знание нахождения каждого из них способствует лучшему распознаванию законов дифференцировки клеток, органов и тканей. *Физические карты* хромосом использовали для выявления на них поперечных полос (рис. 228). Их можно увидеть в микроскоп и таким способом точно идентифицировать принадлежность той или иной хромосомы к определённой группе. *Секвенсовые карты* дали возможность выяснить последовательность нуклеотидов ДНК. На этих картах указано положение всех нуклеотидов.

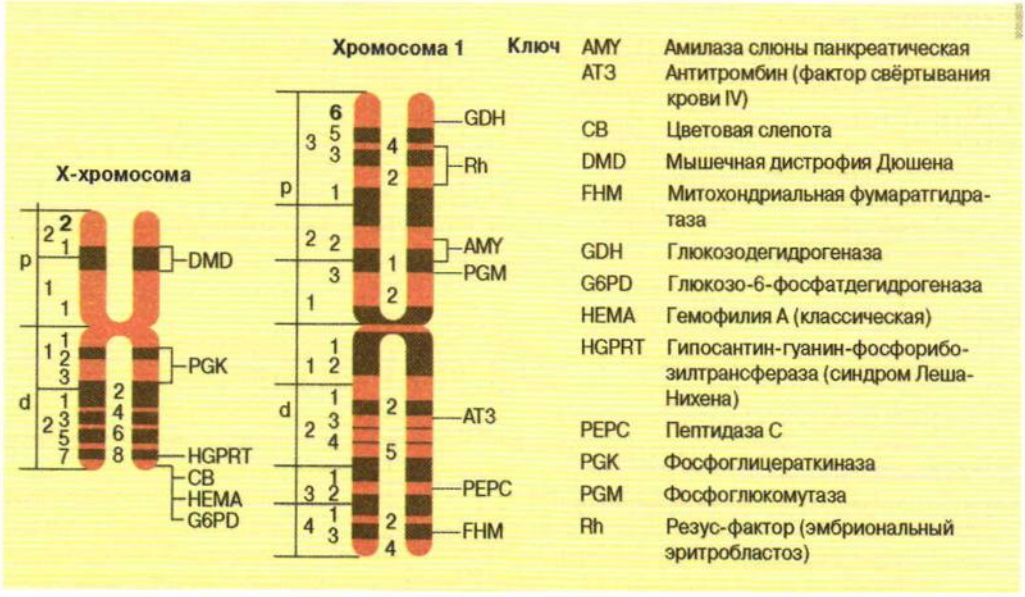


Рис. 228. Физические карты *X*-хромосомы и 1-й хромосомы человека

Программа «Геном человека» в основном была завершена к концу 2000 г. В результате этой гигантской по масштабу научной работы созданы международные банки данных о последовательностях нуклеотидов ДНК и об аминокислотном составе большинства белков человека. Анализ генома человека позволил обнаружить примерно 30—40 тыс. генов, которые сильно отличаются друг от друга. Средняя длина гена у человека составляет примерно 50 тыс. пар нуклеотидов. Самые короткие гены содержат всего два десятка нуклеотидов — например, гены эндорфинов, синтезируемых в мозге белков, вызывающих ощущение удовольствия. Самый длинный ген, кодирующий белок мышц — миодистрофин, содержит 2,5 млн нуклеотидов. На кодирование белков используется всего лишь около 1 % генома; есть участки ДНК, несущие гены, кодирующие РНК. Однако свыше 70 % генома содержит так называемую «молчащую ДНК», которая не кодирует ни белки, ни РНК. Функции её пока не выяснены.

Раскрытие полной тайны генома человека ещё впереди. Завершился лишь первый, структурный этап работы, связанный с выяснением структуры генов. Более важным представляется второй этап — функциональный, т. е. связанный с изучением функций всех генов человека.

Идиограмма; секвенирование; карты хромосом: генетические, физические, секвенсовые.

Вопросы и задания

1. Что такое кариотип? Сколько хромосом в кариотипе человека?
2. На какой стадии митоза хромосомы хорошо видны? Ответ обоснуйте.
3. Чем отличаются кариотипы мужчины и женщины?
4. Сколько групп хромосом выделяют в кариотипе человека (см. рис. 227)? Что положено в основу этого деления?
5. Охарактеризуйте основные достижения международной программы «Геном человека». В чём прикладное значение этой научной работы? Каковы перспективы изучения генома человека?

Дополнительная информация

Первым, кто поднял вопрос о необходимости и своевременности секвенирования генома человека, был американский учёный Ренато Дальбеко. В марте 1986 г. состоялась первая конференция по геному человека в Лос-Аламосе (США). Но исследование генома было начато уже в 1983 г. в двух ведущих биологических лабораториях США: в Лос-Аламосе и Ливеморе. Поставленная перед сотрудниками этих лабораторий задача заключалась в создании *клонотеки* (библиотеки) фрагментов ДНК человека из одного источника.

История отечественной программы «Геном человека» началась в 1987 г., когда в Отделении биохимии, биофизики и химии физиологически активных соединений АН СССР была организована встреча ведущих учёных для обсуждения исследований по этой проблеме. В феврале 1988 г. на годичном общем собрании АН СССР в выступлении академика А. А. Баева было высказано мнение о необходимости создания программы по изучению генома человека. 31 августа 1988 г. было принято постановление Совета Министров СССР о программе, и в 1989 г. она стала одной из 14 Государственных научно-технических программ. Её разделы: 1) коллекция клеток человека; выделение хромосом (3-я хромосома, совместно со Швецией, 5-я, 13-я и 19-я хромосомы); 2) клонотеки (библиотеки) хромосом, их физическое картирование; 3) секвенирование ДНК; 4) структурно-функциональные исследования; 5) медицинская генетика и генотерапия; 6) информационное обеспечение и создание банков данных; 7) совершенствование методов исследований и приборов.

В 1989—1990 гг. в США и СССР, а затем и в ряде других стран начали полномасштабно функционировать соответствующие научные программы. Чуть позднее возникла Международная организация по изучению генома человека (Human Genome Organization — HUGO), которая стала координировать работу научных групп в разных странах мира.

В июне 2000 г. было объявлено о завершении предварительного секвенирования генома человека. Исследователи приступили к аннотации и анализу полученных данных, а также сформулировали задачи для дальнейшей работы.

Очевидно, что расшифровка генома человека существенно расширит знания о генетике человека и окажет огромное влияние на биомедицинские исследования и развитие здравоохранения. Однако применение этих знаний уже сегодня сталкивается с проблемами этического, социального и юридического характера.

§ 63. Методы изучения генетики человека

Вспомните, какие методы используют учёные-генетики для изучения закономерностей наследственности и изменчивости.

Все генетические законы универсальны и приложимы к человеку. Однако изучение генетики человека имеет ряд особенностей. Во-первых, нельзя использовать гибридологический метод, так как экспериментальное скрещивание людей невозможно. Во-вторых, у человека медленная смена поколений и проанаблюдать характер наследования признака сложно. В-третьих, у человека очень малое число потомков в одной семье, что не даёт статистически достоверного результата. Кроме того, в отличие от классических генетических объектов у человека большое число хромосом и много групп сцепления. Для изучения генетики человека используют специфические методы.

Генеалогический метод. Он основан на составлении родословной человека и изучении характера наследования признака. Его предложил в 1865 г. английский учёный Френсис Гальтон — основатель *евгеники* (от греч. *eugenes* — хороший род), науки о наследственном здоровье человека и путях его улучшения. Суть этого метода состоит в установлении родословных связей членов какой-либо семьи, определении доминантных и рецессивных признаков и характера их наследования в поколениях. Этот метод эффективен при исследовании генных мутаций. При составлении родословной используются специальные стандартные символы (рис. 229).

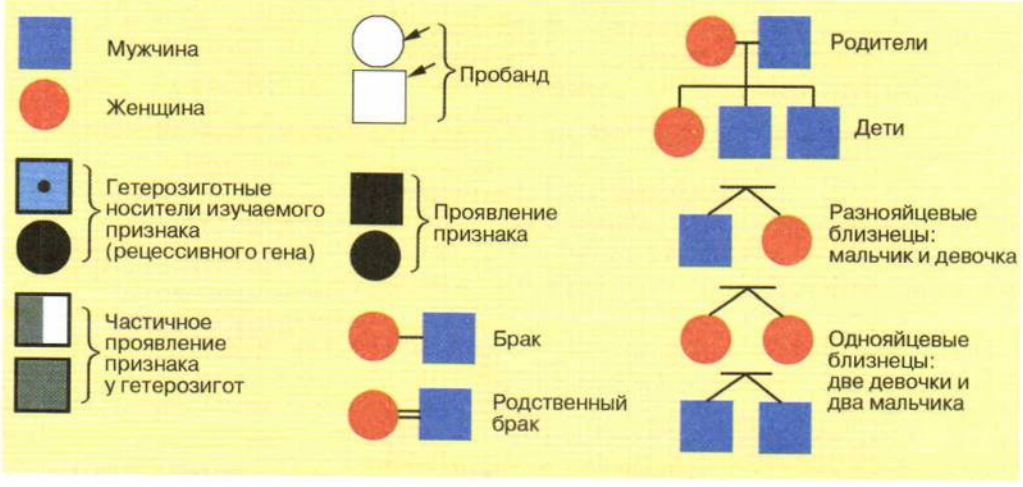


Рис. 229. Стандартные символы, принятые для составления родословных

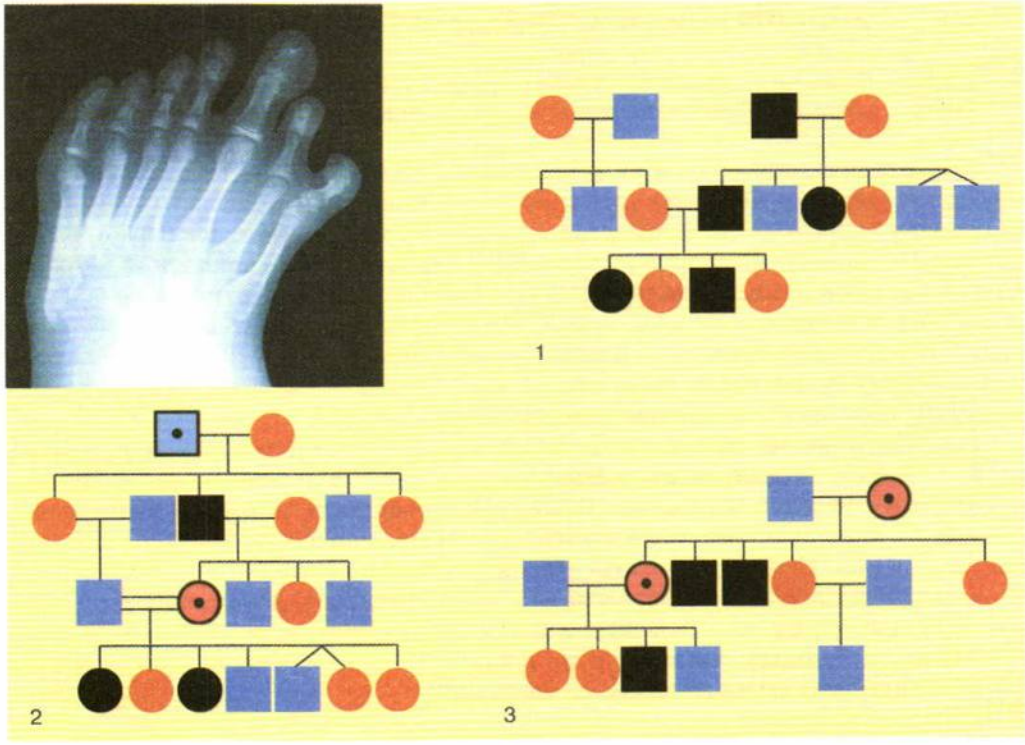


Рис. 230. Типы наследования: *1* — доминантного признака полидактилии; *2* — рецессивного признака серповидно-клеточной анемии; *3* — признака дальтонизма, сцепленного с полом. Слева — рентгенограмма кисти человека с полидактилией

Исследования включают два этапа: сбор сведений о семье за возможно большее число поколений и генеалогический анализ. Родословная составляется, как правило, по одному или нескольким признакам. Для этого собираются сведения о наследовании признака среди близких и дальних родственников. Генеалогический анализ начинается с *пробанда* — лица, по отношению к которому составляется родословная, т. е. исследуется его наследственность.

Второй этап — анализ родословной с целью установления характера наследования признака. В первую очередь устанавливают, как проявляется признак у представителей разного пола, т. е. сцепленность признака с полом. Далее определяют, является ли признак доминантным или рецессивным, сцеплен ли он с другими признаками и т. д. При рецессивном характере наследования признак проявляется у небольшого числа особей и не во всех поколениях. Он может отсутствовать у родителей. При доминантном наследовании признак встречается часто — практически во всех поколениях (рис. 230).

Характерной особенностью наследования признаков, сцепленных с полом, является их частое проявление у лиц одного пола. В случае если этот признак доминантный, то он чаще встречается у женщин. Если признак рецессивный, то в этом случае он чаще проявляется у мужчин (см. рис. 230, *3*).

Именно генеалогическим методом удалось определить характер наследования гемофилии. Эту болезнь ещё в XIX в. назвали королевской, так как она проявля-

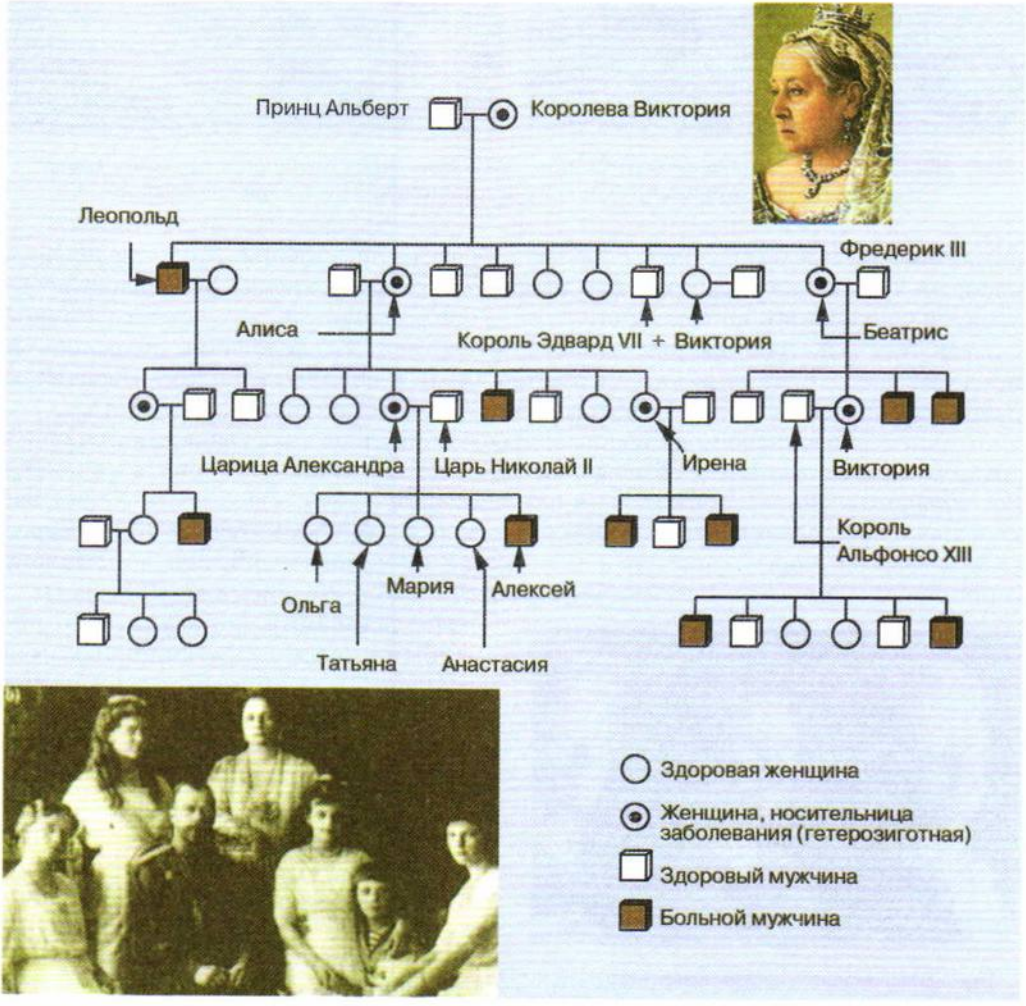


Рис. 231. Наследование гемофилии у потомков королевы Виктории. Родословная

Рис. 232. Свёртывание языка в трубочку (доминантный признак)

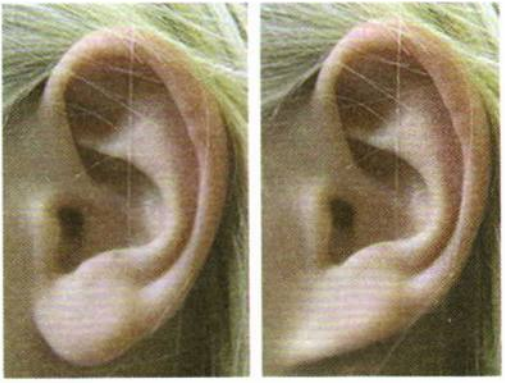


Рис. 233. Свободная (доминантный признак) и приросшая мочка уха

лась у многих представителей королевских фамилий Европы. Для определения характера наследования признака была составлена и проанализирована родословная британского королевского дома, а также семей, царствующих в Европе и имеющих родственные связи с этой фамилией. Исследование родословной показало, что признак является рецессивным и сцеплен с полом. Носителем рецессивного гена оказалась британская королева Виктория (рис. 231).

Анализ многочисленных родословных и степень распространения признака среди больших групп людей помогли учёным-генетикам установить характер наследования многих нормальных признаков человека: курчавость и цвет волос, цвет глаз, веснушчатость, строение мочки уха, форму губ и носа, разрез глаз, а также выявить передачу в поколениях таких аномалий, как дальтонизм, серповидно-клеточная анемия, близорукость (табл. 20, рис. 232, 233, 234).

Рис. 234. Наследование близорукости (доминантно-аутосомный признак) в трёх поколениях одной семьи

Исследования показали, что некоторые способности человека: музыкальность, математический склад ума — определяются также наследственными факторами. С помощью генеалогического метода доказано наследование у человека сахарного диабета, глухоты, шизофрении, слепоты. Этот метод используется для диагностики наследственных заболеваний и медико-генетического консультирования. По характеру наследования определяется вероятность рождения ребёнка с генетическими аномалиями.

Таблица 20

Доминантные и рецессивные признаки у человека

Нормальные признаки		Патологические признаки	
Доминантные	**Рецессивные**	**Доминантные**	**Рецессивные**
Карие глаза	Голубые глаза	Карликовая хондродистрофия	Нормальное развитие скелета
Тёмные волосы	Светлые волосы	Полидактилия (шестипалость)	Нормальное строение конечностей
Монголоидный разрез глаз	Европеоидный разрез глаз	Брахидактилия (короткопалость)	Нормальное строение конечностей
Нос с горбинкой	Прямой нос	Нормальная свёртываемость крови	Гемофилия (пониженная свёртываемость крови)
Широкая щель между резцами	Узкая щель между резцами или её отсутствие	Полипоз толстой кишки	Отсутствие полипоза
Крупные, выступающие вперёд зубы	Обычная форма и положение зубов	Нормальное цветовосприятие	Дальтонизм (нарушение цветовосприятия)
«Ямочки» на щеках	Отсутствие «ямочек»	Наличие пигмента	Альбинизм (отсутствие пигмента)
Белый локон волос	Нормальная пигментация волос	Нормальное усвоение фенилаланина	Фенилкетонурия
Наличие веснушек	Отсутствие веснушек	Нормальное усвоение лактозы	Галактоземия
Свободная мочка уха	Приросшая мочка уха	Нормальное усвоение фруктозы	Фруктозурия
Полные губы	Тонкие губы	Нормальное строение эритроцитов	Серповидноклеточная анемия
Лучшее владение правой рукой	Лучшее владение левой рукой	Близорукость	Нормальное зрение
Положительный резус-фактор	Отрицательный резус-фактор		
Ощущение вкуса фенилтиокарбамида (ФТК)	Неспособность ощутить вкус ФТК		

Близнецовый метод. Основан на изучении фенотипа и генотипа близнецов для определения степени влияния среды на развитие признаков. Среди близнецов выделяют однояйцевых и разнояйцевых. У человека одна двойня приходится в среднем на 80—85 родов, одна тройня — на 6—8 тыс., четверни и пятерни рождаются очень редко. Однояйцевые близнецы составляют 15 % от всех многоплодных родов.

Однояйцевые близнецы (*монозиготные*) развиваются из одной зиготы, разделившейся на ранней стадии дробления на две части. В этом случае одна оплодотворённая яйцеклетка даёт начало не одному, а сразу двум зародышам (рис. 235, *1*). Они имеют одинаковый генотип, всегда одного пола и наибо-

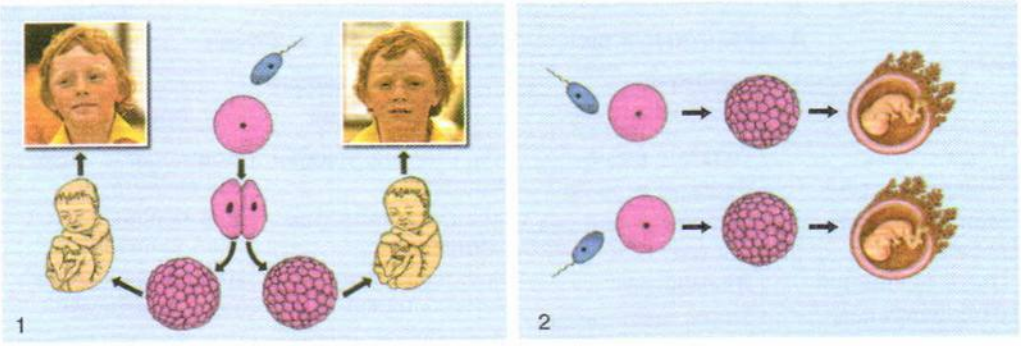


Рис. 235. Схема образования двух типов близнецов: *1* — однояйцевых (монозиготных); *2*— разнояйцевых (гетерозиготных)

лее интересны для изучения. Сходство у таких близнецов почти абсолютное. Мелкие различия могут объясняться влиянием условий среды (табл. 21).

Таблица 21

Совпадение (конкордантность) признаков у близнецов

Признаки и предрасположенность	Степень совпадения (в %)	
	Однояйцевые	Разнояйцевые
Нормальные		
Группа крови (*АВ*0)	100	46
Цвет глаз	99,5	28
Цвет волос	97	23
Патологические		
Косолапость	32	3
«Заячья губа»	33	5
Врождённый вывих бедра	41	3
Эпилепсия	67	3
Корь	98	94
Туберкулёз	37	15
Гипертония	26	10
Ревматизм	20	6

Разнояйцевые близнецы (*гетерозиготные*) развиваются из разных зигот в результате оплодотворения двух яйцеклеток двумя сперматозоидами (рис. 235, *2*). Они похожи друг на друга не более, чем родные братья или сёстры, рождённые в разное время. Такие близнецы могут быть однополыми и разнополыми. Сходство у них незначительное (см. табл. 21).

Близнецовый метод позволяет определить степень проявления признака у пары, влияние генотипа и среды на развитие признаков. Все различия, кото-

рые проявляются у однояйцевых близнецов, имеющих одинаковый генотип, связаны с влиянием внешних условий. Большой интерес представляют случаи, когда такая пара была по каким-то причинам разлучена в детстве и близнецы росли и воспитывались в разных социальных условиях.

Изучение разнояйцевых близнецов даёт возможность проанализировать развитие разных генотипов в одинаковых условиях среды. Близнецовый метод позволил установить, что для многих заболеваний значительную роль играют условия среды, при которых происходит формирование фенотипа.

Как видно из таблицы 21, группа крови, цвет глаз и волос определяются только генотипом и от условий среды не зависят. Инфекционные заболевания, хотя и вызываются вирусами и бактериями, в некоторой степени зависят от наследственной предрасположенности. Такие заболевания, как гипертония и ревматизм, в значительной степени определяются внешними факторами и в меньшей степени наследственностью и генотипом организма.

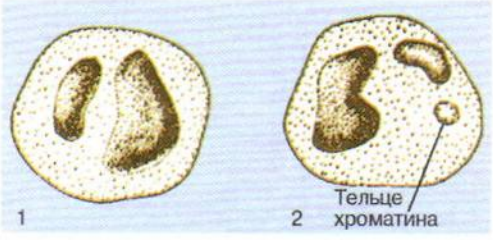


Рис. 236. Ядра лейкоцитов: *1* — мужчины; *2* — женщины. В ядре видно тельце хроматина. Это сильно спирализованная одна из *X*-хромосом

Цитогенетический метод. Он заключается в микроскопическом исследовании структуры хромосом и их количества у здоровых и больных людей. Из трёх типов мутаций под микроскопом можно обнаружить лишь два — хромосомные и геномные мутации. Наиболее простым методом является экспресс-диагностика — исследование количества половых хромосом по *X*-хроматину. В норме у женщин в клетках одна *X*-хромосома обнаруживается в виде тельца хроматина, а у мужчин такое тельце отсутствует (рис. 236). При наличии лишней *X*-хромосомы у женщин наблюдаются два тельца, а у мужчин — одно. Для идентификации трисомии по другим парам хромосом исследуется кариотип соматических клеток и составляется идиограмма, которая сравнивается со стандартной (рис. 237).

