гии в конце учебника дан список дополнительной литературы.

Учебный материал в книге состоит из разделов, включающих главы; внутри большинства глав имеется, как правило, несколько параграфов, в которых рассматриваются те или иные конкретные темы. В завершение параграфа приведено резюме на английском языке. В качестве дополнительного учебного материала в текст пособия включены небольшие двуязычные словари, позволяющие изучить биологическую терминологию на русском и английском языках и повторить пройденный материал. Рубрики «Опорные точки» и «Вопросы для повторения» позволят вам еще раз обратить внимание на важнейшие положения пройденного материала. Используя словарный запас словаря и резюме, вы сможете без особого труда перевести на английский язык текст «Опорных точек». Рубрика «Вопросы для обсуждения» содержит два-три вопроса, для ответа на которые в ряде случаев необходимо привлечение дополнительной литературы. Их можно использовать для факультативного или углубленного изучения темы. С этой же целью в конце каждой главы обозначены «Проблемные области» и «Прикладные аспекты» изученного учебного материала.

Завершает каждую главу перечень основных положений, необходимых для запоминания, а также задания для самостоятельной работы на основе полученных знаний.

Авторы выражают благодарность М. Т. Григорьевой за подготовку английского текста, а также Ю. П. Дашкевичу, профессору Н. М. Черновой и доктору медицинских наук А. Г. Мустафину за ценные замечания, сделанные ими при подготовке второго издания.

Академик РАЕН, профессор В. Б. Захаров

Введение

Биология — наука о жизни. Ее название возникло из сочетания двух греческих слов: bios (жизнь) и logos (слово, учение). Биология изучает строение, проявления жизнедеятельности, среду обитания всех живых организмов: бактерий, грибов, растений, животных, человека.

Живое на Земле представлено необычайным разнообразием форм, множеством видов живых существ. В настоящее время уже известно около 600 тыс. видов растений, более 2,5 млн видов животных, большое количество видов грибов и прокариот, населяющих нашу планету. Ученые постоянно обнаруживают и описывают новые виды, как существующие в современных условиях, так и вымершие в минувшие геологические эпохи.

Раскрытие общих свойств живых организмов и объяснение причин их многообразия, выявление связей между строением и условиями окружающей среды относятся к основным задачам биологии. Важное место в этой науке занимают вопросы возникновения и законы развития жизни на Земле — эволюционное учение. Понимание этих законов является основой научного мировоззрения и необходимо для решения практических задач.

Биологию подразделяют на отдельные науки по предмету изучения.

Так, микробиология изучает мир бактерий; ботаника исследует строение и жизнедеятельность представителей царства растений; зоология — царства животных и т. д. Вместе с тем развиваются области биологии, изучающие общие свойства живых организмов: генетика — закономерности наследования признаков, биохимия — пути превращения органических молекул, экология — взаимоотношения популяций с окружающей средой. Функции живых организмов изучает физиология.

В соответствии с уровнем организации живой материи выделились такие научные дисциплины, как молекулярная биология, цитология — учение о клетке, гистология — учение о тканях и т. д.

Биология использует самые различные методы. Один из важнейших — исторический, служащий основой осмысления получаемых фактов. К традиционным относится описательный метод; широко используются инструментальные методы: микроскопия (светооптическая и электронная), электрография, радиолокация и др.

В самых различных областях биологии все больше возрастает значение пограничных дисциплин, связывающих биологию с другими науками — физикой, химией, математикой, кибернетикой и др. Так возникли биофизика, биохимия, бионика.

Возникновение жизни и функционирование живых организмов обусловлены естественными законами. Познание этих законов позволяет не только составить точную картину мира, но и использовать их для практических целей.

Достижения биологии последнего времени привели к возникновению принципиально новых направлений в науке, ставших самостоятельными разделами в комплексе биологических дисциплин. Так, раскрытие молекулярного строения структурных единиц наследственности (генов) послужило основой для создания генной инженерии. С помощью ее методов создают организмы с новыми, в том числе и с не встречающимися в природе, комбинациями наследственных признаков и свойств. Практическое применение достижений современной биологии уже в настоящее время позволяет получать промышленным путем значительные количества биологически активных веществ.

На основе изучения взаимоотношений между организмами созданы биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Многие приспособления живых организмов послужили моделями для конструирования эффективных искусственных сооружений и механизмов. В то же время незнание или игнорирование законов биологии приводит к тяжелым последствиям как для природы, так и для человека. Настало время, когда от поведения каждого из нас зависит сохранность окружающего мира. Хорошо отрегулировать двигатель автомобиля, предотвратить сброс ядовитых отходов в реку, предусмотреть в проекте гидроэлектростанции обводные каналы для рыбы, удержаться от желания собрать букет полевых цветов — все

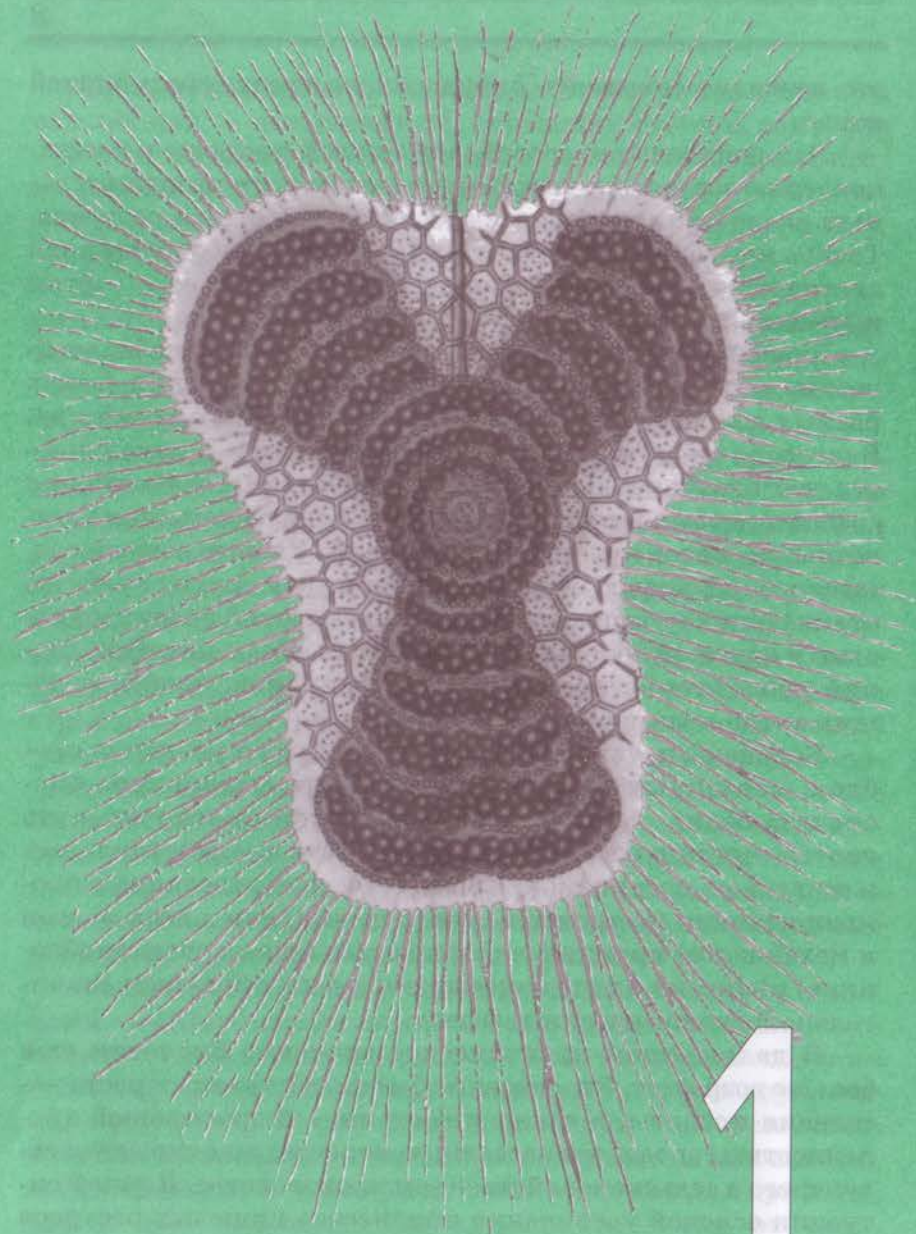
это позволит сохранить окружающую среду, среду нашей жизни.

Исключительная способность живой природы к восстановлению создала иллюзию ее неуязвимости к разрушительным воздействиям человека, безграничности ее ресурсов. Теперь мы знаем, что это не так. Поэтому вся хозяйственная деятельность человека сейчас должна строиться с учетом принципов организации биосферы.

Значение биологии для человека огромно. Общебиологические закономерности используются при решении самых разных вопросов во многих отраслях народного хозяйства. Благодаря знанию законов наследственности и изменчивости достигнуты большие успехи в сельском хозяйстве при создании новых высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений. Ученые вывели сотни сортов зерновых, бобовых, масличных и других культур, отличающихся от предшественников высокой продуктивностью и другими полезными качествами. На основе этих знаний проводится селекция микроорганизмов, продуцирующих антибиотики.

Большое значение в биологии придается решению проблем, связанных с выяснением тонких механизмов биосинтеза белка, тайн фотосинтеза, которые откроют путь синтезу органических пищевых веществ вне растительных и животных организмов. Кроме того, использование в промышленности (в строительстве, при создании новых машин и механизмов) принципов организации живых существ (бионика) приносит в настоящее время и даст в будущем значительный экономический эффект.