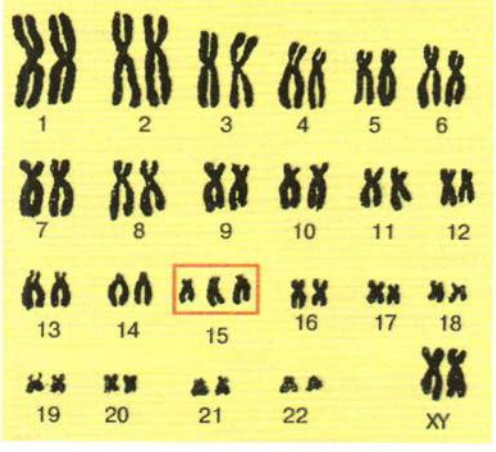


Рис. 237. Изменение в геноме человека — трисомия 15-й пары хромосом

Хромосомные мутации связаны с изменением структуры хромосом. Из них под микроскопом при специаль-

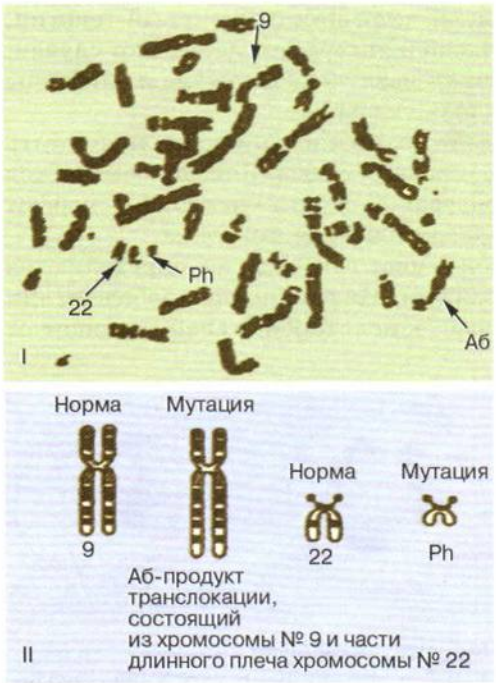


Рис. 238. Транслокация между 22-й и 9-й хромосомами: I — хромосомный комплекс; II — мутантные хромосомы. Хромосома 9 имеет лишний фрагмент, а хромосома 22 укорочена

ном окрашивании хорошо выявляются транслокации, делеции, инверсии. При транслокации или делеции хромосомы соответственно увеличиваются или уменьшаются в размере, а при инверсии меняется рисунок хромосомы (чередование полос) (рис. 238).

Цитогенетический метод используется в медицине для определения поглощённых людьми радиационных доз (в результате чего происходят мутации в соматических клетках), а также в научных исследованиях.

Биохимический метод. Основан на изучении характера биохимических реакций и обмена веществ в организме для установления присутствия аномального гена или уточнения диагноза. Заболевания, в основе которых лежит нарушение обмена веществ, составляют значительную часть генной наследственной патологии. К ним относят сахарный диабет, фенилкетонурию (нарушение обмена аминокислоты фенилаланина), галактоземию (нарушение усвоения молочного сахара) и др.

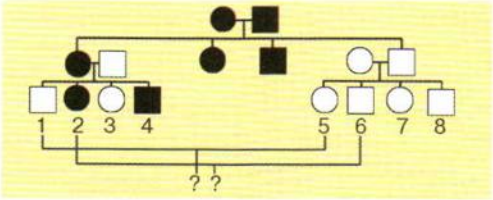
Популяционно-статистический метод. Этот метод генетики даёт возможность учёным рассчитать в популяциях человека частоту встречаемости нормальных и патологических генов, определить соотношение гетерозигот — носителей аномальных генов и людей с гомозиготными генотипами.

Изучение генетики человека позволяет диагностировать, лечить и предсказывать вероятность генетической аномалии. В настоящее время изучен характер наследования около 2000 признаков человека. Для профилактики и прогнозирования вероятности генетического заболевания созданы медико-генетические консультации.

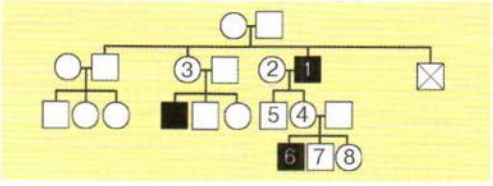
Методы изучения генетики человека: генеалогический, близнецовый, цитогенетический, биохимический, популяционно-статистический; пробанд; близнецы: однояйцевые (монозиготные), разнояйцевые (гетерозиготные).

Вопросы и задания

1. Два идентичных близнеца (мужчины) вступили в брак с двумя идентичными близнецами (женщинами). Будут ли дети от каждого брака похожи между собой так же, как идентичные близнецы, их родители? Ответ поясните.
2. В семейной родословной встречается признак «седая прядь волос», который наследуется как доминантный (см. схему). Определите генотипы родителей. Какие потомки ожидаются от брака двоюродных сестёр и братьев: а) 1 × 5; б) 2 × 6?



3. По представленной на схеме родословной определите характер наследования тяжёлого заболевания (доминантный или рецессивный признак; сцеплен или не сцеплен с полом). Установите возможные генотипы: а) исходных родителей; б) потомков первого поколения — 1, 2, 3; в) потомков второго поколения — 4, 5; г) потомков третьего поколения — 6, 7, 8.



§ 64. Наследственные заболевания человека

Вспомните, чем обусловлены генные, хромосомные и геномные мутации у организмов. Какие факторы являются причинами мутаций?

С генетической точки зрения наследственные заболевания представляют собой мутации в половых и соматических клетках. Все наследственные болезни человека принято делить на три группы: генные болезни, болезни с наследственной предрасположенностью и хромосомные.

Генные болезни связаны с мутациями отдельных генов вследствие преобразования химической структуры ДНК, изменения последовательности нуклеотидов ДНК, выпадения одних и включения других. Это, в свою очередь, изменяет образующуюся на ДНК молекулу РНК и обусловливает синтез нового нетипичного белка, что приводит к появлению у организма аномальных признаков. В результате генной мутации повреждается один ген, поэтому такие

наследственные заболевания называют *моногенными*. К ним относят большинство наследственных аномалий обмена веществ, таких как фенилкетонурию (нарушение обмена аминокислоты фенилаланина, приводящее впоследствии к развитию слабоумия), галактоземию (нарушение обмена молочного сахара лактозы, что приводит к отставанию физического и умственного развития), гипотериоз (врождённое нарушение функции щитовидной железы) и т. д. К генным мутациям, встречающимся у человека, относят также гемофилию, дальтонизм, серповидно-клеточную анемию, полидактилию, синдром Марфана (поражение соединительной ткани, которое сопровождается высоким ростом, удлинением фаланг — «паучьи пальцы») и др.

Примером генной мутации является недоразвитие нижней челюсти, в результате чего узкая нижняя челюсть выступает вперёд и вытягивается нижняя губа. Эта аномалия была распространена в династии Габсбургов на протяжении пяти веков (рис. 239). Она отмечалась и у последнего представителя этой фамилии Альфонса XII Испанского, умершего в 1941 г.

Все моногенные болезни наследуются в соответствии с законами Менделя и по типу наследования бывают аутосомно-доминантными, аутосомно-рецессивными и сцепленными с *X*-хромосомой (см. табл. 20).

Болезни с наследственной предрасположенностью относят к *полигенным*, так как чаще всего они вызываются изменением нескольких генов и для их проявления требуется воздействие определённых факторов внешней среды. Эти заболевания составляют 92 % от общего числа наследственных заболеваний человека. К ним принадлежат такие заболевания, как ревматизм, ишемическая болезнь сердца, сахарный диабет, бронхиальная астма, мигрень, эпилепсия и др. В этом случае по наследству передаётся лишь предрасположенность к за-

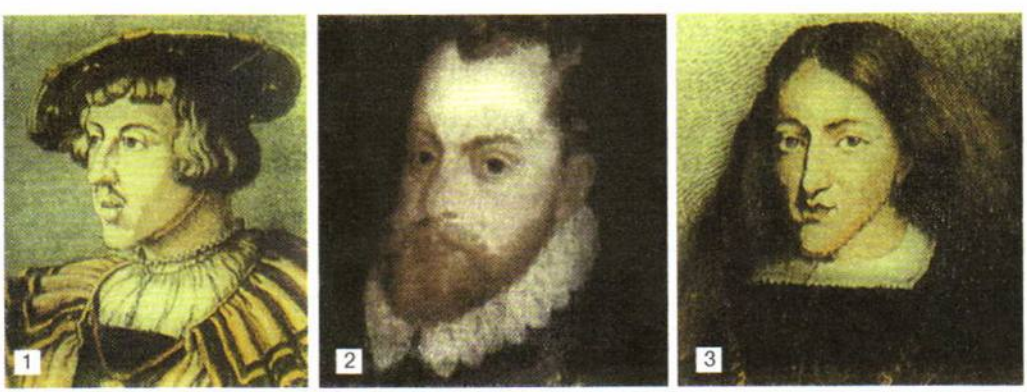


Рис. 239. Наследственный признак династии Габсбургов — «габсбургская губа»:
1 — Фердинанд I (1503—1564) — император Священной Римской империи;
2 — Рудольф II (1552—1612) — император Священной Римской империи;
3 — Карл II (1661—1700) — король Испании

болеванию, а само оно может и не проявиться у потомков. Такие заболевания наследуются не по законам Менделя, имеют возрастные и половые отличия, могут клинически по-разному проявляться у разных индивидов. Кроме того, для них характерна высокая частота встречаемости. Например, сахарным диабетом больны 5 % населения промышленно развитых стран, аллергическими заболеваниями — более 10 %, а гипертонией — около 30 %.

Наследование и степень проявления таких заболеваний у потомков зависит от степени выраженности болезни у родителей, так как их тяжесть обусловлена дефектом нескольких генов. Например, если гипертонией страдают оба родителя, то возрастает риск проявления заболевания в более тяжёлой степени у детей, а также вероятность передачи по наследству патологических генов. Большое значение имеет и степень родства данного индивида с поражённым болезнью членом семьи. Чем дальше в родстве они состоят, тем меньше вероятность проявления заболевания. При прогнозировании наследственной предрасположенности к заболеванию учитывается число больных родственников.

Немаловажным фактором для проявления заболеваний с наследственной предрасположенностью являются и условия среды. Так, при наличии у ближайших родственников ишемической болезни сердца необходимо следить за режимом питания, двигательной активностью, уровнем холестерина в крови, чтобы предотвратить развитие этого заболевания у потомства.

Хромосомные болезни связаны с изменениями как в структурах хромосом, так и в их количестве. Они вызываются хромосомными и геномными мутациями. Хромосомные болезни являются довольно частой формой патологии. Известно, что около 40 % всех спонтанных выкидышей связаны с хромосомными изменениями, а 6 % мертворождённых детей имеют нарушения в количестве и структуре хромосом; 6 из 1000 новорождённых имеют хромосомные аномалии. Почти все хромосомные болезни проявляются в нарушении умственного развития и наличии врождённых пороков.

Геномные мутации связаны с изменением числа хромосом. Они сводятся к появлению лишних хромосом (трисомии) или утрате хромосом (моносомии). Такие изменения происходят при нарушении нормального хода мейоза. Рассмотрим некоторые геномные аномалии человека.

Признаки нарушений при трисомии 1-й хромосомы: аномалии полости рта (дольчатый язык, отсутствие резцов), гиперплазия (разрастание ткани) носовых хрящей, тремор (дрожание конечностей). Наблюдается различная степень умственной отсталости. Понижена жизнеспособность.

Трисомия 17-й хромосомы может выражаться следующими признаками: череп необычной формы — узкий лоб и широкий выступающий затылок, низкое расположение ушных раковин. Наблюдаются аномалии формирования стопы, грудная клетка широкая, грудина укорочена.

При трисомии 21-й хромосомы развивается синдром Дауна (рис. 240). Патологические аномалии этого заболевания заключаются в нарушении строе-

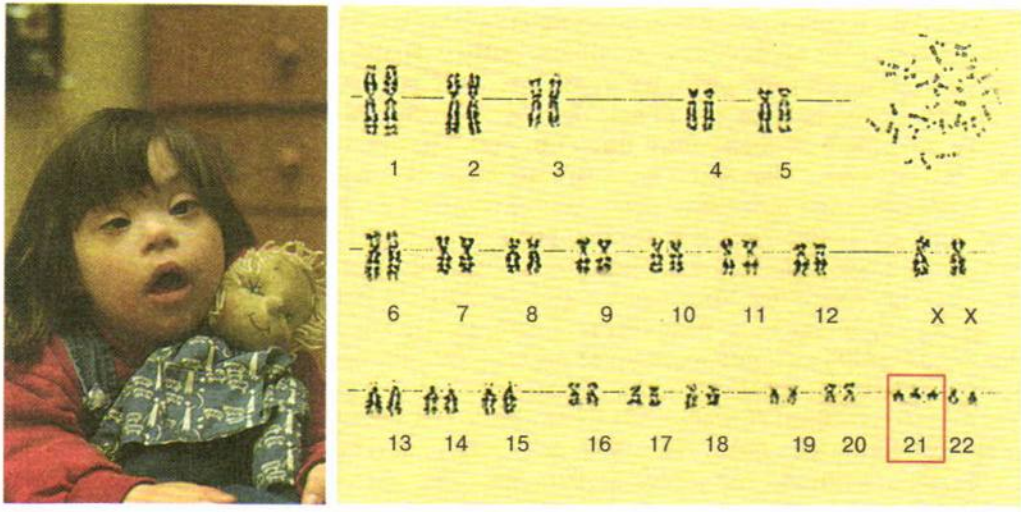


Рис. 240. Ребёнок с синдромом Дауна (справа — кариотип)

ния черепа (голова уменьшена, череп круглый, глазные щели узкие, с косым разрезом). Рот полуоткрыт, особый тембр голоса. Пальцы кисти и стопы укорочены. Наблюдается умственная отсталость разной степени.

Если геномная мутация связана с изменением числа половых хромосом, это может приводить к следующим патологиям.

Синдром Клайнфельтера развивается при избытке *X*- или *Y*- хромосом у лиц с мужским фенотипом. Например, при *XXY* (47), *XXXY* (48), *XXXXY* (49), *XYY* (47), *XYYY* (48). Общими признаками данного синдрома являются высокий рост, евнуховидные пропорции тела (узкие плечи, широкий таз), скудное оволосение тела, иногда умственная отсталость.

Трисомия по половым хромосомам *XXX* (47). У женщин с таким набором наблюдается нарушение функции яичников, небольшое снижение интеллекта, повышенная вероятность заболевания шизофренией. В некоторых случаях они могут иметь нормальное потомство.

Синдром Шерешевского — Тёрнера развивается при моносомии по половым хромосомам. Например, у женщин с набором хромосом *XO* (45) наблюдается задержка роста и полового развития, недоразвитие половых органов.

Структурные перестройки хромосом у человека влекут тяжёлые последствия, приводя к таким дефектам развития, как синдром «кошачьего крика». Этот синдром обусловлен разрывом короткого плеча 5-й хромосомы. Своим названием он обязан характерному крику, который издают до определённого возраста больные дети. Это связано с аномалией развития гортани. Для такого заболевания также характерны умственная отсталость, задержка роста,

мышечная гипотония, слабая выраженность вторичных половых признаков, сращение пальцев, нарушение деятельности центральной нервной системы. Большинство больных детей умирают в раннем возрасте.

Причины хромосомных мутаций установить практически невозможно: это могут быть физические, химические и биологические факторы. Однако риск рождения ребёнка с трисомией по разным парам хромосом возрастает у женщин с возрастом. Например, для женщин в 45 лет он в 60 раз выше, чем в 19—24 года. Девочки моложе 14 лет также имеют повышенный риск рождения ребёнка с хромосомными аномалиями.

Болезни: моногенные, полигенные, генные, хромосомные.

Вопросы и задания

1. Какие виды наследственных заболеваний человека вам известны?
2. Какие из заболеваний, генные или хромосомные, имеют большую вероятность передаваться из поколения в поколение? Ответ поясните.
3. У человека имеется геномная мутация по половым хромосомам, когда кариотип равен 45, т. е. в организме присутствует только одна *X*-хромосома. Почему нет людей с кариотипом 45, у которых присутствует только одна *Y*-хромосома?
4. Как влияет наличие лишней хромосомы на жизнеспособность организма человека?
5. Наиболее жизнеспособными являются люди с аномалиями по половым хромосомам. Почему организмы с трисомией по парам 1—17 наименее жизнеспособны? Почему в этом случае погибают даже эмбрионы на разных стадиях развития?

§ 65. Значение генетики для медицины

Вспомните, в чём сущность цитогенетического и биохимического методов изучения генетики человека. С какой целью их используют в медицине?

В последнее время учёные установили у человека множество заболеваний, появление которых обусловлено наследственными факторами. Правильное распознавание этих патологий важно для их профилактики, диагностики и лечения. Всё это стало возможным лишь после того, как были разработаны методы генетического исследования наследственности человека. Для профилактики наследственных заболеваний человека проводят *медико-генетическое консультирование*. Основная его цель — предупреждение рождения детей с генетическими аномалиями.

Медико-генетическое консультирование. Первый кабинет медико-генетического консультирования был организован в 1941 г. в Мичиганском университете (США). В России кабинеты медико-генетического консультирования появились в 1967 г. в Москве и Ленинграде (С.-Петербург), а с 1973 г. они стали открываться и в других городах.

Консультирование начинается с составления генеалогической карты и уточнения диагноза. Проводятся биохимические и цитогенетические исследования. Далее врач-генетик анализирует родословную и прогнозирует вероятность рождения больного ребёнка. При составлении прогноза учитывается характер наследственного заболевания, его повторение среди родственников. В случае единичной патологии, когда заболевание не носит семейного характера, выясняются возможные причины возникновения аномалии. Это могут быть геномные или хромосомные мутации, возникшие в гаметах родителей или на ранних этапах развития плода. После этого врач оценивает генетический риск и даёт рекомендации. Степень риска выражается в процентах. Считается, что 0—10 % — низкая степень риска, 11—20 % — средняя степень, более 21% — высокая степень. В последнем случае деторождение в данной семье не рекомендуется. Основными задачами таких консультаций являются:

1) консультирование семей с наследственной и врождённой патологией;
2) объяснение пациенту и его семье о риске рождения больного ребёнка;
3) предупреждение родственных браков, в результате которых вероятность рождения больного ребёнка резко возрастает;
4) выявление носителя аномального гена;
5) дородовая диагностика, позволяющая выявить ряд заболеваний генной природы и хромосомные аномалии.

Кроме частных задач, связанных с предупреждением генетических аномалий в отдельных семьях, существует общая цель медико-генетического консультирования — снижение груза патологической наследственности в популяции человека как биологического вида.

Дородовая диагностика плода. Прогноз появления вероятного потомства, осуществляемый в медико-генетических консультациях, не позволяет однозначно ответить, здоровым или больным родится ребёнок. Более надёжны методы *дородовой диагностики*, направленные на выявление отклонений в развитии, установление тех или иных заболеваний у плода. Наиболее распространёнными являются ультразвуковая диагностика и исследование околоплодной жидкости. Ультразвуковое исследование позволяет установить морфологические пороки развития: конечностей, почек, сердца, головного мозга и др. Разные формы пороков диагностируются на разных стадиях беременности.

Наибольшее значение имеет исследование околоплодной жидкости — *амниоцентез*. Известно, что в ней содержатся вещества, выделяемые развивающимся зародышем, а также некоторое количество зародышевых клеток. На 16-й неделе беременности с помощью шприца берётся проба амниотической жидкости в количестве 15—20 мл (рис. 241). После центрифугирования клетки плода выращиваются в культуральной среде в течение двух недель. Далее проводится микроскопическое исследование хромосом. В случае обнаружения серьёзных нарушений беременность рекомендуют прервать. Современные методы позволяют диагностировать более 60 наследственных заболеваний.

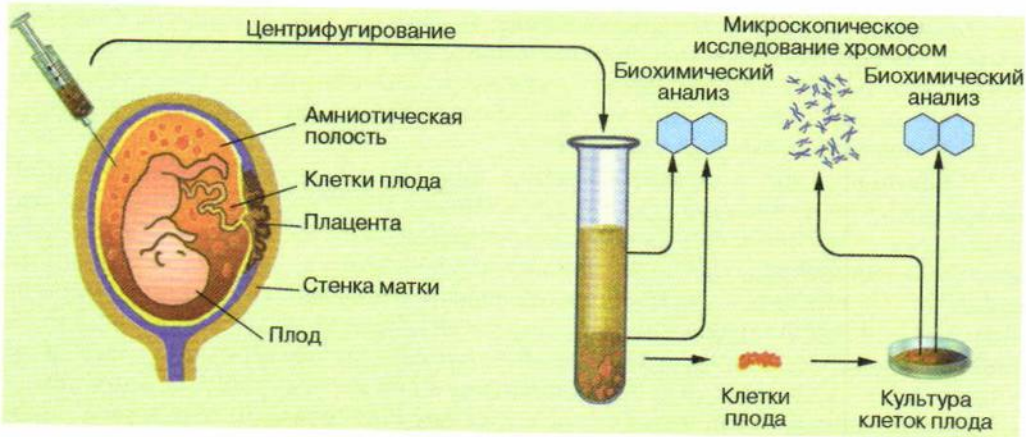


Рис. 241. Исследование околоплодной жидкости (амниоцентез)

Наследственные и врождённые заболевания. В генетике и медицине наряду с термином *наследственные болезни* существует термин *врождённые заболевания*. К наследственным относят заболевания, которые связаны с нарушением генетического (наследственного) аппарата половых клеток родителей. Они могут проявляться сразу при рождении или в более поздние периоды.

Врождённые заболевания также проявляются сразу при рождении, но причины их могут быть различны. Они бывают наследственными или возникают в процессе эмбрионального развития. В последнем случае эти болезни не передаются по наследству. Известно, что если женщина на раннем периоде беременности перенесла какое-либо вирусное заболевание, например краснуху, то у детей могут возникнуть пороки сердца, почек, лёгких, мозга и т. д. Однако не у всех беременных женщин, перенёсших сходную вирусную инфекцию, рождаются дети с врождёнными пороками.

Хорошо известен факт появления уродств у детей, матери которых принимали во время беременности в качестве снотворного лекарственный препарат талидомид, выпущенный в 1958 г. в Германии. Оказалось, что он вызывал у новорождённых такие аномалии, как отсутствие или недоразвитие конечностей, недоразвитость ушных раковин и глаз, пороки сердца, почек и др.

Вредными факторами для беременной женщины являются вирусные и бактериальные инфекции, некоторые пищевые добавки, алкоголь, наркотики, отравляющие токсические вещества, а также различные виды облучения. К особенно тяжёлым последствиям приводит влияние этих повреждающих факторов на ранних стадиях беременности (от 2 до 20 недель), когда закладывается нервная система, все органы и ткани эмбриона.

Разграничение врождённых и наследственных заболеваний имеет важное значение при прогнозировании потомства в семье.

Значение генетики для диагностики и лечения наследственных заболеваний. Наследственные заболевания определяются особенностями генотипа организма, однако это не означает, что медицина не может с ними бороться. В случае ранней диагностики многие заболевания удаётся лечить, предотвращая последствия развития аномалий.

В настоящее время во всех роддомах проводится массовая проверка детей для выявления фенилкетонурии и врождённого недостатка гормона щитовидной железы. Наличие фенилкетонурии диагностируется путём исследования мочи новорождённых с помощью специального индикатора. Начатое на ранних стадиях лечение и специальная диета помогают избежать пороков умственного и физического развития у таких детей. Медицина не может изменить генетическую природу человека, однако она владеет достаточными методами и средствами для лечения и предупреждения его наследственных аномалий.

Для успешного медико-генетического консультирования необходима пропаганда генетических знаний среди населения и осведомлённость о наследственных болезнях человека.

Медико-генетическое консультирование; дородовая диагностика; амниоцентез; болезни: наследственные, врождённые.

Вопросы и задания

1. В чём сущность медико-генетического консультирования? Какие методы используются для этого? Охарактеризуйте их.
2. Мужчина страдает ночной слепотой. Два его брата также больны. По линии отца мужчин, страдавших ночной слепотой, не было. Две сестры и два брата его матери здоровы. Они имеют только здоровых детей. По материнской линии известно, что бабушка больна, дедушка здоров; сестра бабушки больна, а брат здоров. Прадедушка (отец бабушки) страдал ночной слепотой, сестра и брат прадедушки были больны. Прапрадедушка был болен, его брат, имевший больную дочь и двух больных сыновей, также болел. Составьте родословную семьи. Какое потомство можно ожидать от брака этого мужчины с женщиной, родители и родственники которой абсолютно здоровы по этому признаку? Вычислите (в %) вероятность рождения больных детей.
3. В чём разница между врождёнными и наследственными заболеваниями? Приведите примеры тех и других болезней.
4. В Японии по существующему законодательству отец, выдавая дочь замуж, должен выделить ей участок земли. Чтобы не терять семейное землевладение, часто женихов и невест подбирают среди родственников. В семьях при таких браках наблюдается резкое повышение наследственных заболеваний. Объясните почему.
5. Человек получил дозу ионизирующего излучения. К чему это может привести? Повреждение каких клеток наиболее опасно для последующего поколения? Для мужчин или для женщин это повреждение более опасно? Ответ поясните.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 12

Кариотип человека в норме составляет 46 хромосом. Все люди генотипически различны, имеют специфический набор генов. Их генетическая неоднородность находит своё выражение как в физических признаках, так и в особенностях характера, поведения, одарённости, склонностях к определённому виду деятельности. Для исследования характера наследования признаков у человека применяются специальные методы, такие как генеалогический, близнецовый, цитогенетический, биохимический и др.