В дальнейшем практическое значение биологии еще больше возрастет. Это связано с быстрыми темпами роста населения планеты, а также с постоянно возрастающей численностью городского населения, непосредственно не участвующего в сельскохозяйственном производстве. В такой ситуации основой увеличения количества пищевых ресурсов может быть лишь интенсификация сельского хозяйства. Важную роль в этом процессе будет играть выведение новых высокопродуктивных форм микроорганизмов, растений и животных, а также рациональное, научно обоснованное использование природных богатств.



РАЗДЕЛ 1



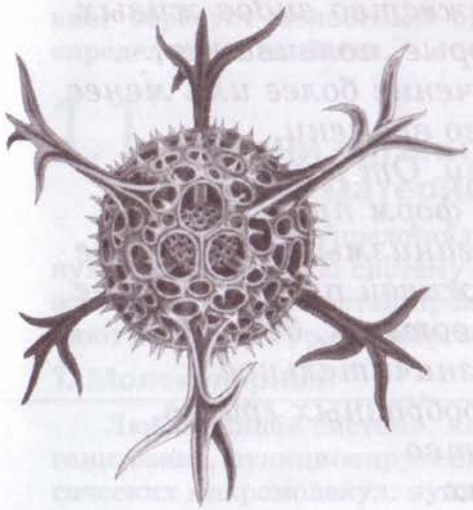


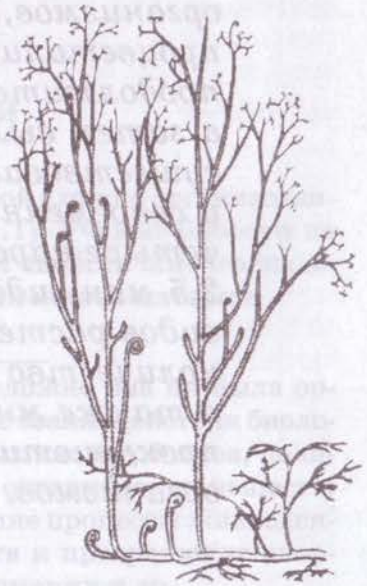
Происхождение и начальные этапы развития жизни на Земле

Человек всегда стремился познать окружающий его мир и определить то место, которое он в нем занимает. Как возникли современные животные и растения? Что привело к их поразительному разнообразию? Каковы причины исчезновения фауны и флоры далеких от нас времен? Каковы дальнейшие пути развития жизни на Земле?

Вот лишь несколько вопросов из того огромного количества загадок, решение которых всегда волновало человечество.

Одна из них — самое начало жизни. Вопрос о происхождении жизни во все времена, на протяжении всей истории человечества имел не только познавательный интерес, но и огромное значение для формирования мировоззрения людей.







Глава 1

Многообразие живого мира. Основные свойства живой материи

Полна, полна чудес могучая природа.
А. С. Пушкин

Первые живые существа появились на нашей планете около 3 млрд лет назад. От этих ранних форм возникло бесчисленное множество видов живых организмов, которые, появившись, процветали в течение более или менее продолжительного времени, а затем вымирали. От ранее существовавших форм произошли и современные организмы, образующие четыре царства живой природы: более 2,5 млн видов животных, 600 тыс. видов растений, значительное количество разнообразных грибов, а также множество прокариотических организмов.

Мир живых существ, включая человека, представлен биологическими системами различной структурной организации и разного уровня соподчинения, или согласованности. Известно, что все живые организмы состоят из клеток. Клетка, например, может быть и отдельным организмом, и частью многоклеточного растения или животного. Она бывает довольно просто устроенной, как бактериальная, или значительно более сложно, как клетки одноклеточных животных — Простейших. Как бактериальная клетка, так и клетка Простейших представляет целый организм, способный выполнять все функции, необходимые для обеспечения жизнедеятельности. А вот клетки, входящие в состав многоклеточного организма, специализированы, т. е. могут осуществлять только одну какую-либо функцию и не способны самостоятельно существовать вне организма. У многоклеточных организмов взаимосвязь и взаимозависимость многих клеток приводит к созданию нового качества, неравнозначного простой их сумме. Элементы организма — клетки, ткани и органы — в сумме еще не представляют собой целостный организм. Лишь соединение их в исторически сложившемся в процессе эволюции порядке, их взаимодействие, образует целостный организм, которому присущи определенные свойства.

1.1. Уровни организации живой материи

Живая природа представляет собой сложно организованную иерархическую систему (рис. 1.1). Ученые-биологи на основании особенностей проявления свойств живого выделяют несколько уровней организации живой материи.

1. Молекулярный

Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, функционирует на уровне взаимодействия биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, а также других важных органических веществ. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

2. Клеточный

Клетка — структурная и функциональная единица, а также единица размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле. Неклеточных форм жизни нет, а существование вирусов лишь подтверждает это правило, так как они могут проявлять свойства живых систем только в клетках.

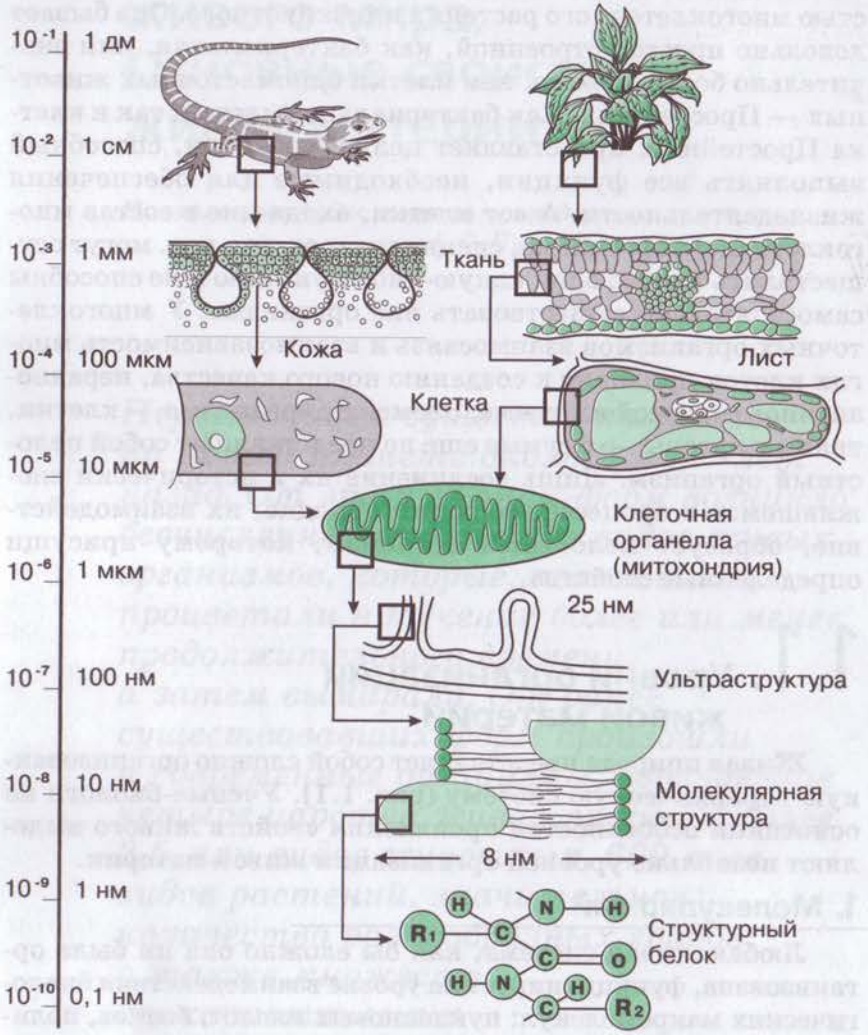


Рис. 1.1. *Уровни организации живой материи (на примере отдельного организма). Организм, как и вся живая природа, построен по иерархическому принципу*

3. Тканевый

Ткань представляет собой совокупность сходных по строению клеток и межклеточного вещества, объединенных выполнением общей функции.

4. Органный

У большинства животных орган — это структурно-функциональное объединение нескольких типов тканей. Например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань, которые вместе выполняют целый ряд функций. Среди них наиболее важная — защитная.

5. Организменный

Организм представляет собой целостную одноклеточную или многоклеточную живую систему, способную к самостоятельному существованию. Многоклеточный организм образован совокупностью тканей и органов, специализированных на выполнении различных функций.

6. Популяционно-видовой

Совокупность организмов одного и того же вида, объединенная общим местом обитания, создает популяцию как систему надорганизменного порядка. В этой системе осуществляются простейшие, элементарные эволюционные преобразования.

7. Биогеоценотический

Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной сложности организации со всеми факторами конкретной среды их обитания — компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. Он включает: неорганические и органические вещества, автотрофные и гетеротрофные организмы. Основные функции биогеоценоза — аккумуляция и перераспределение энергии.

8. Биосферный

Биосфера — самый высокий уровень организации жизни на нашей планете. В ней выделяют *живое вещество* — совокупность всех живых организмов, *неживое*, или *косное*, ве-

щество и *биокосное вещество*. По ориентировочным оценкам биомасса живого вещества составляет около $2{,}5 \cdot 10^{12}$ т. Причем биомасса организмов, обитающих на суше, на 99,2% представлена зелеными растениями. На биосферном уровне происходят круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов, обитающих на Земле.