Для человека характерны наследственные аномалии, связанные с мутантными генами, а также с изменением хромосомного набора. Часто эти аномалии приводят к тяжёлым заболеваниям, умственной отсталости, физическим уродствам, снижают жизнеспособность человека. Эффективные методы профилактики наследственных и врождённых аномалий, их ранняя диагностика и лечение — задача медико-генетического консультирования. Применение достижений генетики в медицине способствует предупреждению рождения детей с наследственными заболеваниями, оказывает существенную помощь в планировании семьи. Это особенно актуально сейчас в связи с глобальным экологическим кризисом и повышением мутагенов в пищевых продуктах и окружающей среде. Важнейшей задачей генетики и медицины на современном этапе является борьба с возникновением и накоплением вредных мутаций в популяции человека, т. е. сохранение его генофонда.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Международная программа «Геном человека».
2. Методы генетического картирования хромосом человека.
3. Составление родословной моей семьи.
4. Доминантные и рецессивные признаки у меня и моих родственников.
5. Природа наследственных заболеваний человека.

Глава 13. СЕЛЕКЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

§ 66. Селекция как процесс и наука

Вспомните, когда и почему человек стал выращивать культурные растения и разводить домашних животных.

Селекция (от лат. *selectio* — выбор, отбор) — наука о методах выведения новых и улучшения существующих сортов сельскохозяйственных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов. Иногда селекцию образно называют «эволюцией, направляемой волей человека», т. е. процессом создания культурных форм организмов.

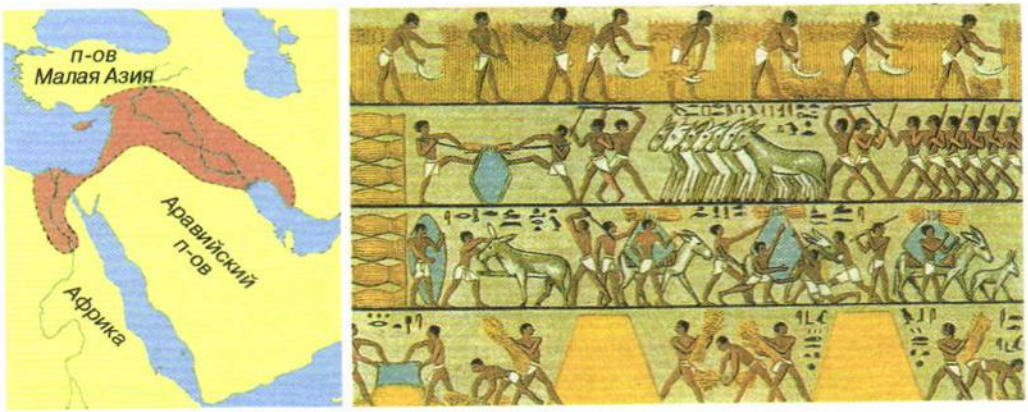


Рис. 242. «Плодородный полумесяц» — первичный очаг земледелия. Изображение жатвы в Древнем Египте на фреске

Зарождение селекции. С давних пор человек для своих нужд вёл промысел диких животных и собирал дикорастущие растения. С ростом народонаселения земного шара и расширением его оседлости природа была уже не в состоянии удовлетворить возросшие потребности людей в пище, одежде и других ресурсах. Человек оказался перед необходимостью целенаправленного выращивания и разведения необходимых ему организмов.

Начальным этапом селекции стала *доместикация* (от лат. *domesticus* — домашний) — превращение диких организмов в культурные. Одними из первых культурных растений стали зерновые злаки. Так, возделывание пшеницы и ячменя на Ближнем Востоке и в Древнем Египте началось 10 тыс. лет назад (рис. 242). С давних времён в земледельческой культуре известны рис, кукуруза, виноград, маслина и др. К числу сравнительно недавно окультуренных растений принадлежит сахарная свёкла, которую стали выращивать в последние двести лет с целью снижения зависимости зон умеренного климата от тропических областей, где возделывается сахарный тростник. За всю свою историю человечество окультурило свыше 150 видов растений, из которых сейчас наиболее широко выращивается около 20 видов.

Центры многообразия и происхождения культурных растений и домашних животных. Большой вклад в изучение центров доместикации культурных растений внёс Н. И. Вавилов. В 1920—1940 гг. в результате многочисленных экспедиций он изучил географическое распространение около 1600 сортов культурных растений всего земного шара и установил их *центры многообразия и происхождения* (рис. 243). Рассмотрим их по порядку.

1. *Тропический*, или *Индомалайский, центр* охватывает территории Индии, Индокитая и островов Юго-Восточной Азии. Из этого центра происходит око-

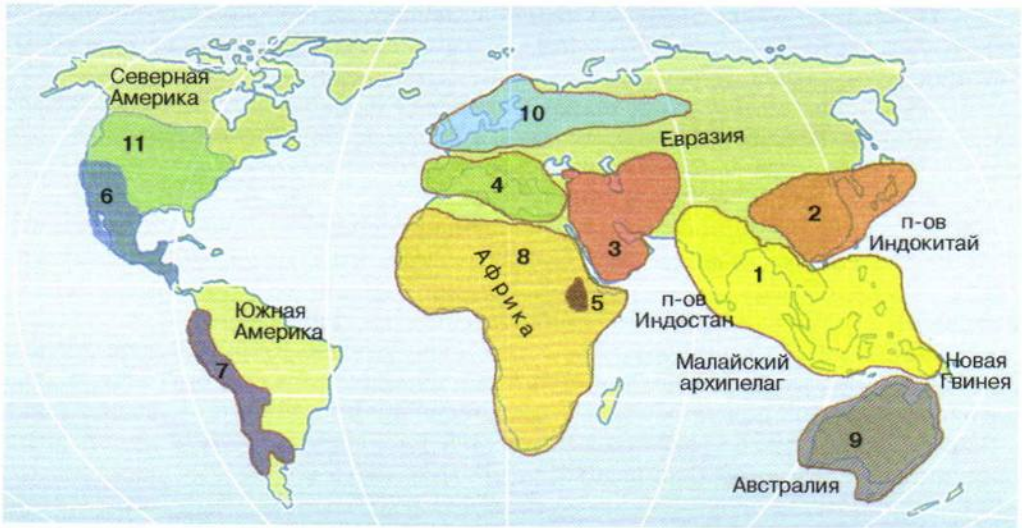


Рис. 243. Центры происхождения культурных растений: *1* — Тропический, или Индомалайский; *2* — Восточноазиатский; *3* — Юго-Западноазиатский; *4* — Средиземноморский; *5* — Абиссинский; *6* — Центральноамериканский; *7* — Андийский; *8* — Африканский; *9* — Австралийский; *10* — Европейско-Сибирский; *11* — Североамериканский

ло 30 % возделываемых в настоящее время культурных растений, например сахарный тростник, рис, огурец, банан, манго.

2. *Восточноазиатский центр* включает Китай, Корею, Японию и Тайвань. Отсюда произошло более 20 % всей мировой культурной флоры, в том числе соя, просо, яблоня, апельсин, слива, чайный куст.

3. *Юго-Западноазиатский центр* расположен на территории Аравийского полуострова, Малой и Средней Азии, Кавказа. С этим центром связано происхождение около 15 % культурных растений, наиболее важные из которых — зерновые злаки (мягкая пшеница, рожь), а также бобовые культуры (горох и чечевица). Из этого же центра происходят абрикос, груша, виноград.

4. *Средиземноморский центр* охватывает страны Средиземноморья, в том числе юга Европы и севера Африки. Этот центр совпадает с очагами древних цивилизаций. Отсюда произошло около 10 % всей мировой культурной флоры, среди которой овощные растения, например капуста и свёкла, а также масличные культуры, например маслина.

5. *Абиссинский центр*, находящийся в Африке (в Эфиопии), характеризуется рядом уникальных видов и даже родов культурных растений, таких как кофейное дерево, твёрдая пшеница и ячмень.

6. *Центральноамериканский центр* включает территорию юга Мексики и некоторых стран Карибского бассейна. Отсюда ведут начало такие культуры, как кукуруза, тыква, перец, фасоль, хлопчатник, какао.

7. *Андийский центр* расположен в пределах Южной Америки и включает часть районов Андийского горного хребта вдоль её западного побережья. Это родина ананаса, клубненосных культур, в том числе картофеля, и лекарственных растений, например кокаинового куста.

Начатая Н. И. Вавиловым работа была продолжена другими учёными. В 1970 г. отечественный учёный П. М. Жуковский установил ещё четыре центра происхождения культурных растений: Африканский, Австралийский, Европейско-Сибирский и Североамериканский (см. рис. 243).

В 1926 г. Н. И. Вавиловым была заложена коллекция семян культурных растений, которая постоянно пополняется и используется селекционерами для работ по созданию новых сортов. В настоящее время коллекция, хранящаяся в Санкт-Петербурге, насчитывает свыше 320 тыс. образцов семян культурных растений, происходящих из разных уголков земного шара.

Таблица 22

Центры происхождения некоторых домашних животных

Вид	Дикий предок	Первичный очаг одомашнивания	Время доместикации, тыс. лет назад
Собака	Волк, шакал	Европа, Передняя Азия, Сибирь	12—10
Овца	Азиатский муфлон	Передняя Азия	10—9
Коза	Безоаровый козёл	Передняя Азия	10—9
Свинья	Дикий кабан	Передняя Азия, Европа, Восточная Азия	9—8
Крупный рогатый скот	Тур	Малая Азия, Европа	8—6
Лошадь	Тарпан	Евразийские степи	6—5
Курица	Банкивская курица	Южная и Юго-Восточная Азия	6—5
Тутовый шелкопряд	Дикий тутовый шелкопряд	Южный Китай	5—5,5
Кошка	Дикая кошка	Северная Африка, Ближний Восток	5
Пчела	Дикая пчела	Тропики и субтропики	5
Кролик	Дикий кролик	Европа	3
Индюк	Дикий индюк	Северная Мексика	2

С распространением земледелия важную роль в хозяйственной деятельности человека стали играть домашние животные. Процесс одомашнивания животных

был более сложным и длительным, чем окультуривание растений. Человек одомашнил лишь 0,004% фауны планеты: около 60 видов млекопитающих, 12 видов птиц, семь видов рыб и пять видов насекомых. *Центры происхождения домашних животных*, так же как и центры происхождения культурных растений, совпадают с очагами древнейших цивилизаций. Эти области определены ареалами обитания диких предков домашних животных (табл. 22).

Число культурных растений и домашних животных, возникших вне вышеперечисленных центров доместикации, невелико.

Развитие селекции. *Примитивная селекция*, которую вели древние земледельцы и скотоводы, состояла в стихийном (бессознательном) отборе для размножения лучших особей растений и животных, более плодовитых и приспособленных к существованию рядом с человеком. С развитием сельского хозяйства и успехами в изучении наследственности и изменчивости организмов примитивную селекцию сменила *комбинационная селекция*, основанная на методическом (сознательном) отборе особей и их скрещивании для получения желаемого сочетания признаков у гибридов.

Научной основой для селекции служит генетика, изучающая закономерности наследственности и изменчивости. Однако для селекционной работы важное значение имеет и учение о молекулярных основах наследственности. Основные методы работы селекционеров — гибридизация (скрещивание) и искусственный отбор. Эти методы человек использует с давних времён. Так, около XIV в. до н. э. в Хеттском государстве, расположенном на территории Передней Азии, появился трактат о коневодстве, содержащий описание схем скрещивания лошадей и дошедший до нас в виде клинописных глиняных табличек (рис. 244). Другие методы селекционной работы появились сравнительно недавно. Так, с открытием мутаций в начале XX в. в селекции растений и микроорганизмов стал широко применяться экспериментальный мутагенез для повышения уровня наследственной изменчивости, возникающей под влиянием радиоактивного излучения и действия химических веществ, обладающих способностью вызывать мутации у организмов.

Рис. 244. Клинописная глиняная табличка с записью схемы скрещивания лошадей, отличающихся формой гривы, найденная в верховьях реки Евфрат

Как область практической деятельности современная селекция призвана обеспечивать продовольственную безопасность будущего человечества, численность которого из года в год неуклонно растёт. Исходя из этого, основной задачей селекции является повышение продуктивности существующих

культурных форм организмов, а также выведение новых, ещё более высокопродуктивных сортов, пород и штаммов. Например, созданные во второй половине XX в. селекционерами новые сорта зерновых культур совершили так называемую зелёную революцию в земледелии ряда стран: Индии, Мексики, Аргентины и др. Достижения селекционеров заключались в том, что ими были выведены низкорослые, карликовые сорта злаков (риса и пшеницы), у которых все образующиеся в процессе фотосинтеза питательные вещества расходуются в основном на рост колоса, а не на развитие стеблей и листьев. Урожайность таких низкорослых сортов злаков возросла в 7—8 раз, и они оказались более устойчивыми к полеганию, так как стебли-соломины у них стали толще и крепче, чем у высокорослых сортов растений.

Селекция: примитивная, комбинационная; доместикация; центры многообразия и происхождения культурных растений: Тропический (Индомалайский), Восточноазиатский, Юго-Западноазиатский, Средиземноморский, Абиссинский, Центральноамериканский, Андийский, Африканский, Австралийский, Европейско-Сибирский, Североамериканский; центры происхождения домашних животных.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему селекцию считают одновременно процессом и наукой. Чем культурные формы организмов отличаются от их диких предков?
2. Опишите основные этапы зарождения и развития селекции.
3. Какое значение для селекции имеет учение Н. И. Вавилова о центрах многообразия и происхождения культурных растений?
4. Во время блокады Ленинграда в 1941—1944 гг. сотрудники Всесоюзного института растениеводства (ВИР) бережно хранили коллекцию семян зерновых культур, созданную Н. И. Вавиловым на основе образцов, привезённых из экспедиций в страны Средиземноморья, Северной Африки, Юго-Восточной Азии, Северной Америки. Объясните, в чём состоит ценность и уникальность этой коллекции.
5. Что служит научной основой селекции? Ответ проиллюстрируйте примерами.
6. Перечислите основные задачи, стоящие перед современной селекцией. Предположите, какие растения, животные и микроорганизмы могут быть одомашнены в будущем. Какое значение это будет иметь для человека?

Дополнительная информация

В России началом развития комбинационной селекции считается 1903 г., связанный с организацией Д. Л. Рудзинским при Московском сельскохозяйственном институте (ныне Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева) селекционной станции, на которой были выведены первые в стране сорта зерновых культур и льна. В 1909 г. начала работать Харьковская сельскохозяйственная опытная станция; в 1910—1914 гг. созданы Саратовская, Безенчукская, Одесская

и др. опытные станции, имевшие отделы селекции. В 1911 г. в Харькове состоялся I съезд селекционеров и семеноводов России, на котором были подведены итоги селекционно-семеноводческой работы опытных учреждений.

§ 67. Искусственный отбор

Что является материалом для создания сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов?

Основной движущей силой селекции растений и животных является *искусственный отбор* — сохранение человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении особей растений и животных данного вида, сорта, породы для получения потомства с желательными признаками. Материалом для искусственного отбора служит наследственная изменчивость организмов. Природа поставляет наследственные изменения, а человек отбирает среди них полезные для себя, сохраняет и размножает отдельные особи организмов с хозяйственно ценными признаками. В селекции различают две основные формы искусственного отбора: *массовый* и *индивидуальный*.

Массовый отбор основан на сохранении по фенотипу целой группы особей с нужными человеку хозяйственно ценными признаками и выбраковке всех остальных, не соответствующих сортовым или породным стандартам. Используется массовый отбор преимущественно в селекции растений. Например, на поле картофеля произрастает 500 растений, из которых для посадки на следующий год отбирается 80—100 кустов, обладающих наиболее ровными, без повреждений, среднего размера клубнями. Таким способом удаётся сохранить сортовые качества и осуществить выбраковку выращиваемых растений, не соответствующих сортовому стандарту (рис. 245).

Рис. 245. Картофель сорта Невский

В селекции домашних животных массовый отбор применяется ограниченно, в основном в случае промышленного разведения. Так, на птицефабрике среди кур-несушек породы Белый леггорн для разведения потомства отбирают особей с яйценоскостью 150—200 яиц в год и массой около 1,5—1,8 кг. Остальных кур выбраковывают. Полученное в результате такого отбора поголовье кур обладает калиброванными каче-

Рис. 246. Цех клеточных кур-несушек на птицефабрике

ствами, отвечающими стандартам породы. Это облегчает их промышленное разведение для получения яиц, мяса, пера и гуано (рис. 246).

Таким образом, массовый отбор можно назвать отбором по фенотипу. Он эффективен лишь в том случае, когда необходимо сохранить особей, обладающих просто наследуемыми признаками. В случае если признаки имеют сложное (полигенное) наследование, например связанное со взаимодействием неаллельных генов, необходим индивидуальный отбор.

Индивидуальный отбор в селекционной работе основан на сохранении отдельных особей с учётом наследственной стойкости их признаков. Такой отбор ведётся по генотипу с оценкой качества потомства конкретного растения или животного в ряду поколений. Индивидуальный отбор трудоёмок, но более эффективен, чем массовый. Он способствует совершенствованию сортовых и породных качеств сельскохозяйственных растений и животных, закрепляет большинство наследственных признаков организмов.

Индивидуальный отбор применяют как в селекции растений, так и в селекции животных. Вернёмся к примеру с полем картофеля. Применяя индивидуальный отбор, среди 500 кустов картофеля следует выбрать только те растения, которые в этом году дали самый высокий урожай клубней. Среди них окажутся особи с разными по размеру и форме клубнями. На следующий год эти клубни высаживают на поле и снова повторяют индивидуальный отбор. И так несколько лет подряд. Как правило, через 7—8 поколений удаётся получить наиболее урожайные растения картофеля, которые значительно улучшают качества исходного сорта. Индивидуальный отбор в этом случае ведётся по генотипу особей, так как учитывается расщепление признаков у потомков. Для размножения сохраняются только лучшие особи.

В случае индивидуального отбора в селекции домашних животных важна оценка *производителей* — племенных животных, используемых для размножения, по их экстерьеру. *Экстерьер* (от лат. *exterior* — наружный) — внешняя форма телосложения животного, связанная с его породными качествами. Отдельные части тела, называемые статями, оцениваются в баллах (максимально — 100 баллов). Животных, получивших выше 80 баллов, относят к классу элита-рекорд, 75—80 — к классу элита, 70—74 — к первому, 65—69 —

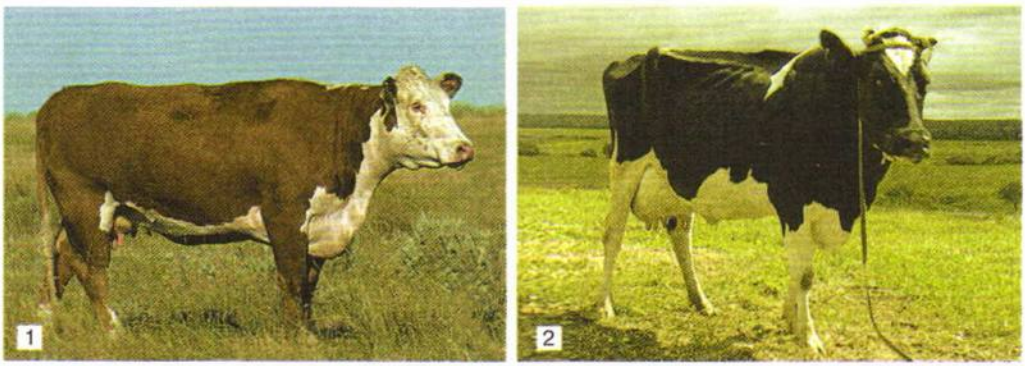


Рис. 247. Породы крупного рогатого скота: *1* — мясного направления (Герефордская); *2* — молочного направления (Чёрно-пёстрая)

ко второму классу. Животных, набравшие при оценке экстерьера менее 65 баллов, считают неклассными и в племенной работе не используют.

На основе внешнего осмотра производителей, т. е. оценки их экстерьера, делают заключение об их продуктивности, здоровье и приспособленности к условиям содержания. Например, у крупного рогатого скота мясного направления форма тела должна приближаться к параллелепипеду, туловище должно быть широким, на коротких и отвесно поставленных ногах, животные должны иметь крупную шею и голову, хорошо развитую мускулатуру и рыхлую кожу (рис. 247, *1*). У крупного рогатого скота молочного направления туловище должно иметь конусообразную форму с более массивной задней частью, ноги должны быть вытянутыми, голова и шея удлинёнными, а кожа упругой (рис. 247, *2*). Учёт этих особенностей, а также некоторых технологических качеств, например формы вымени или скорости молокоотдачи, позволяет сделать индивидуальный отбор в селекции крупного рогатого скота более эффективным.

Испытание производителей по потомству. В селекции домашних животных при индивидуальном отборе очень важно определить наследственные качества самцов по признакам, которые непосредственно у них не проявляются, например по молочности и жирности молока в роду у быков-производителей. Для улучшения породы учёным-селекционерам важно знать, какие гены по хозяйственно ценным признакам несёт тот или иной самец. Помогает выявить эти гены метод *испытания производителей по потомству.*

Сначала от быка-производителя получают относительно небольшое потомство и сравнивают его продуктивность с матерями и со средней продуктивностью породы. Если продуктивность дочерей оказалась выше, то это указывает на большую ценность данного производителя, которого следует широко использовать для улучшения породы. Только после оценки производителя по генотипу и присвоения ему категории «улучшатель породы» принимается

решение о широком использовании банка его замороженной спермы для искусственного осеменения множества коров. Следует отметить, что из общего поголовья крупного рогатого скота только 2 % быков-производителей удостаиваются этой категории. Они составляют класс животных элита-рекорд и представляют большую ценность для селекционной работы.

Этапы комбинационной селекции. Использование в растениеводстве и животноводстве индивидуальной формы искусственного отбора положило начало научной, или комбинационной, селекции. Она основана на методическом и сознательном подборе родительских пар для скрещивания с последующим анализом и отбором потомков в поколениях. Комбинационная селекция, пришедшая на смену стихийному (бессознательному) отбору и примитивной селекции, складывается из следующих этапов:

1) подбор и скрещивание родительских пар на специальных селекционно-семеноводческих станциях и в племенных хозяйствах;
2) получение гибридов от F_1 до F_8 поколений для перевода генов, отвечающих за хозяйственно ценные признаки, в гомозиготное состояние;
3) отбор лучших гибридов среди потомков, оценка их качеств, испытание на урожайность, продуктивность в специальных хозяйствах;
4) стандартизация сорта и породы, присваивание им названий и регистрация, использование лучших потомков как родоначальников сорта, породы для разведения в массовой практике.

Для того чтобы создать новый сорт или породу, требуется много времени. Селекционная работа связана со значительными затратами материальных ресурсов, напряжённой и продолжительной деятельностью учёных-селекционеров, растениеводов и животноводов. Все этапы селекционного процесса, вплоть до создания нового сорта, занимают более 10 лет. Для создания новой породы требуется на порядок более продолжительный срок. В отличие от культурных растений, образующих при размножении сотни и тысячи новых особей, домашние животные дают мало потомков, и каждый из них представляет большую ценность. У многих домашних животных половая зрелость наступает поздно и нет быстрой смены поколений, характерной для растений. Домашние животные, в отличие от культурных растений, не размножаются вегетативно, что при создании породы ограничивает получение большого числа потомков с хозяйственно ценными признаками за короткий срок.

Сорт, порода, штамм. Учёные-селекционеры работают с сортами растений, породами животных и штаммами микроорганизмов.

Сорт (от лат. *sortis* — разновидность) — группа созданных в результате селекции сельскохозяйственных растений одного вида (например, яблоня домашняя), обладающих передающимися по наследству хозяйственно ценными признаками (рис. 248). Различают *местные* и *селекционные* сорта культурных растений. Местные сорта получают в результате стихийного (бессознательного) отбора в процессе выращивания той или иной культуры. Селекционные сорта

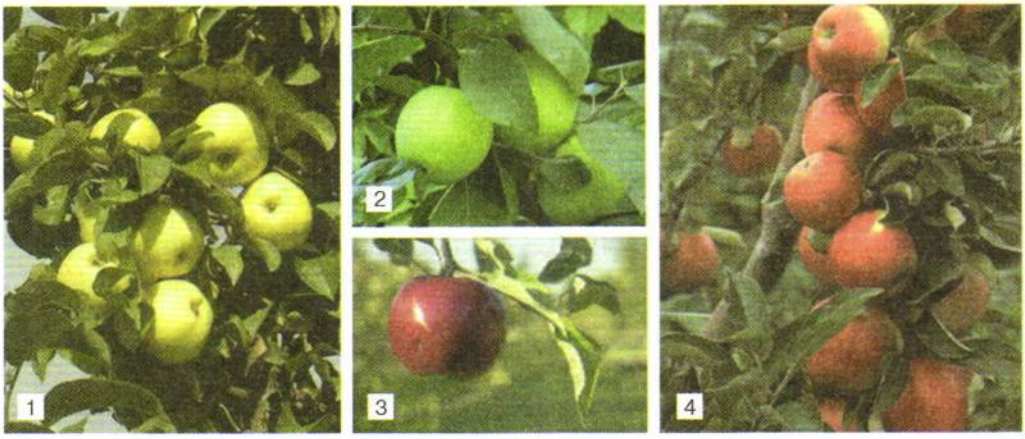


Рис. 248. Сорта яблони домашней: *1* — Папировка; *2* — Антоновка обыкновенная; *3* — Анис; *4* — Ранетка пурпуровая

создаются в научно-исследовательских учреждениях с использованием методов комбинационной селекции.