Summary



Every living organism represents a multilevel system with a different rate of complexity and coordination. All the signs of vital activity — metabolism, transformation of energy, and transference of genetic information — start with interactions of macromolecules. However, only the cell, where the processes of interactions between molecules are in the spatial order, can be considered as structural and function as a unit of living organisms. In multicellular bodies coordinated activity of many cells enables the appearance of qualitatively new formations — tissues and organs, specialized to definite functions of the organism.

Опорные точки



1. **Органические молекулы составляют основную массу сухого вещества клетки.**
2. **Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение и передачу наследственной информации во всех клетках.**
3. **В основе процессов метаболизма лежат взаимодействия органических молекул друг с другом.**
4. **Клетка является наименьшей структурно-функциональной единицей организации живых организмов.**
5. **Возникновение тканей и органов у многоклеточных животных и растений ознаменовало специализацию частей организма по выполняемым функциям.**
6. **Интеграция органов в системы привела к еще большему усилению функций организма.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое органические молекулы и какова их роль в обеспечении процессов метаболизма в живых организмах?
2. В чем заключаются принципиальные различия клеток живых организмов, относящихся к различным царствам природы?
3. В чем сущности цитологических, гистологических и анатомических методов исследования живой материи?
4. Что называют биогеоценозом?
5. Как можно охарактеризовать биосферу Земли?
6. Какие метаболические процессы протекают на уровне биосферы? В чем их принципиальное значение для живых организмов, обитающих на нашей планете?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Неорганические соединения **Inorganic combinations**	**А.** Биологические объекты разной степени сложности, имеющие несколько уровней организации. Представляя собой совокупность взаимосвязанных элементов, обладают свойствами целого. Biological objects of different levels of complexity and organization; although formed by different interrelated elements, they have all the properties of the whole.

2. Органические соединения **Organic combinations**	**Б.** Высокомолекулярные органические соединения, мономерами которых являются более простые органические молекулы. High molecular organic combinations, formed from simpler organic monomers.
3. Биополимеры **Biopolymers**	**В.** Соединения углерода с другими элементами, встречающиеся преимущественно в живых организмах, из которых построено их тело. Compounds, formed by carbon together with other elements, that are found mostly in the living organisms and are the structural substances of their bodies.
4. Клетка **Cell**	**Г.** Совокупность сходных по строению клеток и межклеточного вещества, связанных выполнением общих функций. A whole complex of cells, similar in their structure, and of intercellular substances, interconnected for implementation of definite common functions.
5. Ткань **Tissue**	**Д.** Совокупность пространственно изолированных тканей, специализированная на выполнении определенных функций. A whole complex of spatially isolated tissues, specialized in definite functions of an organism.
6. Орган **Organ**	**Е.** Структурно-функциональная единица, а также единица развития всех живых организмов. A structural and functional unit, as well as a unit of development in all the living organisms.

7. Биологическая система **Biological system**	**Ж.** Элементы и образуемые ими простые и сложные вещества, кроме соединений углерода, встречающиеся в больших количествах вне живых организмов. Elements and formed with them simple and complex substances, except carbonic ones, that are found in large amount out of living organisms.

Вопросы для обсуждения

? Как вы считаете, в чем заключается необходимость выделения различных уровней организации живой материи?

Укажите критерии выделения различных уровней организации живой материи.

Какова сущность основных свойств живого на разных уровнях организации?

Чем отличаются биологические системы от объектов неживой природы?

1.2. Критерии живых систем

Рассмотрим подробнее критерии, отличающие живые системы от объектов неживой природы, и основные характеристики процессов жизнедеятельности, выделяющие живое вещество в особую форму существования материи.

Особенности химического состава. В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение различных элементов в живом и неживом неодинаково. Элементный состав неживой природы наряду с кислородом представлен в основном кремнием, железом, магнием, алюминием и т. д. В живых организмах 98% химического состава приходится на четыре элемента — углерод, кислород, азот и водород. Однако в живых телах эти элементы участвуют в образовании

сложных органических молекул, распространение которых в неживой природе принципиально иное как по количеству, так и по существу. Подавляющее большинство органических молекул окружающей среды представляют собой продукты жизнедеятельности организмов.

В живом веществе содержится несколько основных групп органических молекул, характеризующихся определенными специфическими функциями и в большинстве своем представляющих собой нерегулярные полимеры. Во-первых, это нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, свойства которых обеспечивают явления наследственности и изменчивости, а также самовоспроизведение. Во-вторых, это белки — основные структурные компоненты и биологические катализаторы. В-третьих, углеводы и жиры — структурные компоненты биологических мембран и клеточных стенок, главные источники энергии, необходимой для обеспечения процессов жизнедеятельности. И наконец, огромная группа разнообразных так называемых «малых молекул», принимающих участие в многочисленных и разнообразных процессах метаболизма в живых организмах.

Метаболизм. Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой, поглощая из нее вещества, необходимые для питания, и выделяя продукты жизнедеятельности.

В неживой природе также существует обмен веществами, однако при небиологическом круговороте веществ они главным образом просто переносятся с одного места на другое или меняется их агрегатное состояние: например, смыв почвы, превращение воды в пар или лед.

В отличие от обменных процессов в неживой природе у живых организмов они имеют качественно иной уровень. В круговороте органических веществ самыми существенными стали процессы превращения веществ — процессы синтеза и распада.

Живые организмы поглощают из окружающей среды различные вещества. Вследствие целого ряда сложных химических превращений вещества из окружающей среды перестраиваются в вещества, свойственные данному живому организму. Эти процессы называют *ассимиляцией* или *пластическим обменом*.

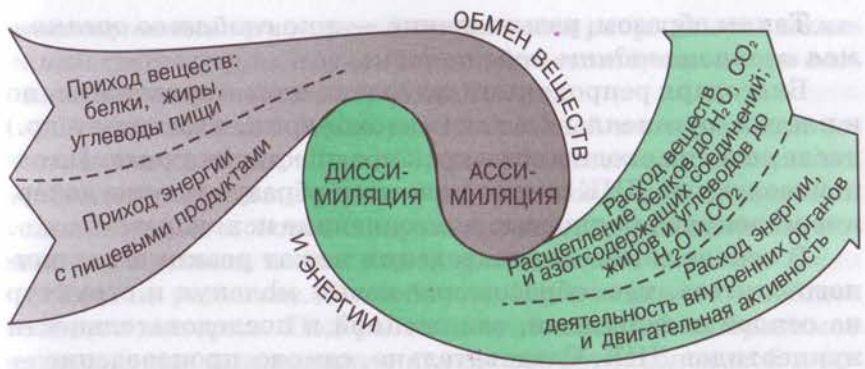


Рис. 1.2. *Обмен веществ и превращение энергии на уровне организма*

Другая сторона обмена веществ — процессы *диссимиляции*, в результате которых сложные органические соединения распадаются на простые, при этом утрачивается их сходство с веществами организма и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют *энергетическим обменом* (рис. 1.2).

Обмен веществ обеспечивает *гомеостаз* организма, т. е. неизменность химического состава и строения всех частей организма и, как следствие, постоянство их функционирования в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

Единый принцип структурной организации. Все живые организмы, к какой бы систематической группе они ни относились, имеют *клеточное строение*. Клетка, как уже указывалось выше, является единой структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех обитателей Земли.

Репродукция. На организменном уровне самовоспроизведение, или репродукция, проявляется в виде бесполого или полового размножения особей. При размножении живых организмов потомство обычно похоже на родителей: кошки воспроизводят котят, собаки — щенят. Из семян тополя опять вырастает тополь. Деление одноклеточного организма — амебы — приводит к образованию двух амеб, полностью схожих с материнской клеткой.

Таким образом, **размножение** — *это свойство организмов воспроизводить себе подобных.*

Благодаря репродукции не только целые организмы, но и клетки, органеллы клеток (митохондрии, пластиды и др.) после деления сходны со своими предшественниками. Из одной молекулы ДНК при ее удвоении образуются две дочерние молекулы, полностью повторяющие исходную.

В основе самовоспроизведения лежат реакции матричного синтеза, т. е. образование новых молекул и структур на́ основе информации, заложенной в последовательности нуклеотидов ДНК. Следовательно, самовоспроизведение — одно из основных свойств живого, тесно связанное с явлением наследственности.

Наследственность. Наследственность заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Признаком называют любую особенность строения на самых различных уровнях организации живой материи, а под свойствами понимают функциональные особенности, в основе которых лежат конкретные структуры. Наследственность обусловлена специфической организацией генетического вещества (*генетического аппарата*) — **генетическим кодом.** Под генетическим кодом понимают такую организацию молекул ДНК, при которой последовательность нуклеотидов в ней определяет порядок аминокислот в белковой молекуле. Обеспечивается явление наследственности стабильностью молекул ДНК и воспроизведением ее химического строения (редупликацией) с высокой точностью. Наследственность обеспечивает материальную преемственность (поток информации) между организмами в ряду поколений.

Изменчивость. Это свойство как бы противоположно наследственности, но вместе с тем тесно связано с ней, так как при этом изменяются наследственные задатки — гены, определяющие развитие тех или иных признаков. Если бы репродукция матриц — молекул ДНК — всегда происходила с абсолютной точностью, то при размножении организмов осуществлялась бы преемственность только существовавших прежде признаков, и приспособление видов к меняющимся условиям среды оказалось бы невозможным. Следовательно, **изменчивость** — *это способность организмов приобретать новые признаки и свойства в результате изменений структуры наследственного материала или возникновения новых комбинаций генов.*

Изменчивость создает разнообразный материал для естественного отбора, т. е. отбора наиболее приспособленных особей к конкретным условиям существования в природных условиях. А это, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

Рост и развитие. Способность к развитию — всеобщее свойство материи. Под развитием понимают необратимое направленное закономерное изменение объектов живой и неживой природы. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта, вследствие которого изменяется его состав или структура. Развитие живой формы существования материи представлено *индивидуальным развитием,* или **онтогенезом,** и *историческим развитием,* или **филогенезом.**

На протяжении онтогенеза постепенно и последовательно проявляются индивидуальные свойства организмов. В основе этого лежит поэтапная реализация наследственных программ. Развитие сопровождается ростом. Независимо от способа размножения все дочерние особи, образующиеся из одной зиготы или споры, почки или клетки, получают по наследству только генетическую информацию, т. е. возможность проявить те или иные признаки. В процессе развития возникает специфическая структурная организация индивида, а увеличение его массы обусловлено репродукцией макромолекул, элементарных структур клеток и самих клеток.

Филогенез, или эволюция, — это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Результатом эволюции является все многообразие живых организмов на Земле.

Раздражимость. Любой организм неразрывно связан с окружающей средой: извлекает из нее питательные вещества, подвергается воздействию неблагоприятных факторов среды, вступает во взаимодействие с другими организмами и т. д. В процессе эволюции у живых организмов выработалось и закрепилось свойство избирательно реагировать на

внешние воздействия. Это свойство носит название *раздражимости*. Всякое изменение окружающих организм условий среды представляет собой по отношению к нему раздражение, а его реакция на внешние раздражители служит показателем его чувствительности и проявлением раздражимости.

Реакция многоклеточных животных на раздражение осуществляется через посредство нервной системы и называется *рефлексом*.

Организмы, не имеющие нервной системы, например простейшие или растения, лишены и рефлексов. Их реакции, выражающиеся в изменении характера движения или роста, принято называть *таксисами* или *тропизмами*, прибавляя при их обозначении название раздражителя. Например, фототаксис — движение в направлении к свету; хемотаксис — перемещение организма по отношению к концентрации химических веществ. Каждый род таксиса может быть положительным или отрицательным в зависимости от того, действует раздражитель на организм притягивающим или отталкивающим образом.

Под тропизмами понимают определенный характер роста, который свойствен растениям. Так, гелиотропизм (от греч. helios — Солнце) означает рост наземных частей растений (стебля, листьев) по направлению к Солнцу, а геотропизм (от греч. geo — Земля) — рост подземных частей (корней) в направлении к центру Земли.

Для растений характерны также *настии* — движения частей растительного организма, например движение листьев в течение светового дня, зависящее от положения Солнца на небосводе, раскрытие и закрытие венчика цветка и т. д.

Дискретность. Само слово дискретность произошло от латинского discretus, что означает прерывистый, разделенный. Дискретность — всеобщее свойство материи. Так, из курса физики и общей химии известно, что каждый атом состоит из элементарных частиц, что атомы образуют молекулу. Простые молекулы входят в состав сложных соединений или кристаллов и т. д.

Жизнь на Земле также проявляется в виде дискретных форм. Это означает, что отдельный организм или иная биологическая система (вид, биоценоз и др.) состоит из отдельных изолированных, т. е. обособленных или ограниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство. Например, любой вид организмов включает отдельные особи. Тело высокоорганизованной особи образует пространственно ограниченные органы, которые, в свою очередь, состоят из отдельных клеток. Энергетический аппарат клетки представлен отдельными митохондриями, аппарат синтеза белка — рибосомами и т. д. вплоть до макромолекул, каждая из которых может выполнять свою функцию, лишь будучи пространственно изолированной от других.

Дискретность строения организма — основа его структурной упорядоченности. Она создает возможность постоянного самообновления его путем замены «износившихся» структурных элементов (молекул, ферментов, органоидов клетки, целых клеток) без прекращения выполняемой функции. Дискретность вида предопределяет возможность его эволюции путем гибели или устранения от размножения неприспособленных особей и сохранения индивидов с полезными для выживания признаками.

Авторегуляция. Это способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность течения физиологических процессов — *гомеостаз*. При этом недостаток поступления каких-либо питательных веществ из окружающей среды мобилизует внутренние ресурсы организма, а избыток вызывает запасание этих веществ. Подобные реакции осуществляются разными путями благодаря деятельности регуляторных систем — нервной, эндокринной и некоторых других. Сигналом для включения той или иной регулирующей системы может быть изменение концентрации какого-либо вещества или состояния какой-либо системы.

Ритмичность. Периодические изменения в окружающей среде оказывают глубокое влияние на живую природу и на собственные ритмы живых организмов.

В биологии под ритмичностью понимают периодические изменения интенсивности физиологических функций и фор-

мообразовательных процессов с различными периодами колебаний (от нескольких секунд до года и столетия). Хорошо известны суточные ритмы сна и бодрствования у человека; сезонные ритмы активности и спячки у некоторых млекопитающих (суслики, ежи, медведи) и многие другие (рис. 1.3).

Ритмичность направлена на согласование функций организма с окружающей средой, т. е. на приспособление к периодически меняющимся условиям существования.

Энергозависимость. Живые тела представляют собой «открытые» для поступления энергии системы. Это понятие заимствовано из физики. Под «открытыми» системами понимают динамические, т. е. не находящиеся в состоянии покоя системы, устойчивые лишь при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне. Таким образом, живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступает материя в виде пищи из окружающей среды и энергия. Следует отметить, что живые организмы в отличие от объектов неживой природы ограничены от окружающей среды оболочками (наружная клеточная мембрана у одноклеточных, покровная ткань у многоклеточных). Эти оболочки затрудняют обмен веществ между организмом и внешней средой, сводят к минимуму потери вещества и поддерживают пространственное единство системы.

Таким образом, живые организмы резко отличаются от объектов физики и химии — неживых систем — своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую ступень развития материи.

Многочисленные определения сущности жизни можно свести к двум основным. Согласно первому, жизнь определяется субстратом — носителем ее свойств, например белком. Вторая группа определений оперирует совокупностью специфических физико-химических процессов, характерных для живых систем. Классическое определение Ф. Энгельса: **«Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь,**

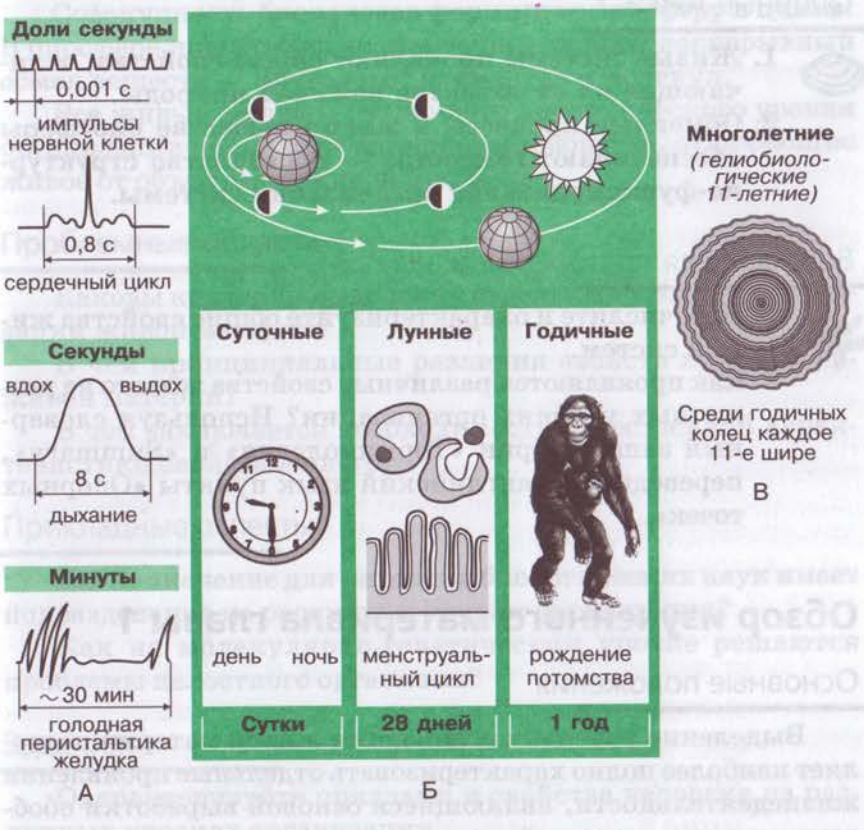


Рис. 1.3. *Ритмичность в живой природе:*
А — *амплитуда колебаний биологических ритмов,*
Б — *суточные, месячные и годовые ритмы,*
В — *многолетние ритмы*

что приводит к разложению белка» — лишь формально может быть отнесено к первой категории, так как Энгельс имел в виду не собственно белки, а структуры, содержащие белок. С другой стороны, обмен веществ также не может служить единственным критерием жизни, да и сам нуждается в объяснении при посредстве жизни.

В самом общем виде жизнь можно определить как активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры.