Порода — группа созданных в результате селекции сельскохозяйственных животных одного вида (например, овца домашняя), обладающих передающимися по наследству хозяйственно ценными признаками. Различают *примитивные* и *заводские* породы домашних животных. Примитивные породы хорошо приспособлены к местным условиям, выносливы и отличаются невысокими, но стабильными наследственными признаками. Заводские породы разводят в специальных племенных хозяйствах. Они обладают особо ценными качествами, хорошей родословной, высокой продуктивностью и используются для выведения элитных животных — «улучшателей породы» (рис. 249).

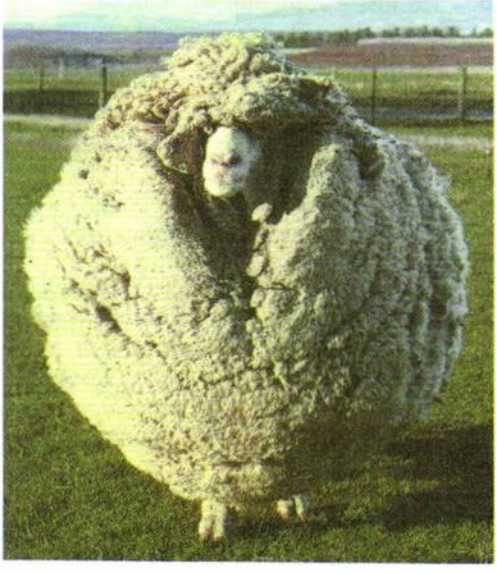


Рис. 249. Баран-производитель класса элита-рекорд

Штамм (от нем. *stamm* — основа, племя) — чистая культура микроорганизмов, выделенная из определённого источника или полученная в результате мутаций. Разные штаммы одного

и того же микроорганизма могут отличаться друг от друга по ряду свойств, в том числе и хозяйственно ценных. Штаммы микроорганизмов используют в биотехнологии для микробиологического синтеза белков, который будет рассмотрен в следующей главе.

Искусственный отбор: массовый, индивидуальный; производители; экстерьер; испытание производителей по потомству; сорт; сорта: местные, селекционные; порода; породы: примитивные, заводские; штамм.

Вопросы и задания

1. Докажите, что искусственный отбор — основной метод селекции.
2. Чем массовый отбор отличается от индивидуального? Какая из форм искусственного отбора ведётся по фенотипу, а какая — по генотипу? Ответ поясните.
3. Что такое экстерьер? Почему в селекции животных очень важна оценка производителей? Опишите, как она производится.
4. Опытные собаководы, приобретая собаку, всегда выбирают щенка с хорошей родословной. Что такое родословная? Почему животные с хорошей родословной особенно ценны? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Охарактеризуйте основные этапы комбинационной селекции. В чём преимущество комбинационной селекции перед примитивной? Приведите примеры.
6. Что такое сорт, порода и штамм? Можно ли эти группировки назвать самостоятельными видами организмов? Ответ обоснуйте.

§68. Экспериментальный мутагенез. Получение полиплоидов

Вспомните, что такое мутации. Какие различают мутации по характеру изменения генотипа организма? Что такое полиплоидия?

Материалом для искусственного отбора служит наследственная изменчивость организмов. Основной её поставщик — мутационный процесс — связан с возникновением у организмов спонтанных мутаций. Их частота невелика, что не может удовлетворить учёных-селекционеров, желающих иметь для работы как можно большее количество наследственных изменений у отдельных особей. Поэтому мутации специально индуцируют, искусственно получая перспективных мутантов среди растений, животных и микроорганизмов, которые затем используют в селекционной работе.

Экспериментальный мутагенез. После открытия в 1901 г. Г. Де Фризом мутаций и создания мутационной теории многие учёные пришли к выводу о необходимости индуцирования мутаций для увеличения частоты наследственной изменчивости у организмов. В 1925 г. отечественные учёные Г. А. Надсон и

Г. С. Филиппов опубликовали результаты опытов по получению мутаций у грибов-дрожжей под действием «лучей радия». В 1927 г. американский генетик Г. Мёллер сообщил об использовании рентгеновских лучей для получения большого количества мутаций у дрозофилы. В начале 30-х гг. XX в. генетики В. В. Сахаров, М. Е. Лобашев, С. М. Гершензон, И. А. Рапопорт открыли химический мутагенез. Эти и другие исследователи положили начало работам по *экспериментальному мутагенезу* — искусственному получению мутаций у многих видов растений, животных, грибов, а также бактерий и вирусов под действием физических и химических факторов-мутагенов.

Экспериментальный мутагенез открыл широкие возможности получения исходного материала для селекции, повышения частоты возникновения наследственных изменений признаков организмов и спектра их изменчивости. Использование исходного материала, полученного в ходе мутагенеза в сочетании с другими методами комбинационной селекции, позволило создать немало хозяйственно ценных культурных форм организмов.

В настоящее время в мире выращивают более 200 сортов сельскохозяйственных растений, созданных с помощью *радиационного* и *химического* мутагенеза. Среди них имеются высокоурожайные сорта пшеницы и кукурузы с повышенным содержанием в зерне белка и незаменимой аминокислоты лизина; безалколоидный сорт люпина; высокомасличные сорта подсолнечника с необычным химическим составом масла, устойчивые к полеганию карликовые и полукарликовые сорта пшеницы, ячменя и риса, высокопродуктивные сорта хлопчатника с волокном особого качества, интересные в декоративном отношении формы цветочных культур и др.

Практическое использование мутаций в селекции берёт начало от первого спонтанного мутанта, так называемого риса императора. Его случайно обнаружил китайский император Канг-Хи (1662—1723), прогуливаясь по краю рисового поля. Рис-мутант отличался необычайно крупными зёрнами и высокой скороспелостью. Последнее свойство позволяло выращивать его в северных районах Китая, а в южных областях получать по два урожая в год. Так был получен новый сорт скороспелого риса.

Несомненный интерес представляют радиационные мутанты пшеницы, отличающиеся от обычных растений более плотным колосом и устойчивостью к полеганию. Первые успехи в этом направлении были достигнуты в 1928 г. А. А. Сапегиным в Одессе и Л. Н. Деланом в Харькове. В более поздние годы учёными из Института цитологии и генетики совместно с селекционерами Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук был выведен новый сорт яровой пшеницы Новосибирская 67, полученный в результате обработки семян исходного сорта Новосибирская 7 рентгеновскими лучами. В настоящее время Новосибирская 67 занимает в Западной Сибири посевные площади в сотни тысяч гектаров. Полученное растение нового сорта отличается толстой соломиной и высокой урожайностью, что делает его перспективным

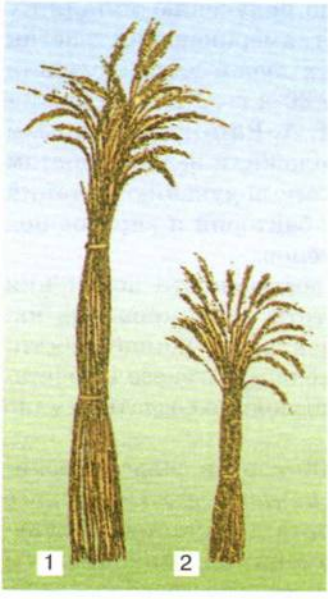


Рис. 250. Использование радиационного мутагенеза в селекции пшеницы сорта Новосибирская:
1 — исходный сорт;
2 — короткостебельный мутант

для промышленного выращивания в условиях холодного климата с дождливым летом (рис. 250).

Широко используют в экспериментальном мутагенезе различные химические мутагены, такие как этиленимин, азотистый иприт и др. Примером химического мутагенеза в селекции растений служит выведение во Всероссийском научно-исследовательском институте масличных культур подсолнечника сорта Первенец. Масло, полученное из его плодов-семянок, содержит до 75% олеиновой кислоты, что делает его по качеству не уступающим оливковому маслу (рис. 251).

Применяют радиационный и химический мутагенез и в селекции микроорганизмов. Так, в нашей стране учёными-генетиками под руководством С. И. Алиханяна в результате обработки плесневых грибков — продуцентов антибиотиков — мутагенами физической и химической природы были созданы новые штаммы микроорганизмов, продуктивность которых в 1000 раз превысила исходные немутантные родительские формы.

Особое значение для селекции организмов имеют геномные мутации, связанные с увеличением хромосомного набора — полиплоидия.

Получение полиплоидов. В природе полиплоидия в основном распространена среди растений. До 80 % видов покрытосеменных растений, произрастающих в высокогорьях и полярных областях, являются естественными полиплоидами, для которых характерна повышенная жизнеспособность. Много полиплоидов среди культурных растений. Например, главная зерновая культура — пшеница — представлена тетраплоидными (твёрдая) и гексаплоидными (мягкая) видами. Естественными полиплоидами являются также сахарный тростник, люцерна, земляника, ананас, табак, яблоня, груша, слива, земляной орех, батат, банан, цитрусовые и др. Среди животных полиплоидия обнаружена только у небольшого числа видов, размножающихся партеногенезом, главным образом у некоторых червей, насекомых и рыб.

Все полиплоиды характеризуются хозяйственно ценными признаками: крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам среды и др. Поэтому они являются важным источником наследственной изменчивости и могут быть использованы как исходный материал для отбора. На этапе примитивной селекции древние земледельцы производили отбор полиплоидов бессознательно: просто размно-

жали самые крупные экземпляры, дающие много зерна или же особенно вкусные плоды, выделенные из предкового диплоидного вида. Это стало понятно после развития генетики, что привело к получению полиплоидов искусственным путём.

Рис. 251. Подсолнечник сорта Первенец

Вначале для *получения полиплоидов* применяли различные химические вещества и температурные воздействия. Так, в 1936 г. американские учёные А. Блексли и А. Эйвери обнаружили, что воздействие алкалоидом — колхицином, содержащимся в соке безвременника и некоторых других растений из семейства Лилейные, блокирует деление клеток на стадии метафазы. Колхицин разрушает веретено деления клетки, что приводит к нерасхождению хромосом в митозе, в результате чего образуются полиплоиды. После этого открытия количество экспериментально полученных селекционерами полиплоидов стало быстро увеличиваться: к 1940 г. были получены полиплоиды почти у 100, в 1950 г. — более чем у 400, а в настоящее время — более чем у 500 сортов сельскохозяйственных культур.

Высокие результаты по полиплоидизации достигнуты в селекции овощных культур, например сахарной свёклы. Триплоидный сорт Белоцерковский полигибрид 41 превосходит на 10—15 % по сахаристости корнеплодов лучшие диплоидные сорта. Полиплоидия нашла применение при выведении сортов кормовых трав, выращиваемых ради зелёной массы. Например, тетраплоидные сорта лугового клевера Улва и Реа превосходят по урожаю зелёной массы диплоидные сорта того же вида на 30—50 %, они также отличаются повышенной устойчивостью к заболеваниям и неблагоприятным факторам внешней среды (рис. 252).

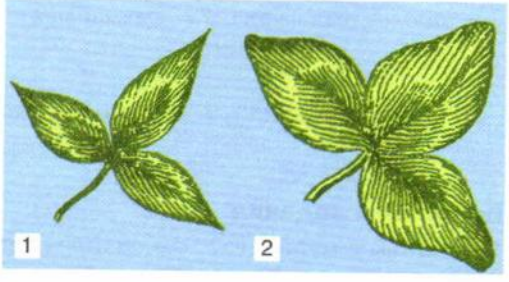


Рис. 252. Полиплоидия у клевера лугового: *1* — лист диплоидного растения; *2* — лист тетраплоидного сорта

Используя главный недостаток полиплоидов — пониженную завязываемость семян, — растениеводы успешно культивируют тетраплоид-

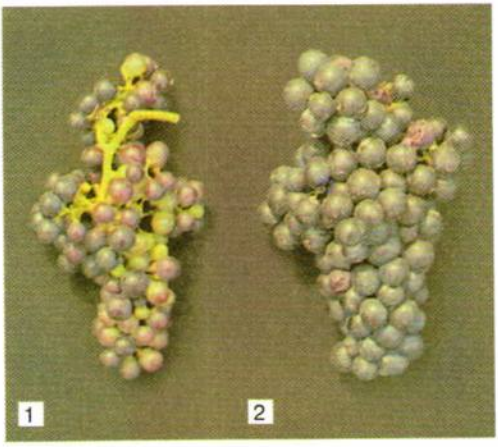


Рис. 253. Полиплоидия у винограда: *1* — диплоидная форма; *2* — тетраплоидная форма

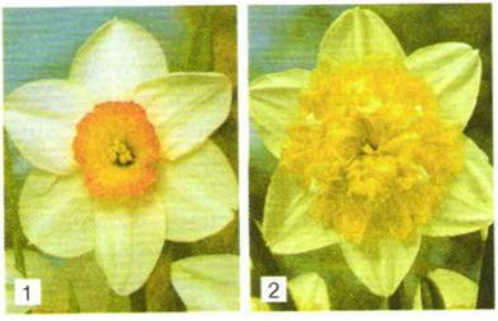


Рис. 254. Полиплоидия у нарцисса: *1* — диплоидная форма; *2* — тетраплоидная форма

ный виноград сорта Хишрау, имеющий крупные и вкусные бессемянные плоды, триплоидные бессемянные сорта арбузов, дынь и огурцов (рис. 253).

Широко используется полиплоидия в селекции декоративных растений. Почти все сорта георгинов, гиацинтов, нарциссов и хризантем представлены полиплоидными формами, отличающимися от диплоидных более крупными и яркими цветками и соцветиями, махровостью, тонким ароматом и лучшей сохранностью при транспортировке (рис. 254).

Экспериментально полученные полиплоиды у животных — большая редкость. Так, отечественному учёному Б. Л. Астаурову удалось вывести полиплоидную породу тутового шелкопряда — производителя шёлка. При нагревании в опыте было осуществлено слияния ядер и цитоплазмы половых клеток двух близких пород шелкопряда с образованием полиплоидной формы, которая в дальнейшем уже размножалась партеногенезом.

Учёными выведены полиплоидные породы карпообразных рыб и птиц, например индеек. Однако внедрение полиплоидных пород домашних животных в практику сельского хозяйства — дело будущего.

Экспериментальный мутагенез: радиационный, химический; получение полиплоидов.

Вопросы и задания

1. Что такое мутагенез? Чем он отличается от мутационного процесса?
2. С какой целью проводят экспериментальный мутагенез? Какие способы для этого используют в селекции? Приведите соответствующие примеры.
3. Приведите примеры сортов культурных растений и штаммов микроорганизмов, выведенных с помощью радиационного и химического мутагенеза.

4. По образному выражению отечественного ботаника П. М. Жуковского, человека кормят и одевают полиплоиды. Объясните, как вы это понимаете. Опишите основные методы получения полиплоидов в селекционной работе.
5. Приведите примеры полиплоидных форм сельскохозяйственных животных.

§ 69. Внутривидовая гибридизация. Гетерозис

Вспомните, в чём сущность гибридологического метода генетики. Для чего учёные проводят гибридизацию особей с разными генотипами?

Наряду с такими методами, как искусственный отбор, экспериментальный мутагенез, получение полиплоидов, в селекции широко используется *гибридизация* (от лат. *hybrida* — помесь) — скрещивание разнородных в генетическом отношении особей. Её сущность состоит в слиянии генотипически разных половых клеток и в развитии из зиготы нового организма, сочетающего наследственные признаки обоих родителей. Таким образом, гибридизация основана прежде всего на комбинативной изменчивости организмов.

Скрещивание особей одного и того же вида (сорта, породы) называют внутривидовой гибридизацией, а особей разных видов и родов — отдалённой гибридизацией. В основе внутривидовой гибридизации лежит скрещивание как близкородственных, так и неродственных особей.

Близкородственное скрещивание, или **инбридинг** (от англ. *in* — внутри и *breeding* — разведение), — это скрещивание в селекции особей, имеющих близкую степень родства (брат — сестра, отец — дочь, мать — сын). Инбридинг осуществляют для перевода генов в гомозиготное состояние и стабилизации признаков сорта или породы. У самоопыляющихся растений (пшеница, ячмень, горох и др.) инбридинг — обычное явление. У перекрёстноопыляемых растений и животных длительный инбридинг может привести к снижению жизнеспособности, возникновению аномалий, уродств и даже гибели части потомства. Причина этого явления — переход рецессивных летальных генов, а также генов, снижающих жизнеспособность, в гомозиготное состояние с фенотипическим проявлением у близкородственных гомозигот вредных рецессивных мутаций. Например, при самоопылении кукурузы в потомстве одного материнского растения наблюдается постепенное снижение интенсивности роста, плодовитости, возникновение различных уродств (рис. 255).

Так как инбредные особи становятся гомозиготными и по нормальным генам, в том числе и обусловливающим хозяйственно ценные признаки, они устойчиво передают их потомству. Полученное в результате инбридинга потомство называют *инбредной линией*. Оно является гомозиготным по большинству генов и не даёт расщепления признаков в поколениях. Инбредные линии используют в дальнейшем в селекционной работе для скрещивания с целью получения гетерозигот, которые отличаются от гомозиготных родительских форм большей жизнеспособностью и продуктивностью.

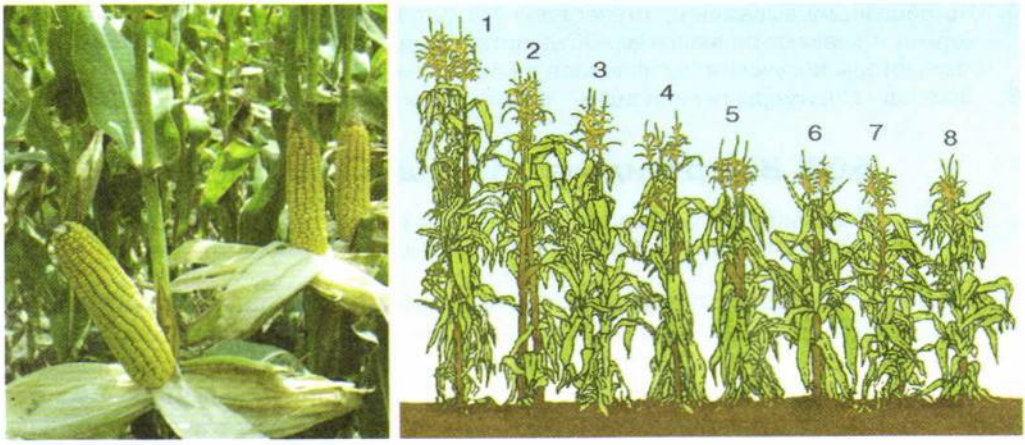


Рис. 255. Негативные последствия инбридинга у кукурузы:
1 — исходный перекрёстноопыляемый сорт; *2—8* — растения последующих поколений, полученные путём принудительного самоопыления

Неродственное скрещивание, или **аутбридинг** (от англ. *out* — вне и *breeding* — разведение), — скрещивание неродственных особей одного вида, т. е. не имеющих общих предков в ближайших 4—6 поколениях. В связи с тем что с уменьшением степени родства между скрещиваемыми организмами увеличивается вероятность наличия у них разных аллелей генов, аутбридинг используют для повышения или сохранения определённой степени гетерозиготности особей. По многим параметрам, в том числе и хозяйственно ценным, гетерозиготы часто превосходят гомозиготные особи. Вредные рецессивные мутации в этом случае переходят в гетерозиготное состояние, что способствует повышению жизнеспособности и продуктивности потомства. Например, скрещиванием свиней породы Крупная белая, выведенной в Англии в XIX в., с другими породами получают потомство, отличающееся высокой жизнеспособностью и хорошей приспосабливаемостью к условиям среды.

Гетерозис и его причины. Превосходство гибридов по ряду признаков и свойств по сравнению с родительскими формами называют *гетерозисом* (от греч. *heteroiosis* — изменение, превращение) или *гибридной силой*.

Впервые явление гетерозиса описал в 1760 г. немецкий ботаник Й. Кельрёйтер. Полученный им гибрид махорки и метельчатого табака превосходил родительские формы размером, отличался более интенсивным ростом и обильным цветением. Явление гетерозиса изучал и Ч. Дарвин, который обобщил данные по гибридной силе в работе «Действие перекрёстного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876). Сам термин «гетерозис» ввёл в науку американский генетик Дж. Шелл в 1914 г.

Существуют две основные гипотезы механизма гетерозиса. Согласно первой из них — *гипотезе доминирования* — гены, благоприятно действующие на организм, становятся при гетерозисе доминантными, а неблагоприятные гены — рецессивными:

$$P \quad AAbbCCdd \times aaBBccDD$$
$$F_1 \quad AaBbCcDd$$

Следовательно, гетерозис объясняется действием благоприятных доминантных генов. Это приводит к следующим эффектам:

1) подавлению вредного действия рецессивных аллелей, $Aa > aa$;

2) суммирующему влиянию неаллельных доминантных генов, $A + B + C > A + B, A + C, B + C > A, B, C$;

3) комплементарному взаимодействию ряда неаллельных доминантных генов, $A \leftrightarrow B > A + B$.

Вторая гипотеза гетерозиса — *гипотеза сверхдоминирования* — основана на стимулирующем действии гетерозиготности на развитие признаков у гибридов, $AA < Aa > aa$.

Обе гипотезы, объясняющие механизм гетерозиса у гибридов, не исключают одна другую, а называемые ими причины могут действовать при скрещивании одновременно. Гетерозис растений и животных используют для повышения урожайности и продуктивности сортов и пород. К сожалению, в поколениях гетерозис затухает, так как у гибридов происходит расщепление признаков. Поэтому одной из нерешённых проблем современной селекции остаётся закрепление гетерозиса в ряду поколений. В качестве возможных подходов к её решению рассматривают использование вегетативного размножения гетерозисных форм организмов, полиплоидии и партеногенеза.

Гетерозис в растениеводстве. Гетерозис может касаться различных признаков организма. Например, у растений выделяют следующие типы гетерозиса: 1) репродуктивный гетерозис, который выражается в повышении урожайности плодов и семян; 2) соматический гетерозис, обеспечивающий мощное развитие вегетативной массы растений; 3) приспособительный гетерозис, проявляющийся в увеличении общей жизнеспособности гибридных особей.

Все гетерозисные растения обладают повышенной (в 2—3 раза) урожайностью по сравнению с обычными сортами. Так, гетерозисные гибриды огурцов начинают плодоносить на 10—12 дней раньше и превосходят по урожайности исходные родительские сорта на 40—50 %. Кроме того, гетерозисные растения устойчивы к болезням, что облегчает их выращивание, снижает затраты на средства борьбы с вредителями и сорняками.

Как получают гетерозисные растения? Рассмотрим в качестве примера селекцию кукурузы. Растения исходного сорта подвергают 5—6-кратному инбридингу, в результате чего выводят несколько инбредных линий, которые затем скрещивают и получают простые и двойные межлинейные гибриды, отличающиеся

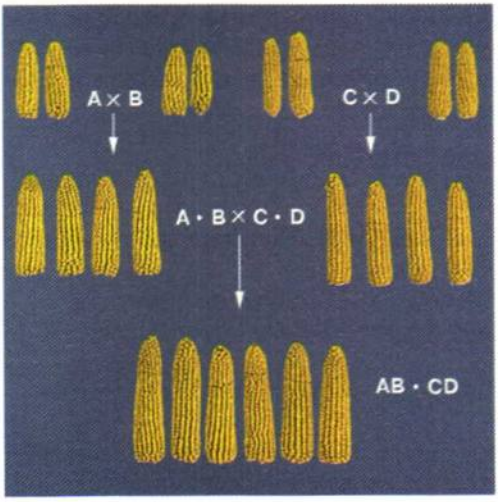


Рис. 256. Двойная межлинейная гибридизация кукурузы

высокой продуктивностью (рис. 256). Названия *простой* и *двойной межлинейные гибриды* являются условными, взятыми из практики семеноводства, и отражают число входящих в состав гетерозисных гибридов инбредных линий. Двойные межлинейные гибриды получают в два этапа: 1) скрещивая четыре инбредные линии (*A*, *B*, *C*, *D*), получают два простых межлинейных гибрида ($A \cdot B$ и $C \cdot D$); 2) скрещивая два простых межлинейных гибрида ($A \cdot B$ и $C \cdot D$), получают один двойной межлинейный гибрид $AB \cdot CD$.

Повышение урожайности гетерозисных растений на 20—30 % по сравнению с исходным сортом оправдывает предварительные затраты в селекционной работе по созданию инбредных линий и проведению гибридизации.

Гетерозис в животноводстве. В животноводстве гетерозис проявляется главным образом при межпородном скрещивании. Например, при осеменении коров молочных и мясо-молочных пород спермой быков мясных пород получают потомство, у которого повышается мясная продуктивность и улучшается качество мяса. Наибольший эффект гетерозис даёт в промышленном птицеводстве. Так, помеси первого поколения кур различных яйценоских пород дают на 25—30 яиц в год (на одну курицу-несушку) больше, чем исходные породы, и характеризуются высокой жизнеспособностью. Явление гетерозиса используют также для получения бройлеров — мясных цыплят, отличающихся интенсивным ростом, скороспелостью, низкими затратами корма, а также нежным и сочным мясом. Для производства бройлерного мяса используют двойной межлинейный гибридный молодняк от скрещивания мясных линий кур пород Корниш (отцовская форма) и Белый плимутрок (материнская форма).