Опорные точки



1. **Живые системы проявляют общие свойства, отличающие их от объектов неживой природы.**
2. **Обменные процессы в живом веществе биосферы обеспечивают гомеостаз — постоянство структурно-функциональной организации системы.**

Вопросы для повторения и задания



1. Перечислите и охарактеризуйте общие свойства живых систем.
2. Как проявляются различные свойства живого на различных уровнях организации? Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Обзор изученного материала главы 1

Основные положения

Выделение уровней организации живой материи позволяет наиболее полно характеризовать отдельные проявления жизнедеятельности, являющиеся основой выработки обобщенных представлений о жизни.

Основа всех явлений жизни — процессы межмолекулярного взаимодействия органических соединений.

Метаболические процессы локализованы в определенных компартментах клетки — структурно-функциональной единице всего живого.

В многоклеточных организмах клетки образуют ткани, из них формируются органы, которые выстраивают тело.

Организм, или особь, представляет собой самостоятельную, свободно существующую в сообществе себе подобных и других организмов биологическую систему, обладающую определенным генотипом.

Виды живых организмов интегрированы в сообщества — биоценозы, в которых виды связаны пищевыми и многими другими взаимодействиями.

Совокупность биоценозов формирует биосферу в целом. В биосфере живые организмы осуществляют непрерывный обмен веществ — круговорот элементов и молекул.

Все живые системы различного иерархического уровня организации проявляют одинаковые свойства, отличающие живое от объектов неживой природы.

Проблемные области

Каковы критерии выделения отдельных уровней организации живой материи?

В чем принципиальные различия свойств живой и неживой материи?

В чем заключается необходимость качественной характеристики свойств живого?

Прикладные аспекты

Какое значение для развития биологических наук имеет подразделение на различные уровни организации?

Как на молекулярно-генетическом уровне решаются проблемы целостного организма?

Задания

Охарактеризуйте признаки и свойства человека на различных уровнях организации.

Сравните сущность процессов обмена веществ в неживой природе и метаболизма.

Сформулируйте определение понятия «жизнь».

Глава 2

Возникновение жизни на Земле

Часто утверждают, что в настоящее время имеются все условия для возникновения примитивных живых существ, которые имелись когда-то. Но если бы сейчас в каком-либо теплом маленьком водоеме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфаты и доступном воздействию света, тепла, электричества и т. п., химически образовался белок, способный к дальнейшим все более сложным превращениям, то этот белок немедленно был бы разрушен или поглощен, что было невозможно в период до возникновения живых существ.

Чарлз Дарвин

Из этой главы вы узнаете, что вопрос о происхождении жизни на Земле, а также, вероятно, и на других планетах иных звездных систем волновал человека с той поры, как он начал осознавать себя Человеком, стал познавать себя и окружающий мир. Первые попытки теоретического разрешения вопроса о происхождении жизни на Земле восходят к глубокой древности и носят отпечаток тех общих воззрений на живую природу, которые свойственны каждой эпохе. Вы познакомитесь с современными представлениями о возникновении жизни; узнаете, какие вопросы остаются неразрешенными до настоящего времени.

2.1. История представлений о возникновении жизни

Многотысячелетняя история Homo sapiens знала не одну гипотезу о путях возникновения жизни и о месте человека в системе живых существ.

В этом вопросе с древности существуют две противоположные точки зрения, одна из которых утверждает возможность происхождения живого из неживого — **теория абиогенеза;** другая — **теория биогенеза** — отрицает самопроизвольное зарождение жизни. Последнее воззрение при дальнейшем развитии приводит к выводу, что жизнь столь же стара, как и неживая материя. Вокруг этих двух направлений и происходила борьба в вопросе о возникновении жизни на всем протяжении истории науки.

Современные воззрения позволяют только поставить этот спор на строго научную почву и тем самым обосновать правильность теории абиогенеза. Они дают возможность наметить те факторы, которые привели к превращению неживой материи в живую, и те пути эволюции веществ, которые могли привести к возникновению живого.

2.1.1. Представления древних и средневековых философов

Общий уровень знаний в древнем мире был невысок, и господствовавшие в то время представления отличались своей фантастичностью. Особенно это относится к такому явлению, как размножение. Так, греческий философ Эмпедокл (V в. до н. э.) приписывал деревьям способность нести яйца. Неудивительно поэтому, что даже такой крупный ученый, как Аристотель (IV в. до н. э.), высказывал аналогичные, нелепые с нашей точки зрения, взгляды. Незнание способов размножения многих животных и растений служило, по-видимому, причиной того, что для них считалась возможной способность возникновения живых существ из мертвых остатков или из неорганических веществ. Например, вшам Аристотель приписывает происхождение из мяса, клопам — из соков тела животных, а дождевым червям — из ила прудов.

Взгляды на происхождение жизни в средние века следует также расценивать как следствие невежества, которое по мере накопления положительного знания уступало место более правильным представлениям. Однако, поскольку авторитет Аристотеля поддерживался средневековой церковью, идея самопроизвольного зарождения господствовала в умах длительное время и направляла средневековых алхимиков на поиски рецепта искусственного превращения неживого вещества в живую материю. Сюда относятся рецепты приготовления мышей из пшеницы при помощи «фермента», исходящего от грязной рубашки; приготовление человека из гниющих жидкостей человеческого тела — мочи и крови, а также многие другие.

В более позднее время открытие микроскопа расширило представления о строении организма и показало сложность строения таких, например, существ, как насекомые, которые до того причислялись к просто устроенным организмам. Соответственно этому была взята под сомнение и сама возможность их зарождения из неживого.

Первые опыты в этом направлении были проведены итальянским ученым Ф. Реди (середина XVII в.). Он накрыл мясо кисеей, не ограничивающей доступ воздуха, и показал, что при этом на мясе не появляется личинок мясной мухи, которая обычно откладывает оплодотворенные яйца на гниющем мясе. Таким образом, и для этих насекомых оказался справедливым принцип *«все живое — из живого»*. Чрезвычайно важны в этом отношении взгляды английского ученого В. Гарвея (XVII в.). В результате изучения размножения организмов он провозгласил принцип *«все живое — из яйца»*. Правда, и Гарвей отдал дань представлениям своей эпохи, допуская возможность самозарождения для таких животных, как насекомые или черви.

С другой стороны, благодаря микроскопу было открыто существование огромного числа мельчайших живых существ, организованных еще проще, чем насекомые, черви и другие из ранее известных животных. К этому следует добавить еще микроорганизмы, в огромных количествах заселяющие растворы органических веществ. Все эти обстоятельства благоприятствовали тому, что идея самозарождения получила кажущееся подкрепление.

Среди работ этого направления следует отметить первые по времени экспериментальные исследования ирландского священника Д. Нидгема (1748), который закупоривал колбы, наполненные питательным раствором, и подвергал их нагреванию на тлеющих углях. Высокая температура, по мнению автора, должна была убить все зародыши, которые могли бы проникнуть в колбу извне. Тем не менее спустя несколько дней в колбах в изобилии появлялись микроорганизмы, что служило для Нидгема неопровержимым доказательством их зарождения из неживой материи.

Взгляды и исследования Нидгема нашли широкий отклик среди ученых того времени и долго еще служили опорой **теории самозарождения**. Многие ученые повторяли и модифицировали опыты ирландского священника, но не всегда получали одинаковые результаты.

2.1.2. Работы Л. Пастера

Окончательное поражение воззрениям о самозарождении нанесли блестящие исследования французского микробиолога Л. Пастера, проведенные в семидесятых годах XIX столетия. Успех этих работ был подготовлен всем предшествующим развитием проблемы.

Пастер придал своим заключениям исключительную убедительность благодаря прекрасно задуманным и осуществленным им экспериментам. Последние имели целью не только доказать правильность положений теории автора, но и выявить ошибки его противников и вскрыть причины отдельных неудач его предшественников.

Пастер заполнял баллон питательной средой, а шейке колбы придавал S-образную форму. Кипячением из баллона выгонялся воздух, который при остывании жидкости возвращался обратно. Микроорганизмы из воздуха при этом оседали на изгибе шейки, и жидкость в баллоне оставалась стерильной неопределенно долго. Стоило только отрезать шейку колбы, как через несколько дней в жидкости появлялись бактерии. Появления их можно было также добиться, наклоняя баллон и смывая микроорганизмы, осевшие в изгибе трубки.

Работы Пастера явились переломным моментом в истории учения о происхождении жизни. Вопрос о самозарожде-

нии в том виде, в каком он был поставлен, разрешился в отрицательном смысле, и принцип «все живое — из живого» для всех известных существ мог по праву считаться справедливым и не знающим ни одного исключения.

Вопрос о происхождении жизни, однако, не был разрешен опытами Пастера — он был только заново поставлен, но на этот раз вполне научно. Тому способствовали расширение и углубление представлений о жизни, особенно учение о клетке как основе жизни, и развитие физико-химических наук. После работ Пастера в области исследований о происхождении жизни ни микроорганизмы вообще, ни даже наиболее просто устроенные их представители не рассматриваются больше как источники появления в современных условиях более сложных живых существ. Вопрос этот переносится на клетку с ее сложным химическим составом и строением. Проблема получает более конкретную формулировку, ибо ставится вопрос не только о происхождении простейшей клетки, но и о возможности ее искусственного создания из неорганических веществ.

Наряду с этим вновь появились старые представления о непрерывности и вечности жизни, также вооруженные новейшими достижениями в области биологии, астрономии и физики.

2.1.3. Теории вечности жизни

Теории вечности жизни в современном виде возникли почти одновременно с появлением работ Л. Пастера и на первый взгляд являются логическим выводом из последних.

Одной из первых подобных теорий следует признать теорию панспермии, в основной своей форме провозглашенную немецким ученым Г. Рихтером в 1865 г. Согласно теории Рихтера, жизнь на Земле не возникала из неорганических веществ, а была занесена с других планет. В связи с этим естественно возникал вопрос о том, насколько возможно такое перенесение жизни с одной планеты на другую через огромные пространства, их разделяющие. Доводы в пользу возможности такого хода событий черпались в области физики, и неудивительно поэтому, что защитниками этой теории явились в первую очередь представители этой науки, выдающиеся ученые Г. Гельмгольц, В. Томсон, С. Аррениус, П. Лазарев и др.

Вопрос сводился к двум основным пунктам: при помощи каких сил может происходить перенос зародышей жизни с одной планеты на другую и могут ли эти зародыши сохранять жизнеспособность во время путешествия по космическому пространству?

Согласно представлениям Томсона и Гельмгольца, споры бактерий и других микроорганизмов могли быть занесены на Землю с метеоритами. Современные же сторонники теории панспермии полагают, что основная масса органических веществ, явившихся материалом, из которого возникали живые существа, доставлена на планету с метеоритами.

Лабораторные исследования вскоре продемонстрировали высокую устойчивость живых организмов к неблагоприятным воздействиям. Например, длительное выдерживание спор и семян растений в жидком кислороде или азоте удавалось без нарушения их жизнеспособности.

Теория панспермии не может, однако, служить для разрешения вопроса о происхождении жизни, она лишь пытается объяснить появление жизни на Земле, но не ее первичное возникновение. В этом смысле она только отодвигает проблему, не разрешая ее. Развитием подобных представлений можно считать теории вечности жизни, одна из которых выдвинута немецким ученым В. Прейером в 1880 г. и нашедшая отклик со стороны академика В. И. Вернадского, автора учения о биосфере.

По Прейеру, проблемы происхождения жизни вообще нет. Он рассматривает жизнь как существующую вечно. Более того, он ставит вопрос о происхождении неживого из живого, ему предшествовавшего во времени. Соответственно этому ученый рассматривал раскаленные массы формировавшегося земного шара как гигантские живые организмы со своим особым обменом веществ. По мере остывания Земли эти массы распадались на части, которые не могли вновь слиться и поэтому выпадали из жизненного круговорота. Они-то и составляли неорганическую природу.

2.1.4. Материалистические теории происхождения жизни

Проблема происхождения жизни для теорий вечности жизни не существует по той простой причине, что эти теории стирают различия, существующие между живым и неживым. Поскольку эти теории исходят из единства комплекса *живое — неживое*, для них не существует и вопроса о происхождении одного от другого. Совсем иначе обстоит дело, если принять наличие специфических различий между живой и неживой материей — в этом случае сам собой возникает вопрос о возникновении этих различий. Разрешение настоящего вопроса, естественно, неразрывно связано с теми представлениями, которые существуют о природе различий между неживой материей и живыми организмами.

Правильная постановка этого вопроса стала возможной лишь после исследований Л. Пастера и в связи с расширением и углублением самого понятия **живого.** Особенное значение в истории проблемы имела теория немецкого ученого Э. Пфлюгера (1875).

Вопрос о происхождении жизни для Пфлюгера, как и для современных ученых, сводился к вопросу о происхождении белковых веществ и о той внутренней их организации, которая составляет характерное отличие белков живой «протоплазмы». Автор соответственно разбирает различия между «живым» и «мертвым» белком, из которых основное заключается в неустойчивости «живого» белка, его способности к изменениям в отличие от инертного «мертвого» белка. Эти свойства «живого» белка во времена Пфлюгера приписывали наличию в молекуле белка кислорода. Это воззрение в настоящее время считается устаревшим. Из других представлений о различиях между «живым» и «мертвым» белком ученый останавливается на содержании в молекуле «живого» белка группы циана (CN), и соответственно этому он пытается создать представление о происхождении этого основного для белковой молекулы радикала. В соответствии с этим, исследователь считает, что цианистые соединения возникли еще в то время, когда Земля представляла собой расплавленную или раскаленную массу. Именно при этих

температурах в лаборатории удается получить указанные соединения искусственным путем. Впоследствии, при охлаждении земной поверхности, соединения циана с водой и с другими химическими веществами привели к образованию белковых веществ, наделенных «жизненными» свойствами.

В теории Пфлюгера, в настоящее время устаревшей, ценным является материалистический подход к проблеме происхождения жизни и выделение белка как важнейшей составной части протоплазмы. Происхождение белковых веществ можно представить себе и иначе. И действительно, вскоре после Пфлюгера появились другие попытки подойти к разрешению этого вопроса с биохимической стороны. Одной из таких попыток является теория английского ученого Дж. Эллена (1899).

Первое появление азотистых соединений на Земле, в противоположность Пфлюгеру, Эллен приурочивает к тому периоду, когда пары воды вследствие охлаждения сгустились в воду и покрыли поверхность Земли. В воде были растворены соли металлов, имеющие первостепенное значение для образования и деятельности белка. В ней же содержалось известное количество углекислоты, которая вступала в соединение с оксидами азота и с аммиаком. Последние могли образоваться при электрических разрядах, имевших место в атмосфере, содержащей азот.

Уже эти теории, относящиеся к концу прошлого столетия, ясно намечают основное направление, по которому и в настоящее время идет развитие проблемы возникновения живого.

Опорные точки

1. **Представления древних людей о возникновении жизни носили вначале стихийно-материалистический характер.**
2. **В процессе развития цивилизации сменяли друг друга материалистические и идеалистические воззрения.**
3. **Первые попытки объяснить возникновение жизни на Земле с научной точки зрения известны из глубокой древности.**

Вопросы для повторения и задания

1. Каковы основы и сущность жизни по мнению древнегреческих философов?
2. В чем заключается смысл опытов Ф. Реди?
3. Опишите опыты Л. Пастера, доказывающие невозможность самозарождения жизни в современных условиях.
4. Что собой представляют теории вечности жизни?
5. Какие материалистические теории возникновения жизни вам известны?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

2.2. Современные представления о возникновении жизни

Вопрос о происхождении живого, естественно, не может быть разрешен, если неизвестны основные признаки или свойства жизни. Только имея в распоряжении известные представления о составе, строении и процессах, протекающих в организме, можно попытаться создать представление о тех условиях, при которых могла бы возникнуть жизнь, и тех путях, которые могли привести к ее появлению. Это, бесспорно, самый сложный вопрос современной биологии, особенно если учесть, что возникновение жизни восходит к отдаленным периодам истории Земли, мало доступным изучению.

Попробуем представить себе место биологической эволюции в общем процессе развития материального мира. Для этого необходимо проследить пути преобразования вещества с самого начала — с образования неорганических веществ в космическом пространстве и формирования планетных систем.

2.2.1. Эволюция химических элементов в космическом пространстве

Что собой представляет межзвездное пространство? Какие процессы протекают в нем? Ответ на эти и многие другие вопросы лежит на стыке двух наук — химии и астрономии.

Спектроскопия — важнейшая точка соприкосновения астрономии и химии. Анализ света, излучаемого звездами, дает богатые сведения об их химическом составе. Исследование спектров позволяет не только идентифицировать химические элементы, но дает также и другую информацию. Например, сравнивая интенсивность линий одного и того же элемента, можно измерить температуру источника, а содержание каждого элемента можно найти, измеряя относительную интенсивность его главных спектральных линий.

С конца XIX в. было зарегистрировано более 2 млн спектров примерно 15 тыс. звезд и Солнца. На основе их изучения был сделан вывод, что всюду во Вселенной существуют одни и те же химические элементы и выполняются одни и те же физические законы (табл. 2.1).

Таблица 2.1

Содержание во Вселенной некоторых из наиболее распространенных элементов (по сравнению с числом атомов водорода)

Атомы	Относительное содержание (число атомов)	Атомы	Относительное содержание (число атомов)
Натрий	17	Магний	290
Гелий	1400000	Водород	10000000
Литий	0,003	Алюминий	19
Углерод	3000	Фосфор	3
Азот	910	Калий	0,8
Кислород	6800	Аргон	42
Неон	2800	Кальций	17

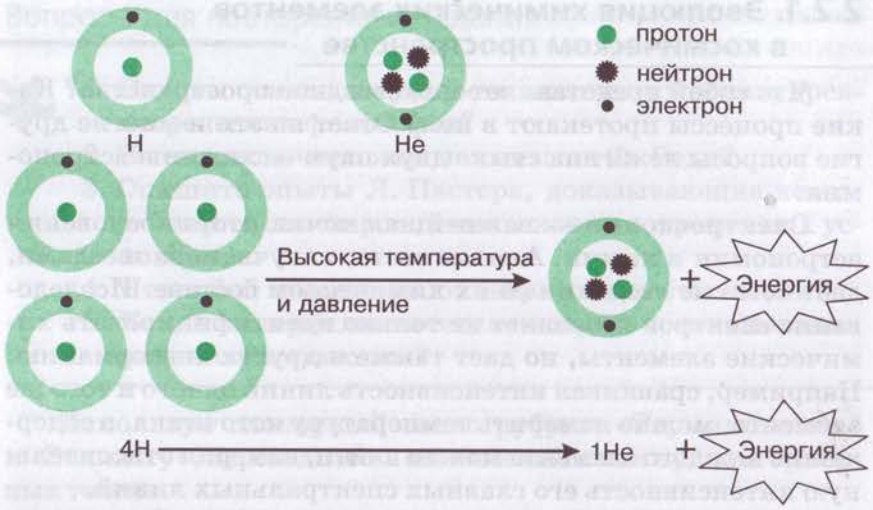


Рис. 2.1. *Реакции ядерного синтеза можно видеть на примере слияния атомов водорода, в результате чего образуется атом гелия*