В практическом животноводстве издавна используют гетерозис, возникающий у межвидовых и межродовых гибридов. Такие примеры скрещивания будут рассмотрены в следующем параграфе.

Внутривидовая гибридизация; скрещивание: близкородственное (инбридинг), неродственное (аутбридинг); инбредная линия; гетерозис (гибридная сила); гипотезы гетерозиса: доминирования, сверхдоминирования; межлинейные гибриды: простой, двойной.

Вопросы и задания

1. В чём сущность гибридизации? Что является исходным материалом для гибридизации? Приведите соответствующие примеры.
2. Что такое внутривидовая гибридизация? Какие её формы используют в селекции? Приведите примеры организмов, полученных внутривидовой гибридизацией.
3. Что такое инбридинг? Объясните явление снижения жизнеспособности потомков при инбридинге. С какой целью в селекции производят инбридинг? Охарактеризуйте генетические качества инбредных линий.
4. Что такое аутбридинг? С какой целью его применяют в селекции?
5. Что такое гетерозис? Каковы причины его возникновения? Почему гетерозис проявляется в основном у потомков поколения F_1? Ответ обоснуйте.
6. Опишите примеры использования гетерозиса в растениеводстве. Как получают простые и двойные межлинейные гибриды культурных растений? Приведите примеры.
7. Приведите примеры использования гетерозиса в животноводстве.

§ 70. Отдалённая гибридизация

Рассмотрите рис. 257—260. Какие признаки сочетаются у гибридов при скрещивании двух различающихся родительских форм?

Отдалённая гибридизация заключается в скрещивании организмов, принадлежащих к разным видам и родам, и используется как селекционный приём, который позволяет объединить в гибриде хозяйственно ценные признаки, присущие порознь родительским формам. В селекции растений отдалённую гибридизацию применяют чаще, чем в селекции животных. Причина этого в том, что образующиеся межвидовые и межродовые гибриды животных, как правило, бесплодны, у них при созревании половых клеток нарушен мейоз. Однако некоторые гибридные растения способны давать потомство при вегетативном размножении, а животные — при партеногенезе.

Преодоление бесплодия гибридов. Географическая изоляция растений и животных разных видов и родов, несовместимость половых продуктов мужских и женских особей и другие причины являются серьёзными препятствиями для отдалённой гибридизации. В тех случаях, когда яйцеклетка всё-таки оплодотворяется и начинается формирование гибридного зародыша, он может погибнуть на той или иной стадии эмбрионального развития из-за нарушения связи с материнским организмом. Если же, несмотря на все эти препятствия, развитие зародыша всё-таки происходит, то образовавшиеся гибриды имеют очень низкую плодовитость, а чаще всего бесплодны.

Способ преодоления бесплодия межвидовых гибридов предложил в 1927 г. русский генетик Георгий Дмитриевич Карпеченко (1899—1942). Используя цитогенетический метод при скрещивании редьки с капустой, он обнаружил, что бесплодие образующихся гибридов связано с неправильным

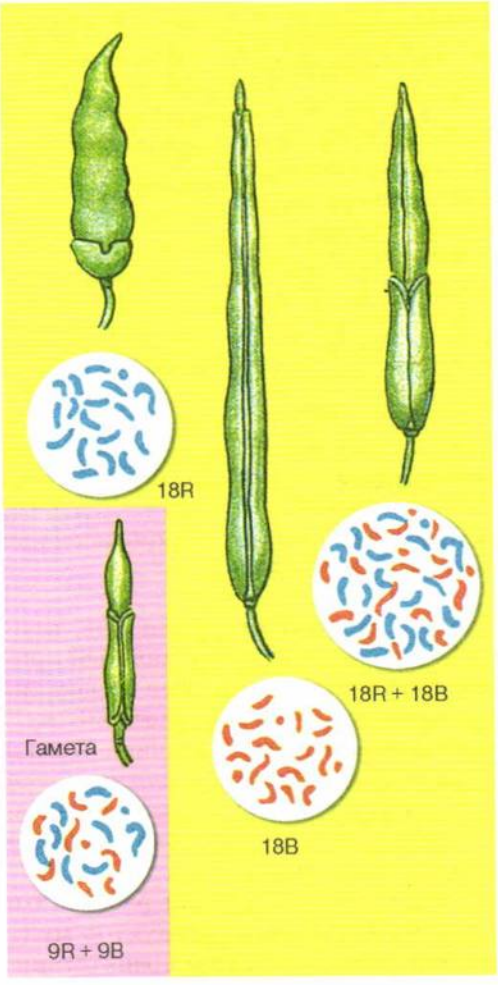


Рис. 257. Редечно-капустный гибрид (рафанобрассика)

расхождением хромосом во время мейоза. Оба эти вида крестоцветных растений имеют (в диплоидном наборе) по 18 хромосом, следовательно, их гаметы несут по 9 хромосом. Но у гибрида «редечные» и «капустные» хромосомы в мейозе не конъюгировали друг с другом, поэтому семена не образовывались. Г. Д. Карпеченко удвоил число хромосом у гибрида. Это создало возможности для нормального мейоза, так как каждая хромосома имела пару. «Редечные» хромосомы конъюгировали с «редечными», а «капустные» — с «капустными». Каждая гамета несла под одному гаплоидному набору редьки и капусты (9 + 9 = 18). В зиготе оказывалось 36 хромосом (рис. 257).

Таким образом, полученный межвидовой гибрид стал плодовитым. Гибрид не расщеплялся на исходные родительские формы, так как хромосомы редьки и капусты всегда оказывались вместе. Отдалённая гибридизация в сочетании с искусственной полиплоидией привела к восстановлению плодовитости растения. Г. Д. Карпеченко назвал полученный им гибрид рафанобрассикой (от лат. названий редьки — *Raphanus* и капусты — *Brassica*).

Отдалённая гибридизации в селекции растений. В растениеводстве отдалённую гибридизацию впервые осуществил английский цветовод Т. Фэрчайлд (1717 г.), скрестив между собой разные виды гвоздик. В настоящее время успешно проводится как гибридизация организмов, относящихся к разным культурным видам или родам, так и скрещивание культурных растений с представителями дикорастущих видов. Одна из проблем гибридизации — получение гибридов у обоеполых и самоопыляющихся растений: пшеницы, кукурузы, томата, гороха и др. Решается эта проблема по-разному. Например, для получения гибридов кукурузы намеченные к гибридизации линии или

сорта высевают чередующимися рядами и за несколько суток до цветения вручную удаляют метёлки мужских цветков на материнских растениях. У самоопыляющихся культур, например пшеницы, применяют кастрацию цветков (удаляют тычинки) материнских растений. Кастрированные колосья вместе с отцовскими цветущими колосьями, помещёнными в бутылочки с водой и подвешенными на специальных кольях, накрывают специальными изоляторами. У плодовых растений кастрацию проводят за 1—3 суток до распускания бутонов. Оставленные женские цветки изолируют мешочками из двух слоёв марли. Через 1—3 суток на рыльца пестиков цветков материнского растения вручную с помощью мягких кисточек наносят заранее собранную пыльцу, а затем снова изолируют мешочками.

Отдалённую гибридизацию у растений проводят для получения форм с ценными урожайными качествами, устойчивых к заболеваниям и вредителям. Одним из достижений селекции растений в этом направлении является отдалённая гибридизация разных видов зерновых культур.

В 1889 г. немецкий селекционер В. Римпау получил первый пшенично-ржаной гибрид — тритикале. Современные пшенично-ржаные гибриды характеризуются высоким содержанием белка в зерне, крупным колосом (80—100 зёрен), зимостойкостью и раннеспелостью. Тритикале широко выращивают как зерновую и кормовую культуру (рис. 258).

В 30-е гг. XX в. отечественный учёный Н. В. Цицин, применив отдалённую гибридизацию, получил пшенично-пырейный гибрид при скрещивании

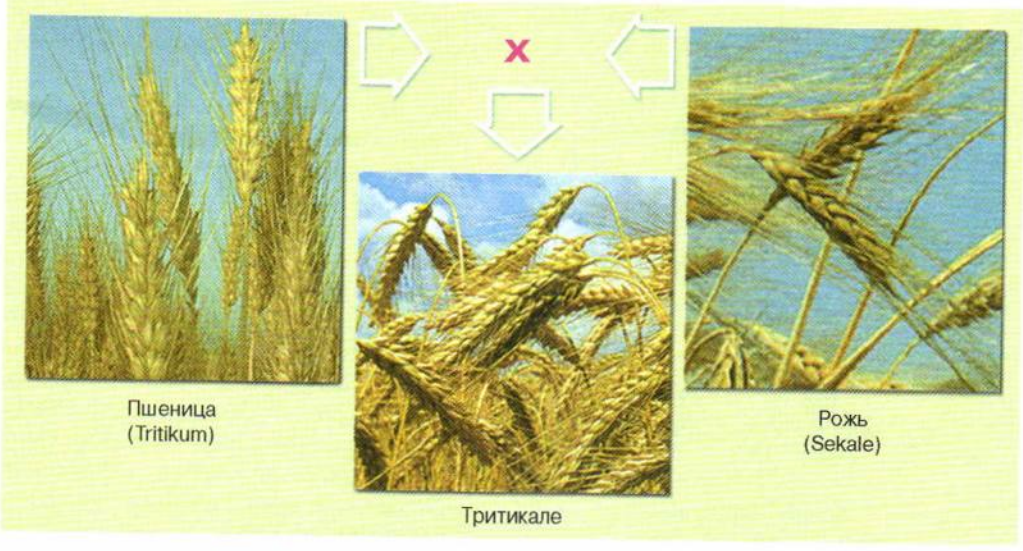
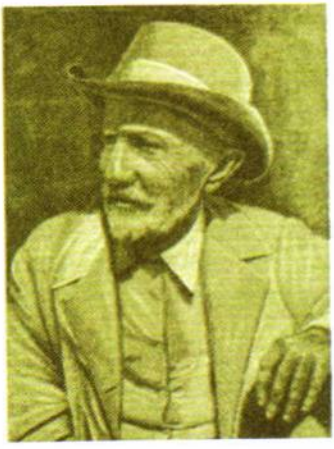


Рис. 258. Получение пшенично-ржаного гибрида (тритикале)



Иван Владимирович Мичурин (1855—1935)

пшеницы с пыреем. В результате этой работы были выведены сорта зернокормовой многолетней культуры Снегирёвка, Истринка, характеризующиеся повышенной зимостойкостью и крупным зерном с высоким содержанием белка-клейковины.

Отечественный селекционер Г. В. Пустовойт проводила скрещивание сортов подсолнечника с топинамбуром. Среди гибридов были отобраны формы, которые послужили основой для последующего выведения новых сортов подсолнечника с иммунитетом к грибковым заболеваниям.

Методы работы И. В. Мичурина. Выдающийся русский селекционер Иван Владимирович Мичурин в результате многолетней работы создал десятки превосходных высокопродуктивных сортов яблони, груши, вишни, сливы, ягодных культур, объединив в них ценные свойства родительских форм, в том числе зимостойкость северных сортов и прекрасные вкусовые качества южных сортов.

Рис. 259. Получение гибридного сорта яблони Бельфлёр-китайка

В основе работ И. В. Мичурина лежали сочетание гибридизации, индивидуального отбора и воздействия условиями среды на развивающиеся гибриды (управление доминированием, или метод ментора). Особое значение И. В. Мичурин придавал подбору и скрещиванию географически удалённых родительских форм, не произрастающих в той местности, где осуществлялась гибридизация. Например, так был создан позднеосенний сорт яблони Бельфлёр-китайка, полученный в результате внутривидовой гибридизации дикой китайской яблони из Восточной Сибири и американского сорта Бельфлёра жёлтого (рис. 259). При его создании был применён *метод ментора* (воспитателя). В первый год плодоношения гибрида, давшего начало новому сорту, оказалось, что по качеству плодов он уклоняется

в сторону яблони-китайки, обладающей мелкими и кислыми плодами. Чтобы изменить дальнейшее развитие гибрида в желательную сторону, в его крону И. В. Мичурин привил черенки сорта Бельфлёра жёлтого. Под влиянием черенков формирование признака гибрида в последующие годы пошло в сторону приобретения плодами вкусовых качеств Бельфлёра жёлтого.

В своей работе И. В. Мичурин широко применял и отдалённую гибридизацию. Например, с её помощью он получил межвидовые и межродовые гибриды вишни и черёмухи, персика и абрикоса, тёрна и сливы.

Отдалённая гибридизация в селекции животных. В селекции животных отдалённую гибридизацию применяют значительно реже, чем в селекции растений, так как потомство, полученное от скрещивания животных разных видов, бесплодно. Но межвидовые гибриды могут обладать хозяйственно ценными признаками. Например, с давних времён в животноводстве получают гибрид лошади (кобылы) с ослом (самцом) — мула (рис. 260). От лошади мул наследует величину тела и способность к быстрому движению, а от осла выносливость и исключительную работоспособность, делающие его незаменимым как вьючное и тягловое животное. Другой гибрид этих двух видов — лошак (от скрещивания жеребца с ослицей), но его получают реже, так как он значительно мельче и слабее, чем мул. Мулы и лошаки бесплодны, поэтому гибридизацию ограничивают только получением потомков в поколении F_1.

Межвидовую гибридизацию применяют и при разведении верблюдов. В Средней Азии успешно используют наров — гибридов первого поколения,

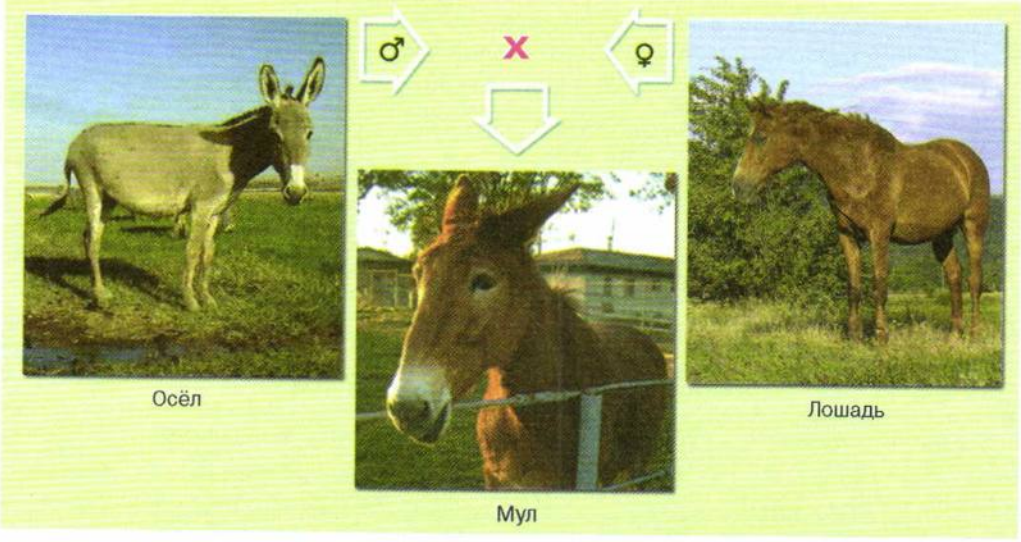


Рис. 260. Получение мула — гибрида осла и лошади

полученных при скрещивании двугорбого верблюда (бактриана) с одногорбым (дромедаром). Нар отличается крупными размерами, большой массой тела и развитой мускулатурой. По работоспособности он превосходит обе исходные родительские формы. Важное практическое значение имеет гибридизация тонкорунной овцы меринос с диким бараном архаром. Полученные гибриды — архаромериносы — сочетают в себе крепкое телосложение и приспособленность к горным условиям архара с отличными качествами шёрстного покрова мериносных овец. Известны межвидовые гибриды и у других животных, например хорька и норки (хонорик), льва и тигрицы (лигр), тигра и львицы (тигон), зайца-русака и зайца-беляка (тумак), белуги и стерляди (бестер) и т. п.

Отдалённая гибридизация, метод ментора.

Вопросы и задания

1. Что такое отдалённая гибридизация? В чём её отличие от внутривидовой гибридизации? Ответ проиллюстрируйте соответствующими примерами.
2. Назовите механизмы, препятствующие отдалённой гибридизации. Каковы способы преодоления нескрещиваемости разных видов у растений и животных? Опишите работы Г. Д. Карпеченко по преодолению бесплодия у гибридов?
3. Приведите примеры межвидовой гибридизации у культурных злаков. С какой целью учёные-селекционеры получают такие гибриды?
4. Опишите основные методы работы И. В. Мичурина.
5. Приведите примеры межвидовой гибридизации в селекции животных. Объясните, почему скрещивание в этом случае ограничивают поколением F_1.
6. Сравните различные методы селекции растений и животных. Заполните таблицу.

Методы селекции

Название метода	В какой области селекции применяется	Выведенные сорта и породы

7. Используя материал §67—70 и данные табл. 23, охарактеризуйте основные достижении селекции в нашей стране.

Дополнительная информация

Таблица 23

Некоторые достижении селекции в России

Учёный-селекционер	Основные выведенные сорта и породы
Иван Владимирович Мичурин (1855—1935)	Груша Бере-зимняя Мичурина, яблоня Бельфлёр-китайка, вишня Плодородная Мичурина, Гранатная рябина
Павел Пантелеймонович Лукьяненко (1901—1973)	Озимые пшеницы Безостая 1, Аврора, Кавказ

Окончание табл. 23

Учёный-селекционер	Основные выведенные сорта и породы
Алексей Павлович Шехурдин (1886—1951)	Яровая пшеница Саратовская
Василий Николаевич Ремесло (1907—1983)	Озимые пшеницы Мироновская 808, Мироновская 264, Мироновская юбилейная
Василий Степанович Пустовойт (1886—1972)	Масличные подсолнечники Передовик, Юбилейный
Николай Васильевич Цицин (1898—1980)	Пшенично-ржаные (тритикале), пшенично-пырейные гибриды Снегирёвка, Истринка
Михаил Федорович Иванов (1871—1935)	Порода свиней Украинская белая степная, порода овец Асканийская рамбулье

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 13

Селекция разрабатывает пути создания новых и улучшения существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов, а также способы изменения их наследственных признаков в нужном для человека направлении. В своём становлении и развитии селекция как процесс и наука прошла три этапа: доместикации диких предковых форм культурных организмов, примитивной и комбинационной селекции.

Основными методами современной селекции являются: искусственный отбор, экспериментальный мутагенез и гибридизация. При экспериментальном мутагенезе получают особи-мутанты, например полиплоиды, обладающие хозяйственно ценными признаками — материалом для отбора. Искусственный отбор может быть массовым и индивидуальным, гибридизация — внутривидовой и отдалённой. При внутривидовой гибридизации используется инбридинг (близкородственное скрещивание особей) и аутбридинг (неродственное скрещивание особей). Отдалённая гибридизация в природе встречается крайне редко, но в искусственных условиях селекционерам различными методами удаётся преодолеть нескрещиваемость видов и получить межвидовые гибриды. Скрещивание особей, относящихся к разным сортам, породам или видам, часто приводит к развитию у гибридов первого поколения явления гетерозиса, или гибридной силы.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Древние цивилизации и история доместикации.
2. Хлеба человечества (основные зерновые культуры).
3. Творческая роль искусственного отбора в селекции.
4. И. В. Мичурин — выдающийся учёный-селекционер.
5. Современные методы селекционной работы.
6. Межсортовая гибридизация декоративных культурных растений.
7. Межпородное скрещивание аквариумных рыб (гуппи, меченосцев).

Глава 14. БИОТЕХНОЛОГИЯ

§71. Биотехнология как отрасль производства

Вспомните, какие организмы и биохимические процессы человек использует для получения продуктов питания, промышленного сырья и производства лекарственных препаратов.

Изучение процессов жизнедеятельности клетки и организма, выяснение природы наследственности и способов получения искусственных мутаций послужили основой для развития *биотехнологии* (от греч. *bios* — жизнь, *techne* — искусство и *logos* — учение) — прикладной науки, использующей биологические системы и процессы в различных областях сельского хозяйства, промышленности и медицины. Термин «биотехнология» был предложен в 1917 г. венгерским инженером Карлом Эреки, однако человек издавна использовал для своих нужд различные биотехнологические процессы: хлебопечение, квашение овощей, приготовление кефира, сыра, вина, пива и т. п.

Основные направления биотехнологии. Начало разработки научных основ биотехнологии связано с именем французского учёного Луи Пастера, который в середине XIX в. исследовал свойства микроорганизмов. Так, выясняя причину прокисания вина, Пастер обнаружил микроорганизм — *Mycoderma aceti*, превращающий вино в уксус. Рекомендация Пастера предотвращать порчу вина путём его прогревания в течение 30 мин при температуре 55—60 °С под названием «пастеризация» получила широкое применение в пищевой промышленности. В современной биотехнологии ведущее место занимают биохимические реакции, протекающие под действием иммобилизованных ферментов (энзимов). С их помощью получают важнейшие компоненты для пищевой и медицинской промышленности. Другое важное направление биотехнологии — микробиологическая технология — связано с культивированием штаммов микроорганизмов, плесневых и дрожжевых грибов для производства в промышленных масштабах кисломолочных продуктов, антибиотиков, витаминов, синтетических белков и т. п.

Благодаря открытиям и успехам молекулярной биологии и генетики в биотехнологии со второй половины XX в. бурно развивается биоинженеринг, представленный тремя направлениями: клеточной, хромосомной и генной инженерией. Клеточная инженерия связана с генетическими экспериментами с изолированными клетками, благодаря которым получают новые генотипы многоклеточных организмов с хозяйственно ценными признаками. Предпосылкой для развития клеточной инженерии стала клеточная технология — выращивание отдельных соматических клеток на питательных средах. Хромосомная инженерия является одним из методов комбинационной селекции, так как

связана с выделением и переносом отдельных хромосом с известным набором генов в клетки другого организма, которые приобретают в результате этого новые свойства. Это направление биотехнологии связано с другим направлением — генной инженерией, использующей лабораторные методы *in vitro* (в пробирке), которые заключаются в переносе генов от одного организма к другому. Одной из задач генной инженерии является создание бактериальных клеток, способных в промышленных масштабах синтезировать защитные белки и гормоны.

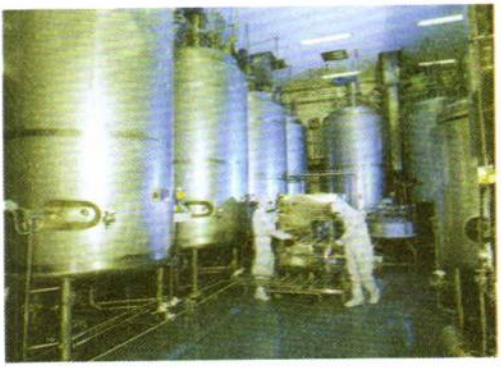


Рис. 261. Биореакторы для использования иммобилизованных ферментов

Инженерная энзимология. Как вам уже известно, ферменты (энзимы) — вещества белковой природы, поэтому они неустойчивы при хранении и не могут быть использованы в биохимических реакциях многократно (из-за трудностей, связанных с разделением реагентов и продуктов реакции). Решить эти проблемы технологического характера позволяет применение *иммобилизованных ферментов*, созданием которых занимаются учёные, работающие в области *инженерной энзимологии* (рис. 261).

Начало применению иммобилизованных ферментов было положено в 1916 г., когда американские учёные Дж. Нельсон и Е. Гриффин адсорбировали на древесном угле фермент инвертазу и показали, что при этом он сохраняет свою каталитическую активность. Сам термин «иммобилизованные ферменты» был введён в науку значительно позже, в 1971 г. Им стали обозначать любые ограничения свободы передвижения фермента в пространстве, где протекает биохимическая реакция, которая лежит в основе получения необходимого ферментативного продукта.

Основные преимущества использования иммобилизованных ферментов перед природными заключаются в следующем:

1) иммобилизованные ферменты легко отделимы от реакционной среды, что даёт возможность использовать их повторно, а также получать чистый (без примесей) продукт ферментативной реакции;
2) ферментативный процесс с использованием иммобилизованных ферментов можно проводить непрерывно, регулируя скорость катализируемой реакции и выход конечного продукта;
3) иммобилизованные ферменты можно модифицировать, целенаправленно изменяя их свойства, например специфичность действия;
4) можно регулировать каталитическую активность иммобилизованных ферментов путём изменения свойств носителя.