Водород — наиболее часто встречающийся и самый простой элемент. Его атом состоит из одного протона и одного электрона. Если первичное вещество Вселенной составлял исключительно водород, то можно объяснить не только наличие, но и распространенность всех остальных элементов в настоящее время. В такой первичной Вселенной, состоящей из чистого водорода, образовались звезды. Они являются довольно крупными гравитационно-связанными скоплениями вещества, в ходе образования которых температура повышается настолько, что начинают протекать ядерные реакции. Основной ядерной реакцией является слияние ядер атомов водорода. В этой реакции водород превращается в гелий с выделением энергии (рис. 2.1). Масса ядра атома гелия, состоящего из двух протонов и двух нейтронов, точно измерена и составляет 4,0026 атомной единицы массы (а.е.м.). При давлении и температуре, достаточно высоких для того, чтобы началась реакция слияния водородных атомов, четыре атома водорода сливаются в один атом гелия. Но масса одного атома водорода равна 1,0079 а.е.м., и, следовательно, четыре его атома имеют массу 4,0316 а.е.м. Разность между

массой четырех атомов водорода и массой одного атома гелия равна 0,029 а. е. м. — это очень небольшое число, но именно оно движет Вселенной. По закону сохранения массы и энергии эта разность масс превращается в энергию излучения.

Согласно уравнению Эйнштейна, энергия равна массе, умноженной на квадрат скорости света. Превращение водорода в гелий сопровождается небольшой потерей массы — 0,7% на каждый атом гелия — и высвобождением колоссального количества энергии.

Дальнейшее взаимодействие элементов приводит к возникновению других элементов. Очевидно, что реакции последних между собой выражаются в образовании более сложных молекул и их комплексов — пылевых частиц. Газы и пылевые частицы образуют в космическом пространстве скопления газово-пылевой материи.

Примером такого скопления может служить гигантская туманность в созвездии Ориона. Эту туманность в районе «меча» Ориона можно видеть в бинокль. Она имеет около 15 световых лет в диаметре и содержит такое количество газа и пыли, которого достаточно для образования 100000 звезд размером с наше Солнце. Одна из многих туманностей в нашей галактике — Млечный Путь, диаметр которой около 100000 световых лет. Туманность Ориона, отстоящая от нас на расстояние около 1500 световых лет, является ближайшей к нам туманностью.

2.2.2. Образование планетных систем

Ученые полагают, что туманности являются этапом формирования галактик или крупных звездных систем. В моделях теорий такого типа планеты представляют собой побочный продукт образования звезд. Эта точка зрения, впервые высказанная в XVIII в. И. Кантом и позднее развитая П. Лапласом, Д. Койпером, Д. Альвеном и Р. Камероном, подтверждается целым рядом свидетельств.

Молодые звезды обнаруживаются внутри туманностей — областей относительно концентрированного межзвездного газа и пыли, размеры которых составляют несколько световых лет. Туманности встречаются по всей нашей галактике; полагают, что звезды и связанные с ними планетные системы образуются внутри этих громадных облаков материи.

С помощью спектроскопии было показано, что межзвездное вещество состоит из газов — водорода, гелия и неона — и пылевых частиц, имеющих размеры порядка нескольких микрон и состоящих из металлов и других элементов. Поскольку температура очень низка (10—20 К), все вещество, кроме упомянутых газов, находится в замерзшем состоянии на пылевых частицах. Более тяжелые элементы и некоторое количество водорода ведут свое происхождение от звезд предшествующих поколений; некоторые из этих звезд взорвались как сверхновые, вернув в межзвездную среду оставшийся водород и обогатив ее образованными в их недрах более тяжелыми элементами.

Средняя концентрация газа в межзвездном пространстве — всего 0,1 атома H/см^3, тогда как концентрация газа в туманностях приблизительно 1000 атомов H/см^3, т. е. в 10000 раз больше. (В 1 см^3 воздуха содержится примерно $2{,}7 \cdot 10^{19}$ молекул.)

Когда газово-пылевое облако становится достаточно большим в результате медленного оседания и слипания (аккреции) межзвездного газа и пыли под действием гравитации, оно становится неустойчивым — в нем нарушается близкое к равновесию соотношение между давлением и гравитационными силами. Гравитационные силы преобладают, и поэтому облако сжимается. В ходе ранних фаз сжатия тепло, высвобождающееся при превращении гравитационной энергии в энергию излучения, легко покидает облако, поскольку относительная плотность вещества мала. По мере возрастания плотности вещества начинаются новые важные изменения. Вследствие гравитационных и других флуктуаций крупное облако дробится на облака меньшего размера, которые в свою очередь образуют фрагменты, в конечном счете по своей массе и размерам в несколько раз превышающие нашу Солнечную систему (рис. 2.2; 1—5). Такие облака называют *протозвездами*. Конечно, некоторые протозвезды массивнее, чем наша Солнечная система, они образуют более крупные и более горячие звезды, тогда как менее массивные протозвезды образуют меньшие и более холодные звезды, которые эволюционируют медленнее, чем первые. Размеры протозвезд ограничены верхним пределом, выше которого произошла бы дальнейшая фрагментация, и нижним пределом, определяемым той минимальной массой, которая требуется для поддержания ядерных реакций.

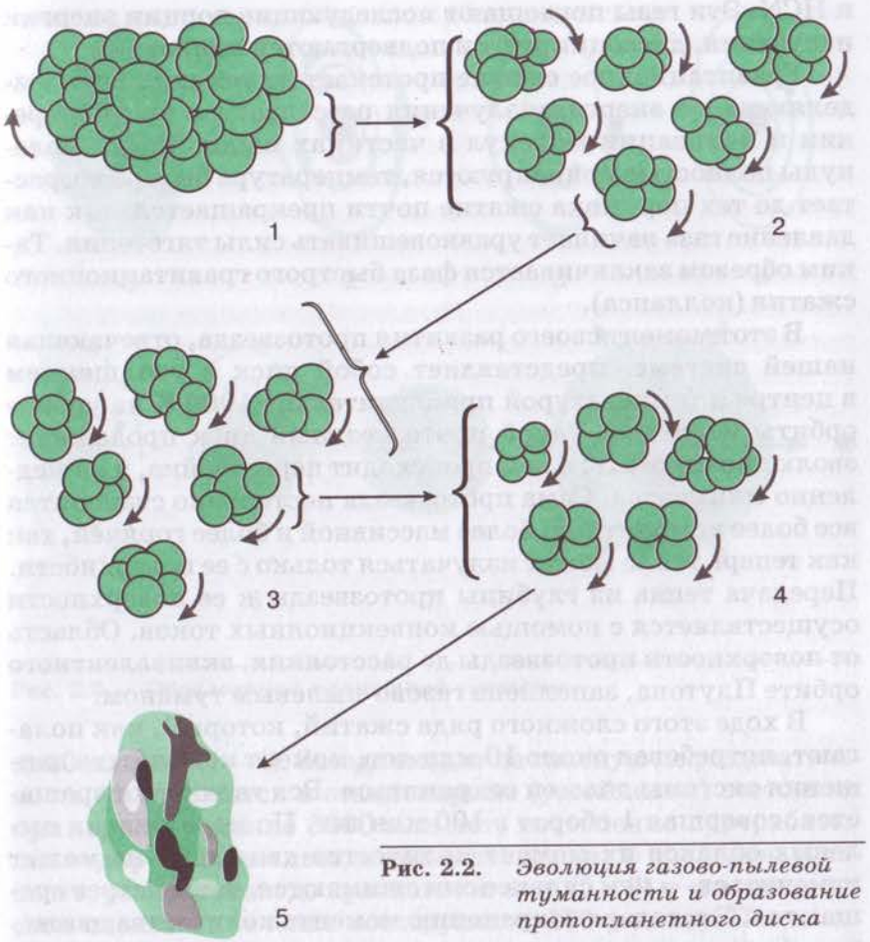


Рис. 2.2. *Эволюция газово-пылевой туманности и образование протопланетного диска*

Сначала потенциальная гравитационная энергия, превращающаяся в тепло (энергию излучения), в ходе гравитационного сжатия просто излучается наружу. Но по мере того, как плотность вещества возрастает, поглощается все большее количество энергии излучения и в результате возрастает температура. Летучие соединения, первоначально намерзшие на частицах пыли, начинают испаряться. Теперь к H_2, He и Ne примешиваются такие газы, как NH_3, CH_4, H_2O (пары)

и HCN. Эти газы поглощают последующие порции энергии излучения, диссоциируют и подвергаются ионизации.

Гравитационное сжатие протекает до тех пор, пока выделяющаяся энергия излучения рассеивается при испарении и ионизации молекул в частицах пыли. Когда молекулы полностью ионизируются, температура быстро возрастает до тех пор, пока сжатие почти прекращается, так как давление газа начинает уравновешивать силы тяготения. Таким образом заканчивается фаза быстрого гравитационного сжатия (коллапса).