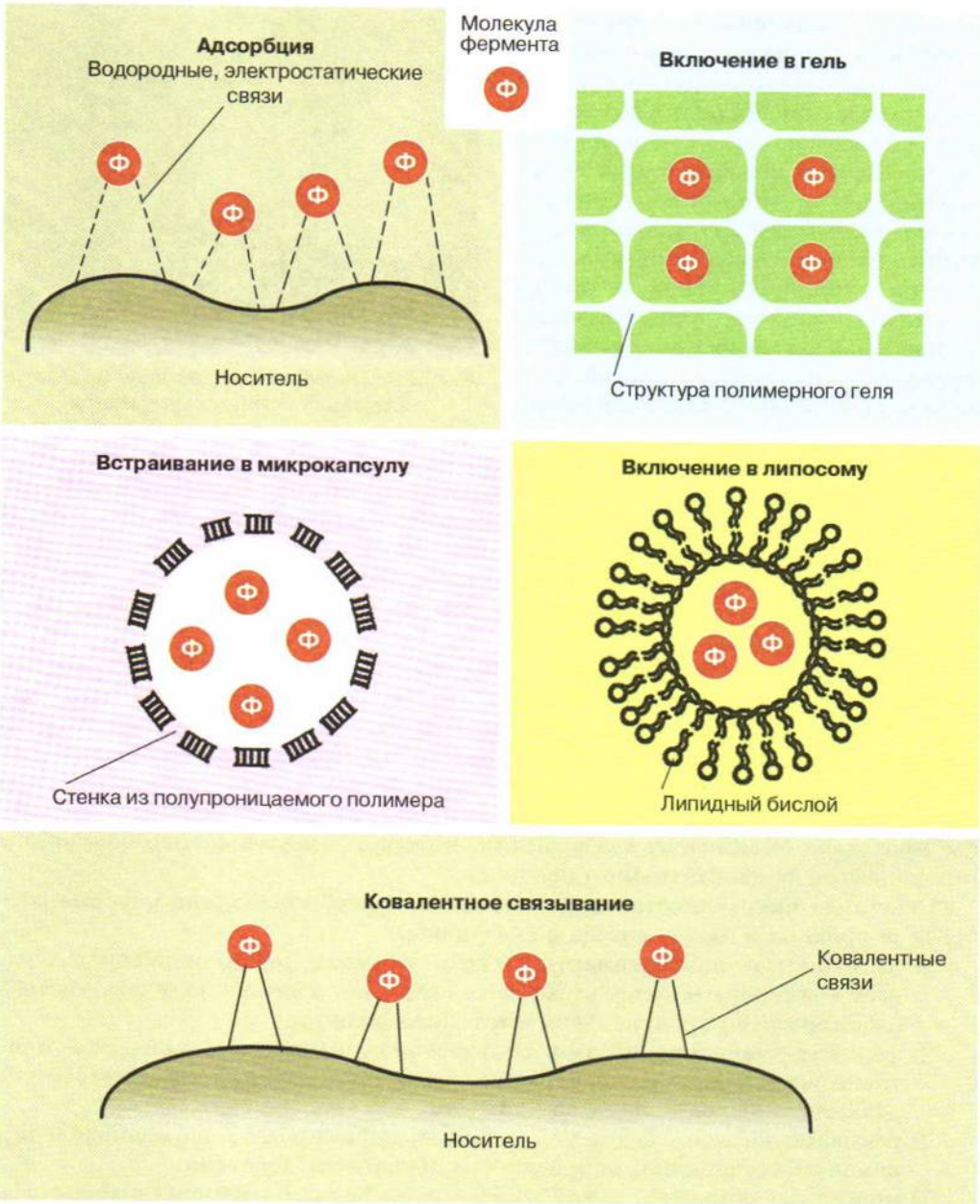


Рис. 262. Способы иммобилизации ферментов

Носителями для иммобилизованных ферментов служат некоторые органические и неорганические вещества. Они должны иметь высокую химическую прочность, быть проницаемыми для фермента и субстратов, легко активироваться и являться доступными для получения в виде удобных в технологическом отношении форм (гранул, мембран), иметь невысокую стоимость (рис. 262). Существует достаточно большой набор носителей, пригодных для иммобилизации ферментов в биотехнологических процессах. Рассмотрим вначале органические полимерные носители ферментов.

Органические носители иммобилизованных ферментов могут быть природного или синтетического происхождения. Среди природных полимерных органических носителей различают полисахаридные, белковые и липидные, а среди синтетических — полиметиленовые, полиамидные и полиэфирные. Использование природных полимеров в качестве носителей для иммобилизации объясняется их доступностью и наличием реакционно-способных функциональных групп, легко вступающих в химические реакции. Наиболее часто для иммобилизации ферментов применяют такие природные полимеры, как целлюлоза, декстран и агар.

В биотехнологии используются и синтетические полимерные носители, например полученные на основе стирола, акриловой кислоты, поливинилового спирта. В качестве неорганических носителей для иммобилизации ферментов применяют материалы из стекла, глины, керамики, силикагеля.

Сочетание уникальных каталитических свойств ферментов с преимуществами их иммобилизации позволило создать в биотехнологии новые промышленные процессы. Большинство из них применяют в пищевой промышленности — например, при производстве глюкозофруктозных сиропов, получении диетического безлактозного молока, сахаров из молочной сыворотки, аспарагиновой, уксусной, яблочной кислот и др.

Биотехнология, иммобилизованные ферменты, инженерная энзимология.

Вопросы и задания

1. Когда появилась биотехнология? Объясните, что понимают под термином «биотехнология». Какие процессы являются биотехнологическими?
2. Назовите основные направления современной биотехнологии. Какие научные методы лежат в их основе? Приведите примеры использования этих методов.
3. С какой целью в инженерной энзимологии получают иммобилизованные ферменты? В чём их преимущество перед природными ферментами?
4. Какие вещества применяют в качестве носителей для ферментов? В каких отраслях промышленности используют иммобилизованные ферменты? Какие продукты получают с помощью иммобилизованных ферментов?

§72. Микробиологическая технология

Рассмотрите рис. 263—266. Какие организмы используются в качестве объектов микробиологической технологии?

В настоящее время наиболее значительные практические достижения в биотехнологии связаны с *микробиологической технологией*. Она основана на искусственном культивировании специально выведенных штаммов микроорганизмов для промышленного получения антибиотиков, гормонов, витаминов, ферментов, кормовых белков и т. п.

Объекты микробиологической технологии. Клетки микроорганизмов, в первую очередь бактерий и одноклеточных грибов — дрожжей, представляют собой удобные объекты для микробиологической технологии (рис. 263).

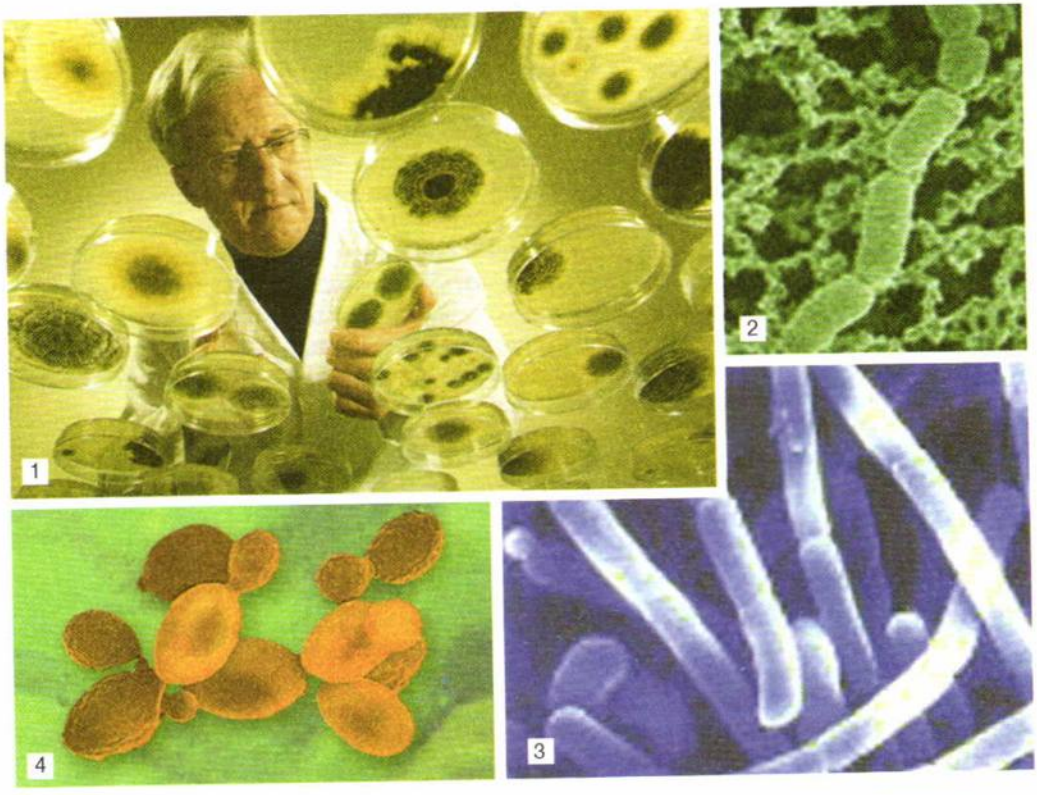


Рис. 263. Объекты микробиологической технологии: *1* — культуры дрожжей; *2* — молочнокислые бактерии; *3* — болгарская палочка, используемая для производства йогурта; *4* — колония пекарских дрожжей

Эти одноклеточные организмы живут в разных условиях, быстро растут и размножаются, могут перерабатывать разнообразные продукты, вещества и материалы — молоко, нефть, мазут, уголь, целлюлозу и др.

Интенсивному развитию микробиологической технологии способствовало открытие антибиотиков. В 1928 г. английский учёный Александер Флеминг обнаружил, что плесневый гриб-пенициллвырабатывает вещество, убивающее болезнетворные бактерии (рис. 264). Это вещество было названо пенициллином, и его открытие стало началом эры антибиотиков в истории медицины. Однако первый штамм пенициллла оказался неудобным для промышленного разведения: гриб развивался на поверхности питательной среды и количество выделяемого антибиотика было незначительным. Благодаря селекционной работе, основанной на радиационном мутагенезе и искусственном отборе, учёным удалось создать штаммы пенициллла, продуктивность которых увеличилась в 10 тыс. раз по сравнению с исходной формой.

Производство белка, аминокислот и витаминов. Важное направление микробиологической технологии — *производство пищевого и кормового белка*. Для этого используют особые штаммы дрожжей. В специальных аппаратах — биореакторах — они разлагают растительное сырьё, главным образом солому, которая является отходом растениеводства (рис. 265). Скорость накопления такими дрожжами белка в 100 тыс. раз выше, чем у других организмов. С одного кубического метра биореактора за сутки получают 30 кг белка, что эквивалентно суточному приросту биомассы стада из 100 коров. Белок затем используется как биоактивная добавка в корма для сельскохозяйственных животных: крупного рогатого скота, свиней, кур и др.

Пищевые белки, полученные с помощью дрожжей, после пропитки специальными веществами, придающими им соответствующую форму, вкус, цвет и

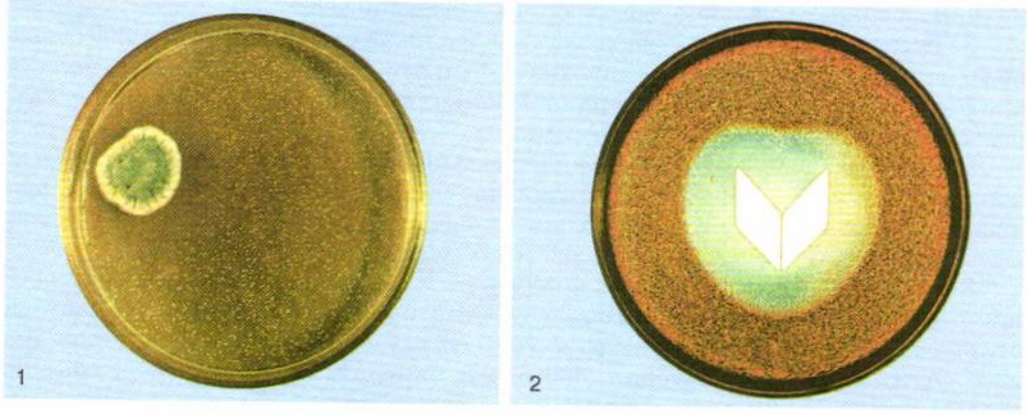


Рис. 264. Гриб-пенициллна питательной среде (*1*) и гибель бактерий от полоски бумаги, пропитанной антибиотиком пенициллином (*2*)

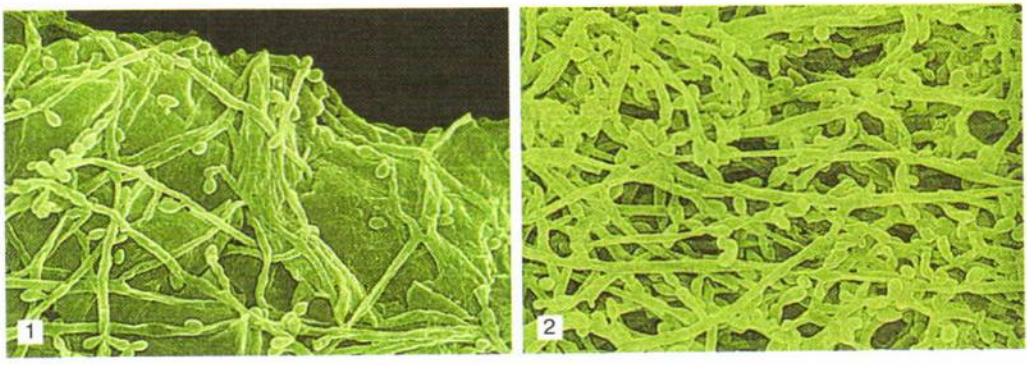


Рис. 265. Разлагая солому, штаммы дрожжей наращивают свою биомассу:
1 — микрофотография, сделанная через 12 часов после начала процесса;
2 — микрофотография, сделанная через 48 часов

запах, могут применяться в питании человека. Таким способом уже созданы искусственные мясо, молоко, сыр, чёрная икра и другие продукты, которые могут быть рекомендованы для питания вегетарианцев и людей, страдающих ожирением. Пищевые белки добавляют также в малоценные продукты питания для повышения в них общего содержания питательных веществ и улучшения аминокислотного состава. С помощью культивируемых микроорганизмов производят также отдельные незаменимые аминокислоты, например глицин, метионин, лизин и витамины (B_1, B_2, B_{12}, C, D). Их используют в качестве биоактивных добавок к продуктам питания и средств повышения устойчивости организма человека и сельскохозяйственных животных к различным заболеваниям, а также с целью профилактики авитаминозов.

В настоящее время получены штаммы дрожжей из рода *Candida*, способные синтезировать белок из углеводородов нефти, что позволяет применять их для биологической очистки водоёмов от промышленного загрязнения мазутом, бензином и другими нефтепродуктами.

Микробиологическая технология в промышленности. С участием некоторых микроорганизмов в горнодобывающей промышленности из малоценных руд успешно извлекают металлы, улучшают качество бурых и каменных углей, повышают нефтеотдачу пластов при нефтедобыче.

Ещё в XVI в. в Венгрии для получения меди добытую медную руду орошали водой. Этот простой технологический приём стал прообразом метода *бактериально-химического выщелачивания металлов* из руд, в котором используются тионовые бактерии, способные окислять серу и серосодержащие соединения (рис. 266). Основу процесса составляет окисление бактериями сульфидов меди, железа, цинка, олова, кадмия до сульфатов, хорошо растворимых в воде. Для жизнедеятельности тионовых бактерий необходимы кис-

лород, ионы Fe^{2+}, Fe^{3+} и кислая среда (pH = 2—3), что достигается насыщением отвалов сульфидной руды специально нагнетаемым воздухом, орошением раствором, содержащим серную кислоту и ионы железа. В таких условиях выщелачивающий раствор фильтруется через толщу руды и в результате микробиологических и химических процессов обогащается металлами.

В настоящее время технология бактериально-химического выщелачивания металлов из сульфидных руд освоена более чем на 20 горнообогатительных предприятиях в разных странах мира. Ежегодно таким способом получают около 5 % всей мировой добычи меди. В ряде стран таким же способом извлекают из урансодержащей породы уран, необходимый для промышленности.

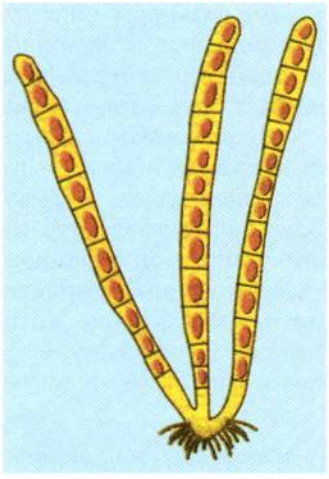


Рис. 266. Тионовые бактерии

Микробиологическая технология применяется и для улучшения качества углей. Как бурые, так и каменные угли нередко содержат до 10—12 % серы. При сжигании углей она превращается в сернистый газ, который выбрасывается в атмосферу, где из него образуется серная кислота. Из атмосферы серная кислота выпадает на поверхность земли в виде сернокислотных дождей, наносящих огромный ущерб окружающей среде и здоровью человека. Тионовые бактерии используют для *обессеривания углей*, т. е. удаления из них соединений серы, представленных сульфидом железа — пиритом.

Микробиологический способ удаления сернистых соединений из углей принципиально не отличается от бактериально-химического выщелачивания металлов из сульфидных руд. Первые опыты, проведённые в 1959 г. в нашей стране, позволили с помощью тионовых бактерий удалить из углей до 20—30 % содержащейся в них серы, позднее американские учёные увеличили этот показатель до 50 %. По последним сообщениям, в лабораторных условиях удаётся снизить содержание серы в угле путём микробиологического выщелачивания почти до нуля. Такой способ является перспективным в качестве профилактической меры борьбы с загрязнением окружающей среды серосодержащими соединениями. Он позволяет повысить технологическую ценность углей и открывает возможности для попутного извлечения из них металлов.

Микроорганизмы используются и для *повышения нефтеотдачи пластов* при нефтедобыче. В настоящее время нефть, как известно, — основное энергетическое и химическое сырьё. Существующие в нефтедобывающей промышленности технологии позволяют извлекать только половину нефти, содержащейся в месторождениях. В связи с этим сейчас возрос интерес к поиску эффективных способов вторичной добычи нефти.

Впервые применять углеводородокисляющие и метанообразующие бактерии для повышения вторичной добычи нефти предложил в 1926 г. американский учёный М. Бекман. Через 20 лет в США были проведены первые лабораторные испытания, которые дали положительные результаты.

Использование бактерий для увеличения нефтеотдачи пластов основано на активации их геохимической деятельности в нефтяной залежи, куда они попадают вместе с закачиваемыми через скважины поверхностными водами. Здесь начинают идти процессы частичного разрушения нефти углеводородокисляющими бактериями. Они сопровождаются накоплением углекислого газа, водорода и низкомолекулярных органических кислот, которые затем метанообразующие бактерии превращают в метан. Эти процессы приводят к разжижению нефти и повышению газового давления в нефтеносном пласте, что и влечёт за собой увеличение добычи нефти из скважины.

Микробиологическая технология, производство пищевого и кормового белка, бактериально-химическое выщелачивание металлов, обессеривание углей, повышение нефтеотдачи пластов.

Вопросы и задания

1. На чём основана микробиологическая технология?
2. Какие микроорганизмы используют для получения кисломолочных продуктов, квашения капусты, хлебопечения и производства вина?
3. С помощью каких микроорганизмов получают антибиотики?
4. В каких отраслях промышленности нашли применение тионовые, углеводородокисляющие и метанообразующие бактерии? Расскажите о технологических процессах, протекающих с их участием. Какое это имеет значение?

§ 73. Клеточная технология и инженерия

Рассмотрите рис. 267—272. Какие биологические объекты и процессы лежат в основе клеточной технологии и инженерии?

Клеточной инженерией называют эксперименты с изолированными клетками организмов, которые позволяют конструировать клетки нового типа путём гибридизации и слияния клеточных структур (ядер, митохондрий, хлоропластов) для получения организмов с заданными свойствами. Предпосылкой к развитию клеточной инженерии стала *клеточная технология*, использующая методы выращивания клеток и тканей на питательных средах (*in vitro*).

Микроклональное размножение растений. Выращивание клеток и тканей на питательных средах получило название *метода культуры клеток и тканей*. Его создание связано с работами американского и французского учёных

Ф. Уайта и Р. Готре, проводившимися в начале XX в. Положительные результаты впервые были получены на моркови (рис. 267). Кусочек растительной ткани — эксплант — был выделен из корнеплода растения и помещён на питательную среду, содержащую минеральные соли, аминокислоты, гормоны и другие необходимые для роста и развития вещества. В результате митотического деления эксплант образовал однородную неспециализированную клеточную массу — каллус, клетки которого обладали *тотипотентностью* (от лат. *totus* — целый и *potentia* — сила) — способностью давать начало любому типу клеток. При разделении клеток и добавлении в питательную среду фитогормонов ауксинов и кининов, обеспечивающих рост и дифференцировку клеток, были получены небольшие по размеру растения-регенеранты, похожие на проростки. Эти растения отмыли от питательной среды и пересадили на поле, где они развились в полноценные экземпляры моркови.

Таким образом, метод культуры клеток и тканей позволяет размножить какое-либо растение в искусственно созданных условиях, т. е. создать его клон. Главное преимущество *микроклонального размножения растений* по сравнению с семенным размножением состоит в том, что с его помощью можно за короткое время получить большое число генетически однородных особей, способных к быстрому росту, обладающих калиброванными качествами и не заражённых возбудителями болезней. В настоящее время в некоторых европейских странах, например Голландии и Финляндии, весь посадочный материал получают с помощью метода культуры клеток и тканей. В России существуют питомники микроклонального размножения овощных, плодовых и декоративных культур, в которых производят посадочный материал для выращивания картофеля, томатов, смородины, яблони, земляники, роз, гвоздик и др.

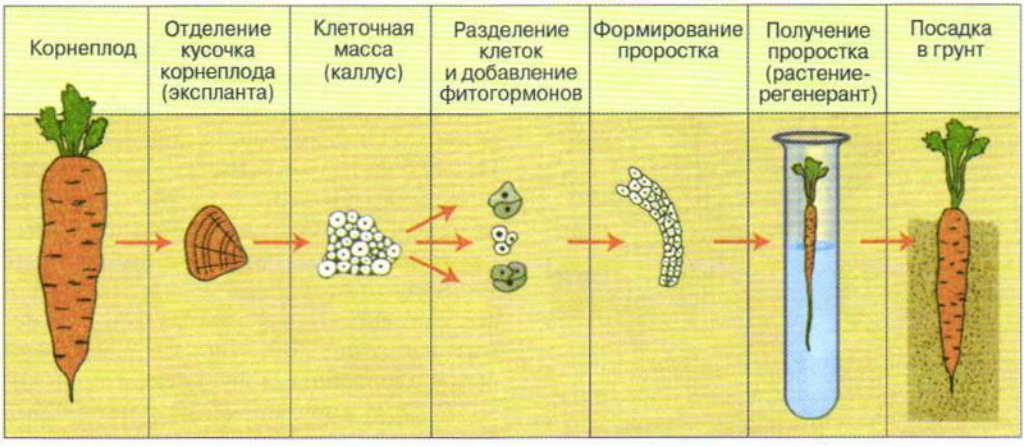


Рис. 267. Микроклональное размножение моркови

Соматическая гибридизация. Искусственное объединение целых клеток с образованием гибридных геномов называют *соматической гибридизацией*. С помощью метода клеточной технологии были созданы отдалённые гибриды соматических клеток не только растений, но и животных.

Путём соматической гибридизации клеток культурного картофеля (*Solanum tuberosum*) и дикого (*Solanum chacoense*) был выведен новый сорт, отличающийся необычайной мощностью куста и устойчивый к ряду заболеваний. Для гибридизации использовались протопласты клеток двух видов картофеля, лишённые клеточной стенки и имеющие только наружную плазматическую мембрану. Они выращивались на питательной среде, где и происходило их слияние с образованием гибридного каллуса и дальнейшее развитие из него соматического гибридного растения. Благодаря хозяйственно ценным признакам полученный соматический гибрид картофеля стал затем широко использоваться в практической селекции. Половой же гибрид этих двух видов картофеля такими признаками не обладает (рис. 268).

Иные задачи стоят перед клеточной инженерией в отношении работы с животными клетками. Например, важным вопросом иммунологии является регуляция иммунного ответа организма на конкретный антиген. Его решение позволит преодолеть проблемы трансплантационного (при пересадке органов и тканей), противоопухолевого и противовирусного иммунитета. Разработка направления клеточной инженерии, связанного с созданием антител определённой специфичности, приближает решение этих проблем.

Для получения таких антител конструируют *гибридомы* (от лат. *hybrida* — помесь и *ома* — опухоль) — гибридные клетки, образованные из протопластов лимфоцитов селезёнки иммунизированных животных и раковых клеток. Гибридомы производят один вид антител — *моноклональные антитела* (свойство, характерное для лимфоцитов) и способны неограниченно размножаться (свойство раковых клеток). В 1975 г. немецкий и английский учёные Г. Кёллер и Ц. Мильштейн описали методику получения моноклональных антител от гибридомы *B*-лимфоцитов селезёнки мышей и опухолевых клеток мышиной плазмоцитомы (рис. 269). За эту работу они были удостоены Нобелевской премии.

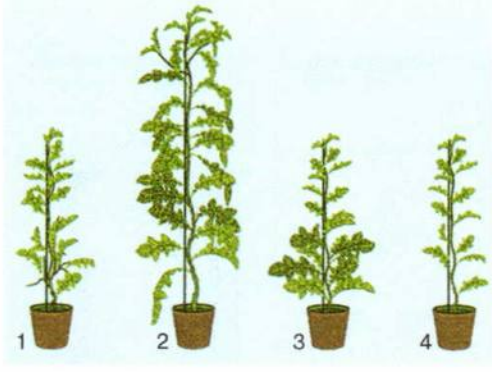


Рис. 268. Гибридизация картофеля: *1* — родительская форма *S. tuberosum*; *2* — соматический гибрид; *3* — родительская форма *S. chacoense*; *4* — половой гибрид

В настоящее время получено большое разнообразие моноклональных антител (от разных гибридом). Их

используют в медицине для нейтрализации дифтерийного и столбнячного токсинов, змеиных ядов, для распознавания антител и антигенов, а также биологически активных веществ (гормонов, ферментов), находящихся в крови, плазме и лимфе. Моноклональные антитела обладают преимуществом перед кровяными сыворотками, так как по специфичности действия служат идеальными реагентами на конкретный антиген. Введённые в организм моноклональные антитела блокируют антигены, поэтому их применяют с целью ранней диагностики онкологических заболеваний. Моноклональные антитела способны доставлять к клеткам опухоли радиоактивные вещества, позволяющие точно обнаружить её местонахождение в организме, а также лекарственные препараты, обеспечивающие разрушение опухоли.

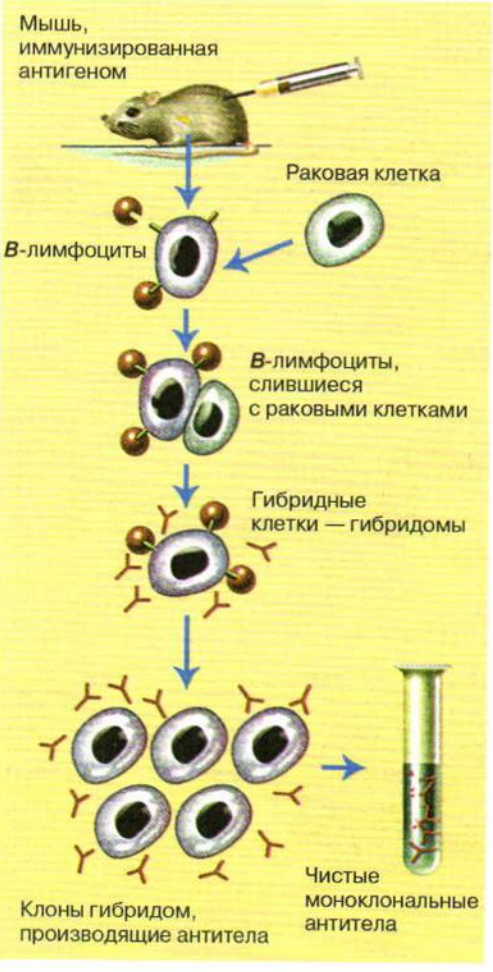


Рис. 269. Получение моноклональных антител от гибридом

Реконструкция яйцеклеток и клонирование животных. В 1952 г. американские учёные Р. Бриггс и Т. Кинг разработали микрургический *метод трансплантации ядер* эмбриональных клеток лягушки. Осуществляли такую трансплантацию с помощью микропипетки (рис. 270). Учёные установили, что если брать ядра из клеток зародыша на стадии бластулы, то примерно в 80 % случаях зародыши благополучно развиваются и превращаются в нормальных головастиков. Реконструированные таким способом яйцеклетки давали начало новому полноценному организму, причём его признаки полностью определялись генами, содержащимися в хромосомах пересаженных в яйцеклетки ядер (рис. 271).

Результатом этих работ стало открытие способности соматических ядер обеспечивать нормальное развитие яйцеклеток в зародыши. Эксперименты доказали, что наследственный материал соматических клеток способен сохраняться полноценным в функциональном отношении, а дифференци-

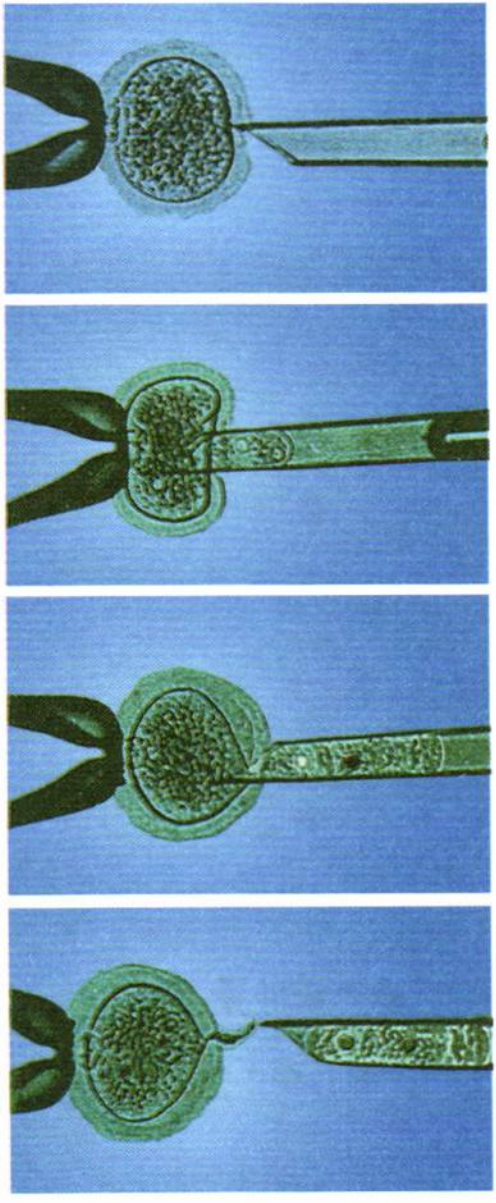


Рис. 270. Этапы трансплантации ядра яйцеклетки лягушки с помощью микропипетки (сверху вниз)

ровка клеток является результатом активности и блокировки определённых генов. Методом трансплантации ядер соматических клеток в яйцеклетки получены клоны амфибий, рыб, мышей, кроликов, овец и др.

Уникален опыт по *клонированию* домашних овец. В 1997 г. была опубликована статья шотландского учёного Яна Уилмута, в которой сообщалось, что в результате использования донорского ядра клетки молочной железы овцы породы Финский дорсет было получено клональное животное — овца по кличке Долли (рис. 272). В эксперименте использовались не только эмбриональные клетки, но и фибробласты (клетки соединительной ткани) плода, а также клетки молочной железы взрослой овцы. Все три типа клеток принадлежали разным породам овец и имели одинаковое число хромосом — 54. Деление клеток всех трёх типов на определённой стадии останавливали и ядра клеток овцы-донора пересаживали в ооциты овцы-реципиента.

Большинство эмбрионов развивалось в перевязанном яйцеводе овцы — «суррогатной матери», но некоторые эмбрионы культивировали *in vitro* на питательной среде. Выход бластул в серии опытов с культурой клеток молочной железы был примерно втрое меньше, чем в двух других сериях, когда в качестве доноров ядер использовали культуру фибробластов и эмбриональных клеток. Число живых ягнят, в сравнении с числом бластул, пересаженных в матку овцы — «суррогатной матери», было также в два раза ниже. В серии опытов с клетками молочной железы из 277 реконструирован-

ных яйцеклеток был получен только один живой ягнёнок, что говорит об очень низкой результативности такого рода экспериментов (0,36 %). Овца по кличке Долли развилась из реконструированной яйцеклетки, донором ядра которой была культивируемая клетка молочной железы овцы породы Финский дорсет. Долли фенотипически не отличалась от овец этой породы, но сильно отличалась от овцы-реципиента породы Шотландская черномордая.

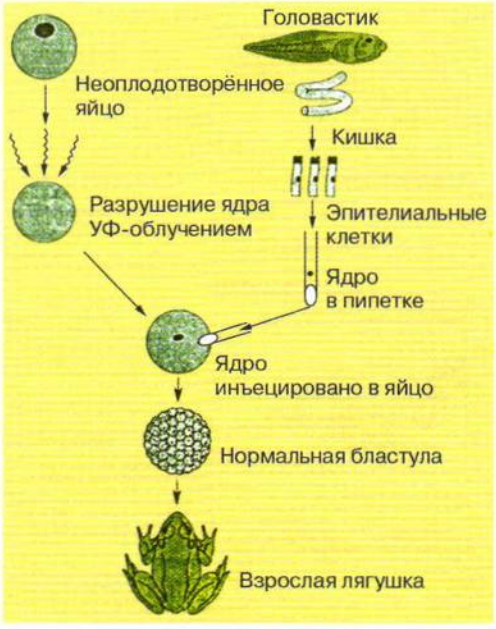


Рис. 271. Развитие взрослой лягушки из реконструированной яйцеклетки

Если результаты экспериментов Уилмута окончательно подтвердятся и будет повышен коэффициент выхода живых животных, то это может иметь революционное значение для животноводства. Клонирование позволит не только сохранить генотип ценных и выдающихся в производственном отношении сельскохозяйственных животных, но и практически безгранично их размножать. Например, если взять соматические ядра из клеток коровы класса элита-рекорд и перенести их в безъядерные яйцеклетки обычных коров, то телята, развившиеся из зародышей в матках приёмных коров-«воспитательниц», полностью сохранят признаки элитной породы. Таким способом можно будет получать целые стада животных, обладающих генотипом высокопродуктивной коровы.

Исследования развития клеток млекопитающих, в том числе и человека, на питательных средах привели к разработке метода искусственного оплодотворения яйцеклеток сперматозоидами *in vitro* с дальнейшей имплантацией зародышей в матку. В 1981 г. впервые в мире родились 12 детей, развившихся из искусственно оплодотворённых яйцеклеток. Сейчас этот метод интенсивно развивается, количество «пробирочных» детей составляет десятки тысяч, и для бездетных супружеских пар искусственное оплодотворение даёт единственную возможность обзавестись собственным потомством.

Клеточная инженерия, клеточная технология, метод культуры клеток и тканей, тотипотентность, микроклональное размножение растений, соматическая гибридизация, гибридомы, моноклональные антитела, метод трансплантации ядер, клонирование.

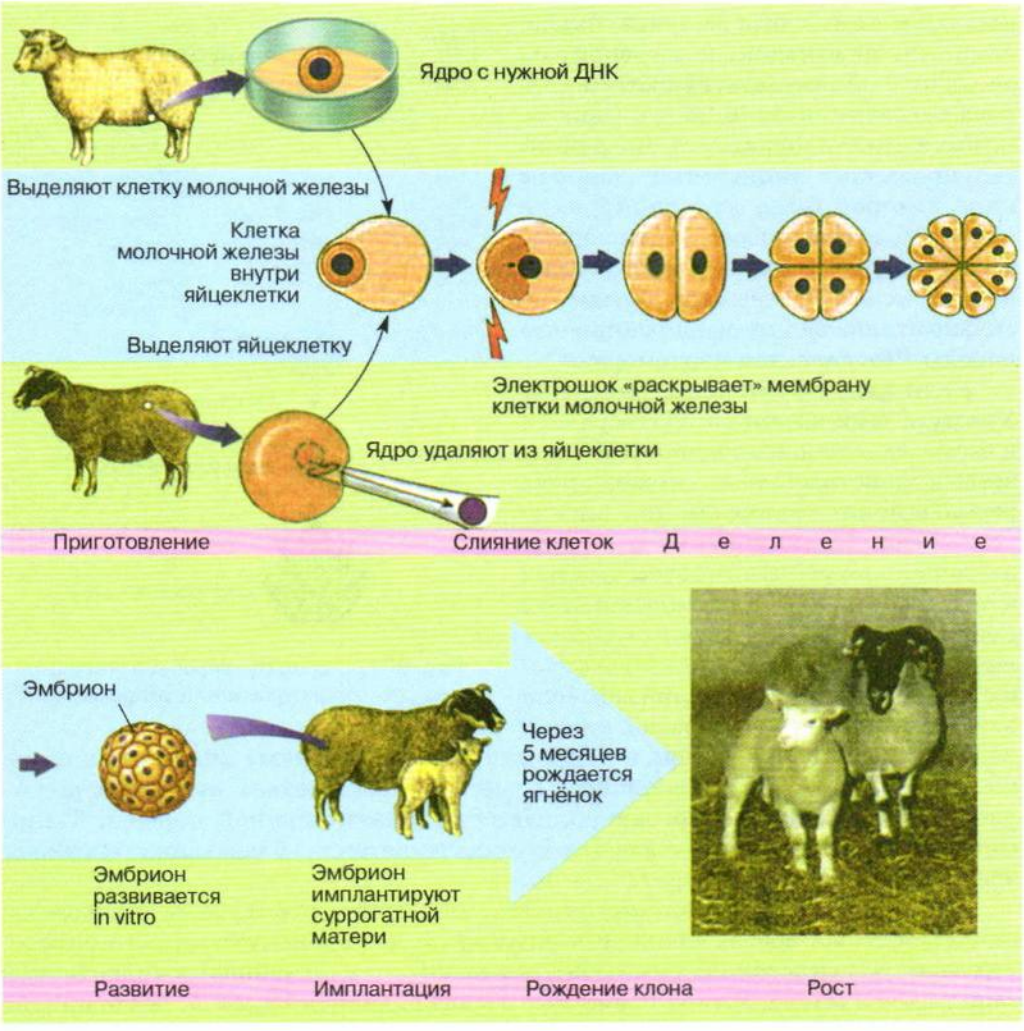


Рис. 272. Схема получения овцы Долли

Вопросы и задания

1. Расскажите о методе культуры клеток и тканей. Где он используется?
2. В чём преимущество микроклонального размножения растений по сравнению с традиционным семенным размножением? Используя Интернет, выясните, какие культуры в настоящее время выращивают таким способом. Приведите примеры.

3. Как осуществляют соматическую гибридизацию растений? Каково её значение?
4. Что такое гибридомы и моноклональные антитела? Где и для чего используются моноклональные антитела? Приведите примеры.
5. Каково практическое значение метода трансплантации ядер соматических клеток с последующей реконструкцией яйцеклеток и клонированием эмбрионов животных? Оцените возможные перспективы этого метода для животноводства.

Дополнительная информация

Метод культуры клеток и тканей позволяет получать специальные клетки, которые применяются в революционных методиках лечения болезней человека. Учёные выделяют генетический материал из клетки тела взрослого человека и пересаживают его в яйцеклетку, из которой предварительно удалено ядро. При соблюдении определённых условий эта реконструированная яйцеклетка развивается в эмбрион. Технология получения клонов эмбрионов сходна с той, которая была использована при создании овцы Долли. Что даёт человечеству эта технология? Она позволяет получить так называемые *стволовые клетки*, которые являются родоначальными клетками тканей и органов и абсолютно идентичны клеткам человека, у которого был взят исходный генетический материал.

Долгое время учёные пытались выделить стволовые клетки определённых тканей. Это удалось лишь в 1998 г. Стволовые клетки могут обеспечить медиков полностью совместимой трансплантационной тканью. Первоначально предполагается имплантировать клетки в организм для восстановления дефектов, вызванных болезнью, например в сердечную мышцу после перенесённого инфаркта. В будущем из стволовых клеток планируется выращивать полностью нормальные ткани и органы. Такие эксперименты уже ведутся во многих странах мира. Например, американские учёные научились «заставлять» клетки производить более 20 видов белков, которые контролируют дифференцировку различных тканей. В результате этого удалось получить клетки костной и эпителиальной ткани, вырастить имплантаты для замены повреждённых участков ушной раковины, носа, костей и др. Был даже проведён эксперимент, в ходе которого 12 добровольцам, имеющим большие повреждения костной ткани верхней челюсти, нарастили утраченную кость. Так что недалёк тот день, когда протезирование станет процедурой, использующей достижения клеточной технологии и инженерии.

§ 74. Хромосомная и генная инженерия

Вспомните, какое строение имеет прокариотная клетка. Какие её структуры обеспечивают хранение и передачу наследственной информации?

Учёные издавна мечтали целенаправленно изменять наследственность организмов, создавать новые комбинации хозяйственно ценных признаков. Современные исследователи приблизились к осуществлению этой мечты, овладев методами выделения из клеток хромосом, генов и их переноса в клетки другого организма. Осуществляет подобные эксперименты хромосомная и генная инженерия — перспективные направления биотехнологии.

Хромосомная инженерия. Манипуляции с целыми хромосомами или их участками называют *хромосомной инженерией*. Её методы дают возможность заменить одну или обе гомологичные хромосомы на другие или ввести дополнительные хромосомы в генотип организма.

Метод добавления хромосом в геном детально разработан на культурных злаках. Так, японский учёный Д. Омара внёс отдельные хромосомы ржи в хромосомный набор пшеницы. Полученный гибрид дал при самоопылении совершенно иные растения, которые отличались от пшеницы по высоте, толщине стебля, размеру и форме колосьев. Привнесённые хромосомы ржи дали возможность существенно повысить зимостойкость гибридной пшеницы, придали ей устойчивость к полеганию и к заболеваниям.

Генная инженерия решает задачу целенаправленного создания новых комбинаций генетического материала путём лабораторных методов *in vitro*, которые позволяют манипулировать нуклеиновыми кислотами, переносить нужные гены организма одного вида в организм другого вида.

Генная инженерия зародилась в начале 70-х гг. XX в., когда американский учёный Х. Корана искусственно синтезировал ген, а П. Лобан и П. Берг получили рекомбинантную молекулу ДНК, в которой были соединены фрагменты ДНК вирусов и бактерии кишечной палочки (*Escherichia coli*). Генная инженерия возникла на стыке молекулярной биологии, микробиологии и энзимологии. Открытия в молекулярной биологии позволили выяснить структуру и особенности работы генов. Микробиология помогла найти векторы для генно-инженерных работ — *плазмиды* — внехромосомные факторы наследственности бактерий, состоящие из небольших кольцевых молекул ДНК (рис. 273). Энзимология предоставила исследователям ферменты, называемые *рестрикционными эндонуклеазами* или *рестриктазами* (от лат. *restrictio* — ограничение), которые способны «узнавать» определённые последовательности нуклеотидов в ДНК и разрезать их так, чтобы на концах молекул образовывались одноцепочечные «хвосты». Эти «хвосты» могут снова по принципу комплементарности соединяться друг с другом, поэтому они были названы *липкими концами*.

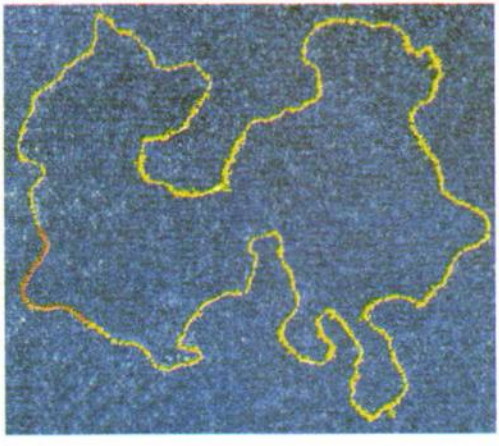


Рис. 273. Плазмида в бактериальной клетке

В генной инженерии бактериальные клетки с новым генетическим материалом создают с помощью *метода рекомбинантных плазмид*. Он включает несколько последовательных этапов (рис. 274).

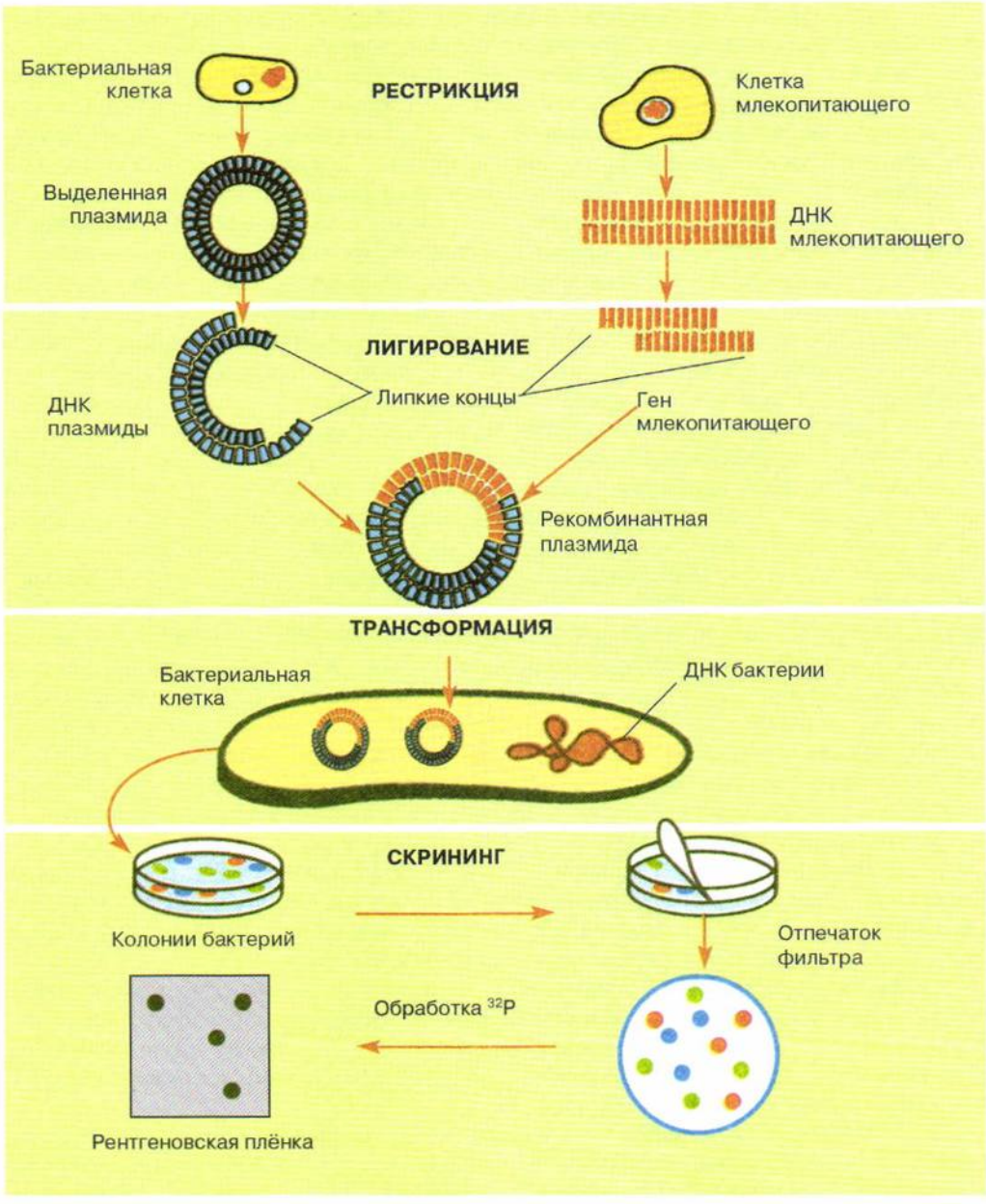


Рис. 274. Метод рекомбинантных плазмид

1. *Рестрикция* — разрезание молекулы ДНК, например клетки млекопитающего, ферментами-рекстриктазами на фрагменты с одинаковыми липкими концами и нужным геном. Такими же ферментами разрезают плазмидную ДНК, поэтому липкие концы плазмиды комплементарны нуклеотидным последовательностям липких концов гена. Ген можно синтезировать также искусственным путём с помощью матричных реакций. Такой синтез осуществляют с помощью фермента обратной транскриптазы, или ревертазы (см. § 45).

2. *Лигирование* — «вшивание» гена с липкими концами в плазмидную ДНК с помощью ферментов-лигаз и получение рекомбинантной плазмиды.

3. *Трансформация* — введение рекомбинантной плазмиды в бактериальную клетку. Для этого на клетку воздействуют высокой температурой и хлористым кальцием, что делает её оболочку проницаемой для ДНК. Внесённая в бактериальную клетку рекомбинантная плазмида начинает работать, и клетка синтезирует чужеродный белок. Частота попадания плазмиды в клетку невысока (в одну клетку из тысячи). Рекомбинантная плазмида в бактериальной клетке многократно удваивается, и чужеродный ген размножается, происходит его клонирование, т. е. передача от материнской клетки дочерним при бесполом размножении. От каждой бактериальной клетки образуется колония, состоящая из миллионов бактерий, которые подвергаются отбору — скринингу.

4. *Скрининг* — отбор колоний бактерий, содержащих рекомбинантные плазмиды с нужным геном. Для этого все колонии накрывают специальным фильтром, к которому они прилипают. Затем фильтр обрабатывают радиоактивным зондом — полинуклеотидом, содержащим в своём составе радиоактивный изотоп фосфора — ^{32}P. Радиоактивный зонд комплементарен искомому гену, поэтому он связывается лишь с теми колониями бактерий, у которых имеются рекомбинантные плазмиды. Для их обнаружения на фильтр накладывают рентгеновскую плёнку, которую потом проявляют. По положению засвеченных на плёнке участков отбирают те колонии, которые получили нужный ген.

Методом рекомбинантных плазмид учёные создают штаммы бактерий, которые используются для производства в промышленном масштабе гормонов (инсулина, соматотропина), ферментов, белков-интерферонов, регуляторных пептидов и др. Этот же метод лежит в основе получения вакцин для борьбы с вирусами гепатита *А* и *В*, герпеса, гриппа, бешенства и ящура.

Создание трансгенных организмов. Клонированные гены путём микроинъекций могут быть введены в яйцеклетки, а из них выращены целые организмы, геном которых будет содержать чужеродные гены. Такие особи называют *трансгенными* (от лат. *trans* — сквозь, через) или *генетически модифицированными организмами (ГМО)*.

В 1983 г. были получены первые трансгенные организмы — культурные растения табака и петуньи. Эти работы проводились учёными одновременно в Бельгии, Германии и США. Сейчас трансгенные растения выращиваются на сельскохозяйственных площадях во многих странах мира (рис. 275).

Рис. 275. Мировые сельскохозяйственные площади, занятые под выращивание трансгенных культур: сои, кукурузы, хлопчатника, рапса

Учёные создают трансгенные организмы с целью проявления у них новых хозяйственно ценных признаков. Например, при встраивании гена бактерии тюрингской бациллы (*Bacillus thuringiensis*), ответственного за выработку δ-эндотоксина, в генотип культурного картофеля получены так называемые *Bt*-растения картофеля (от названия вида бактерии), ядовитые для растительноядных насекомых, но безвредные для других животных и человека. Так был найден эффективный и экологически безопасный способ защиты культурного картофеля от его вредителя — колорадского жука.

Получены трансгенные растения, устойчивые к гербицидам — ядам, применяемым для борьбы с сорняками. В настоящее время использование гербицидов сопряжено с рядом трудностей: универсальных препаратов не существует, т. е. каждый гербицид действует на определённые сорняки; гербициды накапливаются в почве, что угнетает развитие культурных растений и небезопасно для человека. Получение гербицидоустойчивых трансгенных культур стало выходом из сложившейся ситуации. Так, в клетки табака «вшили» гены бактерии сальмонеллы, обеспечивающие устойчивость к глифосату — наиболее часто используемому гербициду. Трансгенный табак стал невосприимчивым к этому препарату, кроме того, содержание глифосата в почве при выращивании такой генетически модифицированной культуры существенно снизилось. В настоящее время получение гербицидоустойчивых трансгенных культурных растений считается важным практическим достижением биотехнологии. В 1997 г. устойчивая к глифосату соя была признана в США сельскохозяйственным продуктом года.

Рис. 276. Трансгенный рис с геном моркови обеспечивает жителей Юго-Восточной Азии необходимым количеством витамина *A*

Предприняты попытки создания методами генной инженерии азотфиксирующих растений. Если удастся встроить в генотип сельскохозяйственных культур ген, отвечающий за выработку ферментов, превращающих у клубеньковых бактерий из рода *Rhizobium* атмосферный азот в азотистые соединения, то выращиваемые на полях сельскохозяйственные растения смогут обойтись без дополнительной подкормки азотными удобрениями.

Велико потенциальное значение трансгенных организмов для здоровья человека. Так, введение гена моркови в генотип риса уже сейчас обеспечивает потребность жителей Юго-Восточной Азии в витамине *A*, необходимом для нормального роста и зрения (рис. 276). Встраивание генов, отвечающих за выработку антител, в генотипы сельскохозяйственных растений позволит человеку в будущем обойтись без многих лекарств. При постоянном использовании таких растений в пищу организм будет получать достаточное количество антител, что создаст надёжную защиту от инфекционных болезней.

Важной задачей генной инженерии является создание трансгенных животных. На трансгенных лабораторных мышах учёные моделируют развитие и течение различных генетических болезней человека, проводят испытания лекарственных препаратов. Созданы трансгенные овцы, генотип которых содержит ген, отвечающий за синтез особого белка — фактора свёртываемости крови IX. Этот белок, вырабатываемый клетками молочной железы, выделяется из овечьего молока и используется для лечения больных гемофилией. Раньше подобный белок получали только из донорской крови. Использовать для этого трансгенных животных безопаснее, так как у них нет вирусов, например ВИЧ и гепатита, которые могут встречаться в донорской крови.

Инженерия: хромосомная, генная; рестрикционные эндонуклеазы (рестриктазы); липкие концы; плазмиды; метод рекомбинантных плазмид: рестрикция, лигирование, трансформация, скрининг; трансгенные (генетически модифицированные) организмы.

Вопросы и задания

1. В чём сущность хромосомной и генной инженерии?
2. Какие научные открытия и достижения предшествовали генной инженерии? На стыках каких научных отраслей она возникла?
3. Опишите метод рекомбинантных плазмид. Какие этапы можно выделить в создании и клонировании рекомбинантных плазмид? Каково значение этого метода?
4. Какие организмы называют трансгенными или генетически модифицированными? Для чего учёные создают трансгенные, или генетически модифицированные, организмы? Приведите примеры трансгенных организмов.
5. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Биотехнология и её практическое значение

Направления биотехнологии	Основные области практического применения	Примеры

Дополнительная информация

У генной инженерии есть свои сторонники и противники. Первые утверждают, что человечество в ближайшем будущем не сможет обойтись без трансгенных организмов, более продуктивных и устойчивых к болезням и вредителям, чем обычные сорта, породы и штаммы. Это особенно важно, так как размер мировых площадей, пригодных для занятия сельским хозяйством, достиг своего предела, а численность населения земного шара продолжает расти. Кроме того, экологические последствия применения ядохимикатов в борьбе с болезнями и вредителями могут оказаться для природы и человека гораздо более опасными, чем выращивание и использование в пищу трансгенных сельскохозяйственных культур.

Противники генной инженерии в качестве своих главных аргументов приводят факты аллергических реакций человека на некоторые произведённые из трансгенных культур генетически модифицированные продукты (ГМ-продукты). Помимо этого, на их взгляд, чрезвычайно трудно будет предсказать экологические последствия, например, одичания и превращения в сорняки устойчивых к болезням и вредителям культурных трансгенных растений.

ГМ-продукты уже появились на прилавках крупных супермаркетов. Они не отличаются от обычных продуктов ни внешним видом, ни вкусом, ни запахом. Поэтому вводится их маркировка. В России с 2002 г. маркировка ГМ-продуктов является обязательной. Она должна присутствовать на этикетках всей пищевой продукции, полученной из ГМО и содержащей в своём составе более 5 % таких

Рис. 277. Овечка Долли со своим первенцем — малышкой Бонни

компонентов. При этом маркировка должна наноситься на этикетку (упаковку) в виде следующей информации: «генетически модифицированная продукция», или «продукция, полученная из генетически модифицированных источников», или «продукция содержит компоненты из генетически модифицированных источников».

Есть противники и у метода искусственного оплодотворения человека. Они считают, что преодоление бесплодия путём оплодотворения яйцеклеток «в пробирке» — пример эксперимента на людях, что в обществе всегда строго осуждалось. Следовательно, по этическим соображениям такие эксперименты должны быть запрещены. Некоторые учёные полагают, что искусственное оплодотворение сопровождается нарушением структуры хромосом, следствием чего может стать рост числа наследственных заболеваний. Вызывают возражения и эксперименты по клонированию. Так, знаменитая овечка Долли (рис. 277) быстро состарилась и умерла от болезни суставов — артрита, вызванного, по мнению учёных, сбоем в реализации наследственной программы организма. Поэтому во многих странах эксперименты по клонированию животных и человека запрещены.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 14

Изучение биохимических процессов внутри клетки, установление природы наследственности и раскрытие механизмов молекулярных взаимодействий клеточных органоидов положили начало биотехнологии — прикладной науке, использующей биологические системы и процессы в различных областях сельского хозяйства, промышленности и медицины.

Наиболее значительные практические достижения биотехнологии связаны с инженерной энзимологией и микробиологической технологией. С помощью иммобилизованных ферментов получают компоненты для пищевой промышленности, а в микробиологической технологии используют штаммы микроорганизмов для получения белка, витаминов, гормонов и др.

Большой научный интерес и практическое значение имеют клеточная технология и инженерия, связанные с культивированием клеток и тканей на питательных средах *in vitro* (в пробирке), их гибридизацией и реконструкцией, клонированием высокопродуктивных организмов.

Целенаправленное изменение наследственности организмов, создание новых генетических конструкций, связанное с переносом целых хромосом и отдельных генов из одного организма в другой, стало возможным благодаря хромосомной и генной инженерии — перспективным направлением биотехнологии.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Иммобилизованные ферменты и инженерная энзимология.
2. Практические достижения микробиологической технологии.
3. Клеточные и тканевые культуры.
4. Методы генной инженерии.
5. Биотехнология и медицина.
6. Пищевая биотехнология в домашних условиях.
7. Клонирование организмов: за и против.
8. Перспективные направления генной инженерии.
9. Генетически модифицированные организмы (ГМО) и ГМ-продукты.
10. Экологические и этические проблемы генной инженерии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вы закончили изучать в 10-м классе биологию на профильном уровне; узнали об основных принципах организации и функционирования биологических систем: клетки, организма; познакомились с химическим составом, микроскопическим строением эукариотной, прокариотной клеток и вирусов; изучили биологические процессы, протекающие в биологических системах, обусловленные обменом веществ, превращением энергии и реализацией генетической информации; рассмотрели структурно-функциональную организацию многоклеточных организмов; процессы роста и воспроизведения клеток, тканей и органов; закономерности наследственности и изменчивости; основные этапы, методы и достижения в создании человеком сортов, пород и штаммов культурных форм организмов; использование биологических объектов и процессов в различных отраслях промышленности, сельского хозяйства и медицины.

Все эти биологические знания помогут вам свободно ориентироваться в том многообразии живой природы, которое окружает человека, выработать понимание смысла и назначения биологических знаний для повседневной жизни и вашей будущей профессиональной деятельности.

В современной биологии есть немало проблем, решение которых будет иметь огромное значение для будущего. В их числе более глубокое познание строения и функционирования биологических макромолекул; молекулярного механизма включения генов; регуляции и координации внутриклеточных, тканевых и организменных процессов; индивидуального развития организма и влияния на него факторов окружающей среды; управляемого белкового биосинтеза, промышленной микробиологии, клеточной и генной инженерии.

Много вопросов и проблем современной биологии ждёт своего решения. В значительной степени это будет зависеть от вас. Хочется надеяться, что знания, приобретённые вами при изучении биологии в 10-м классе, помогут продолжить изучение биологических систем и процессов в 11-м классе.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

ГЛАВА 1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ, ПРОЦЕССЫ И ИХ ИЗУЧЕНИЕ

§1. Организация биологических систем 5
§2. Разнообразие биологических систем и процессов 10
§3. Изучение биологических систем и процессов 15

ГЛАВА 2. ЦИТОЛОГИЯ — НАУКА О КЛЕТКЕ

§4. История открытия и изучения клетки. Клеточная теория 22
§5. Методы изучения клетки 28

ГЛАВА 3. ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

§6. Химический состав клетки. Вода и минеральные вещества 35
§7. Белки. Состав и строение белков 41
§8. Свойства и функции белков 50
§9. Углеводы 54
§10. Липиды 58
§11. Нуклеиновые кислоты. АТФ 62

ГЛАВА 4. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

§12. Плазматическая мембрана. Клеточная стенка 69
§13. Цитоплазма и одномембранные органоиды клетки 77
§14. Полуавтономные органоиды клетки 83
§15. Немембранные органоиды клетки 88
§16. Ядро. Прокариотная клетка 91

ГЛАВА 5. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

§17. Ассимиляция и диссимиляция — две стороны обмена веществ 96
§18. Ферментативные реакции. Ферменты 100
§19. Пластический обмен. Фотосинтез 106
§20. Хемосинтез 116
§21. Энергетический обмен 118
§22. Реакции матричного синтеза 124
§23. Биосинтез белка 129
§24. Регуляция обменных процессов в клетке 134

ГЛАВА 6. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ

§25. Клеточный цикл и его периоды 139
§26. Матричный синтез ДНК 141
§27. Хромосомы. Хромосомный набор клетки 146
§28. Деление клетки. Митоз 149

ГЛАВА 7. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ОРГАНИЗМОВ

§29. Организм как единое целое 154
§30. Ткани и органы 160
§31. Опора тела организмов 166
§32. Движение организмов 171
§33. Питание организмов 177
§34. Дыхание организмов 183
§35. Транспорт веществ у организмов 187
§36. Выделение у организмов 192
§37. Защита организмов 197
§38. Раздражимость и регуляция у организмов 202

ГЛАВА 8. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

§39. Формы размножения организмов 208
§40. Мейоз 212
§41. Гаметогенез у животных 219
§42. Оплодотворение и эмбриональное развитие животных 223
§43. Рост и развитие животных 231
§44. Размножение и развитие растений 236
§45. Неклеточные формы жизни — вирусы 243

ГЛАВА 9. ГЕНЕТИКА — НАУКА О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ ОРГАНИЗМОВ

§46. История становления и развития генетики 249
§47. Основные генетические понятия и символы 254
§48. Методы генетики 257

ГЛАВА 10. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

§49. Моногибридное скрещивание 260
§50. Полное и неполное доминирование 264
§51. Анализирующее скрещивание 272
§52. Дигибридное скрещивание 275
§53. Сцепленное наследование признаков 279
§54. Генетика пола 285

§ 55. Множественное действие и взаимодействие генов 290
§ 56. Взаимодействие неаллельных генов 294

ГЛАВА 11. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

§ 57. Изменчивость признаков 301
§ 58. Модификационная изменчивость 307
§ 59. Наследственная изменчивость 310
§ 60. Генотипические мутации 314
§ 61. Закономерности мутационного процесса 319

ГЛАВА 12. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

§ 62. Геном человека 326
§ 63. Методы изучения генетики человека 331
§ 64. Наследственные заболевания человека 339
§ 65. Значение генетики для медицины 343

ГЛАВА 13. СЕЛЕКЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

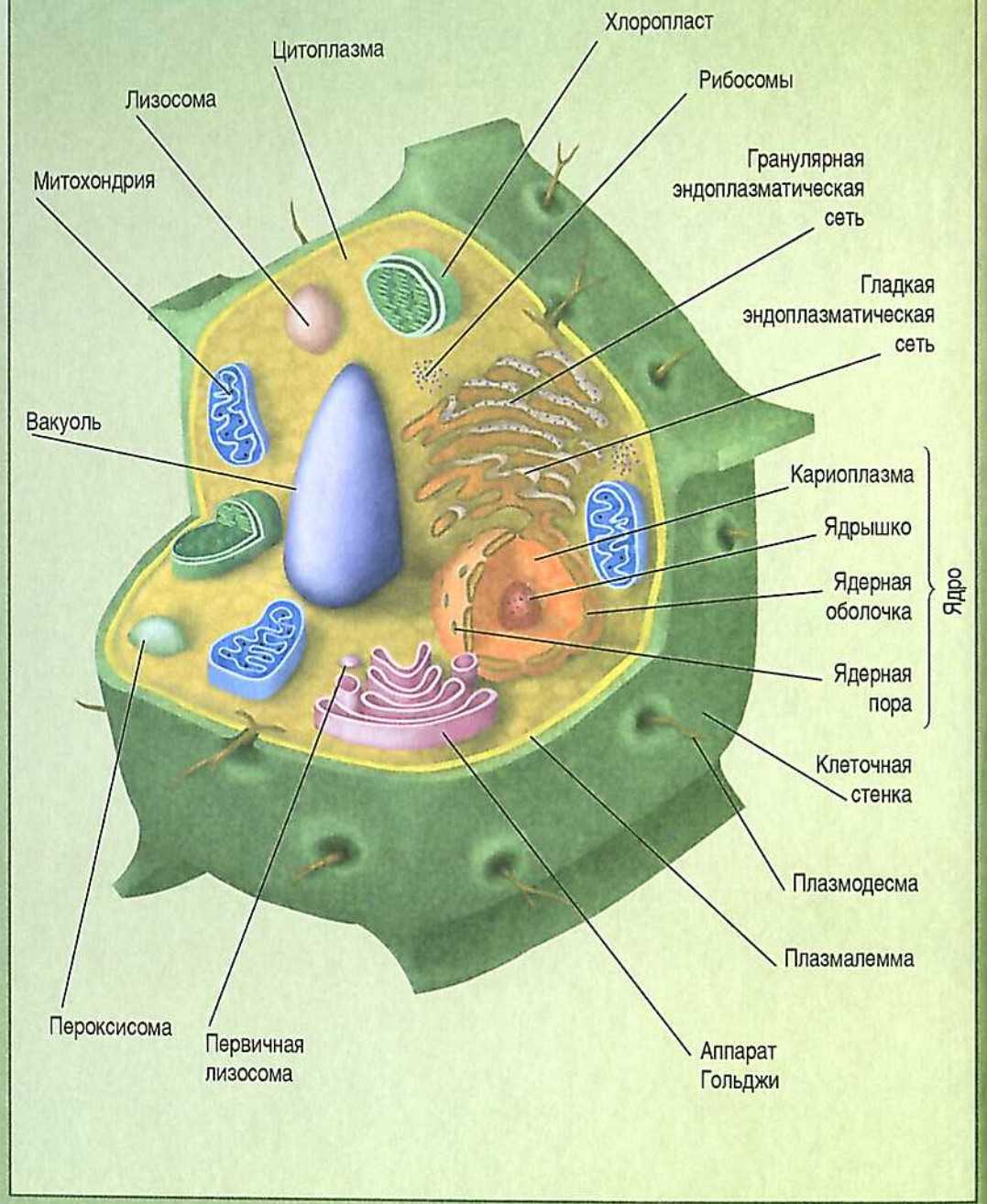
§ 66. Селекция как процесс и наука 347
§ 67. Искусственный отбор 353
§ 68. Экспериментальный мутагенез. Получение полиплоидов 358
§ 69. Внутривидовая гибридизация. Гетерозис 363
§ 70. Отдалённая гибридизация 367

ГЛАВА 14. БИОТЕХНОЛОГИЯ

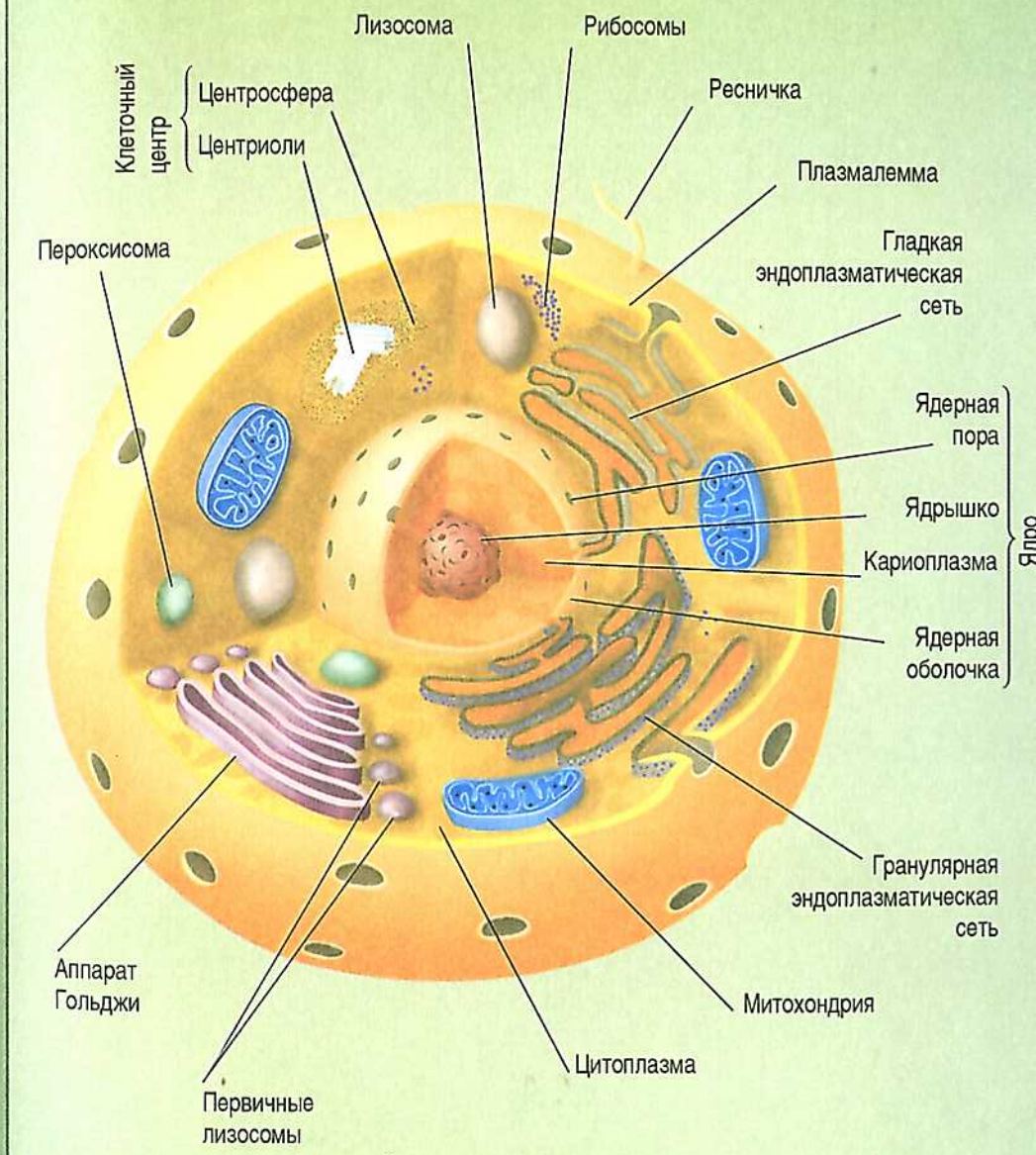
§ 71. Биотехнология как отрасль производства 374
§ 72. Микробиологическая технология 378
§ 73. Клеточная технология и инженерия 382
§ 74. Хромосомная и генная инженерия 389

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 397

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

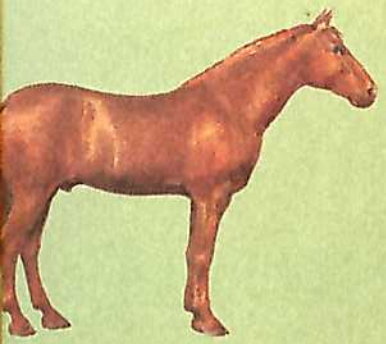


ЖИВОТНАЯ КЛЕТКА



ПОРОДЫ

истокровная верховая

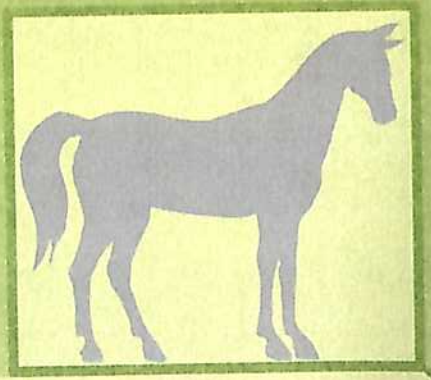


Русская рысистая

ргентинская фалабелла

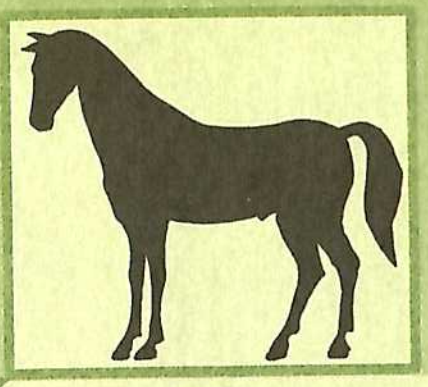
ДОМИНАНТНЫЙ ЭПИСТАЗ

P



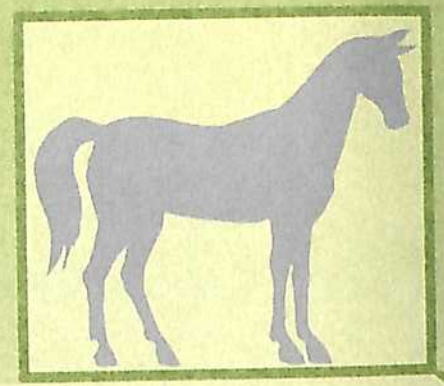
CC bb

X



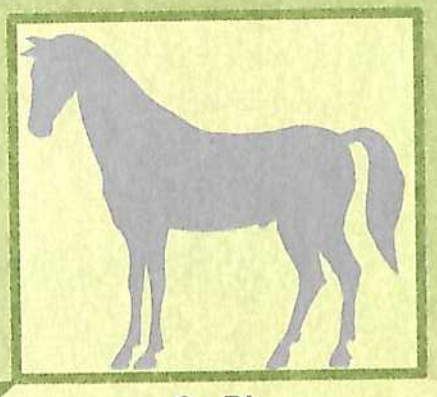
cc BB

F_1



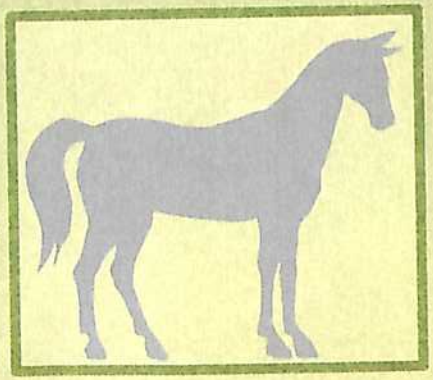
Cc Bb

X

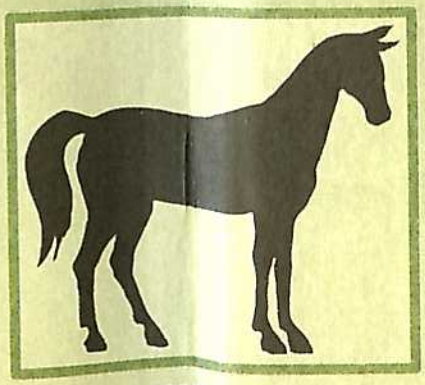


Cc Bb

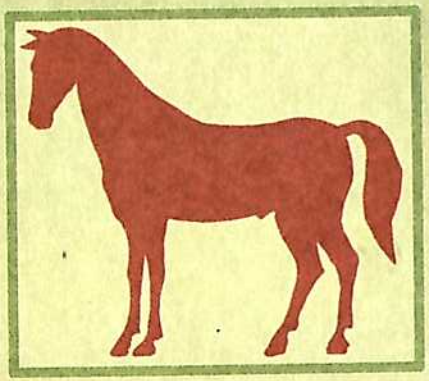
F_2



12/16 C_B_



3/16 cc B_



1/16 cc bb

ПОРОДЫ

Будёновская

Русская тяжеловозная

Шотландский пони