В этот момент своего развития протозвезда, отвечающая нашей системе, представляет собой диск с утолщением в центре и температурой приблизительно 1000 К на уровне орбиты Юпитера. Такой протозвездный диск продолжает эволюционировать: в нем происходит перестройка, и он медленно сжимается. Сама протозвезда постепенно становится все более компактной, более массивной и более горячей, так как теперь тепло может излучаться только с ее поверхности. Передача тепла из глубины протозвезды к ее поверхности осуществляется с помощью конвекционных токов. Область от поверхности протозвезды до расстояния, эквивалентного орбите Плутона, заполнена газово-пылевым туманом.

В ходе этого сложного ряда сжатий, который, как полагают, потребовал около 10 млн лет, момент количества движения системы должен сохраняться. Вся галактика вращается, совершая 1 оборот в 100 млн лет. По мере сжатия пылевых облаков их момент количества движения не может измениться — чем сильнее они сжимаются, тем быстрее вращаются. Благодаря сохранению момента количества движения форма сжимающегося пылевого облака изменяется от сферической к дискообразной.

По мере сжатия оставшегося вещества протозвезды его температура становилась достаточно высокой для начала реакции слияния атомов водорода. С притоком большего количества энергии, благодаря этой реакции, температура становилась достаточно высокой для того, чтобы уравновесить силы дальнейшего гравитационного сжатия.

Планеты формировались из оставшихся газов и пыли на периферии протозвездного диска (рис. 2.3). Агломерация межзвездной пыли под действием гравитационного притяжения приводит к образованию звезды и планет примерно

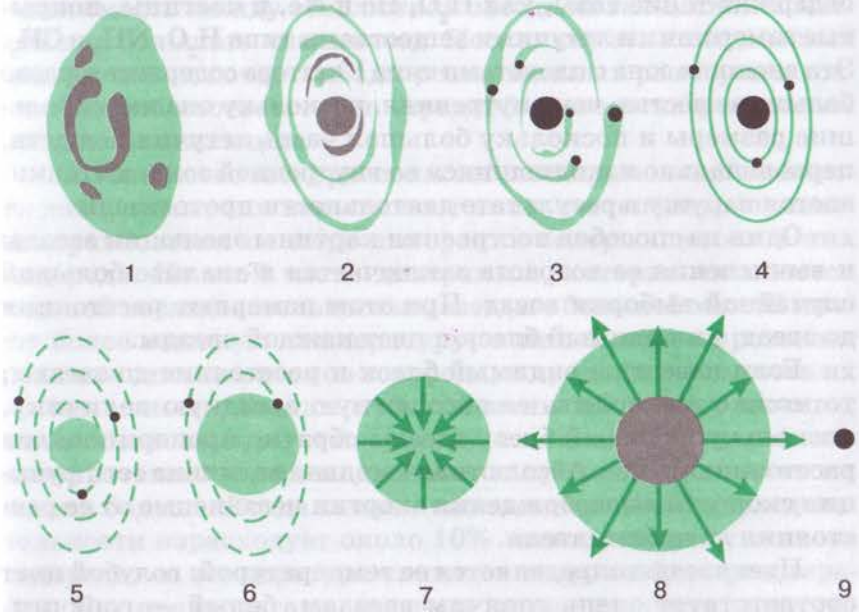


Рис. 2.3. *Образование планетной системы*

за 10 млн лет (1—4). Звезда входит на главную последовательность (4) и остается в стационарном (устойчивом) состоянии примерно в течение 8000 млн лет, постепенно перерабатывая водород. Затем звезда покидает главную последовательность, расширяется до красного гиганта (5 и 6) и «поглощает» свои планеты в течение последующих 100 млн лет. После нескольких тысяч лет пульсирования в качестве переменной звезды (7) она взрывается как сверхновая (8) и, наконец, сжимается до белого карлика (9). Хотя обычно планеты считают массивными объектами, общая масса всех планет составляет всего лишь 0,135% массы Солнечной системы.

Наши планеты и, как предполагают, планеты, образующиеся в любом протозвездном диске, располагаются в двух главных зонах. Внутренняя зона, которая в Солнечной системе простирается от Меркурия до пояса астероидов, представляет собой зону мелких планет земного типа. Здесь, в фазе медленного сжатия протозвезды, температуры настолько высоки, что испаряются металлы. Внешняя холодная зона

содержит такие газы, как H_2O, He и Ne, и частицы, покрытые замерзшими летучими веществами типа H_2O, NH_3 и CH_4. Эта внешняя зона с планетами типа Юпитера содержит гораздо больше вещества, чем внутренняя, поскольку она имеет большие размеры и поскольку большая часть летучих веществ, первоначально находившихся во внутренней зоне, выталкивается наружу в результате деятельности протозвезды.

Один из способов построения картины эволюции звезды и вычисления ее возраста заключается в анализе большой случайной выборки звезд. При этом измеряют расстояния до звезд, их видимый блеск и цвет каждой звезды.

Если известны видимый блеск и расстояние до звезды, то можно вычислить ее абсолютную звездную величину, поскольку видимый блеск звезды обратно пропорционален расстоянию до нее. Абсолютная звездная величина есть функция скорости высвобождения энергии независимо от ее расстояния до наблюдателя.

Цвет звезды определяется ее температурой: голубой цвет соответствует очень горячим звездам, белый — горячим, а красный — относительно холодным.

На рисунке 2.4 представлена диаграмма Герцшпрунга — Рессела, известная вам из курса астрономии, отражающая



Рис. 2.4. *Диаграмма Герцшпрунга — Рессела*

зависимость между абсолютной звездной величиной и цветом для большого числа звезд. Поскольку эта классическая диаграмма включает звезды всевозможных размеров и возрастов, она соответствует «средней» звезде на различных стадиях ее эволюции.

Большинство звезд располагается на прямолинейной части диаграммы; они испытывают лишь постепенные изменения равновесия по мере выгорания содержащегося в них водорода. На этой части диаграммы, которая называется главной последовательностью, звезды с большей массой имеют более высокую температуру; в них быстрее протекает реакция слияния атомов водорода, и продолжительность их жизни меньше. Звезды с массой меньшей, чем солнечная, имеют более низкую температуру, слияние водородных атомов протекает в них медленнее, и продолжительность их жизни больше. Когда какая-либо звезда главной последовательности израсходует около 10% своих исходных запасов водорода, ее температура снизится и произойдет расширение. Как предполагают, красные гиганты представляют собой «состарившиеся» звезды всех размеров, принадлежавшие ранее главной последовательности. При точном определении возраста звезды эти факторы следует принимать во внимание. Вычисления с их учетом показывают, что ни одна звезда в нашей галактике не старше 11000 млн лет. Некоторые маленькие звезды имеют этот возраст; многие более крупные звезды гораздо моложе. Самые массивные звезды могут находиться на главной последовательности не более 1 млн лет. Солнце и звезды подобных размеров находятся на главной последовательности около 10000 млн лет, прежде чем достигают стадии красных гигантов.

Опорные точки

1. **Материя находится в непрерывном движении и развитии.**
2. **Биологическая эволюция являет собой определенный качественный этап эволюции материи в целом.**
3. **Преобразования элементов и молекул в космическом пространстве происходят постоянно с очень невысокой скоростью.**

Вопросы для повторения и задания

1. Что такое реакции ядерного синтеза? Приведите примеры.
2. Как, в соответствии с гипотезой Канта—Лапласа, из газово-пылевой материи формируются звездные системы?
3. Есть ли различия в химическом составе планет одной и той же звездной системы?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

2.2.3. Первичная атмосфера Земли и химические предпосылки возникновения жизни

Придерживаясь вышеизложенной точки зрения на происхождение планетных систем, можно сделать достаточно обоснованные оценки элементного состава первичной атмосферы Земли. Частично современные взгляды основываются, конечно, на огромном преобладании в космосе водорода; оно обнаруживается также и в Солнце. В таблице 2.2 приведен элементный состав звездного и солнечного вещества.

Таблица 2.2

Элементный состав звездного и солнечного вещества

Содержание элементов (в %)	Звездное вещество	Солнечное вещество
H	81,76	87,0
He	18,17	12,9
N, C, Mg	0,38	0,33
O	0,03	0,25
Si, S, Fe	0,01	0,004
Другие элементы	0,001	0,04

Предполагается, что атмосфера первичной Земли, имевшей большую среднюю температуру, была примерно такова: до гравитационной потери водород составлял бóльшую ее часть, а главными молекулярными составляющими были

метан, вода и аммиак. Интересно сравнить элементарный состав звездного вещества с составом современной Земли и живого вещества на Земле.

Наиболее распространенными элементами в неживой природе являются водород и гелий; за ними следуют углерод, азот, кремний и магний. Заметим, что живое вещество биосферы на поверхности Земли состоит преимущественно из водорода, кислорода, углерода и азота, чего, конечно, и следовало ожидать, судя по самой природе этих элементов.

Начальная атмосфера Земли могла изменяться в результате самых различных процессов, в первую очередь в результате диффузионного ускользания водорода и гелия, составлявших значительную ее часть. Эти элементы — самые легкие, и они должны были утрачиваться из атмосферы, ибо гравитационное поле нашей планеты мало в сравнении с полем планет гигантов. Большая часть начальной атмосферы Земли должна была быть утеряна за очень короткое время; поэтому предполагается, что многие первичные газы земной атмосферы — это газы, которые были захоронены в недрах Земли и выделились вновь в результате постепенного разогрева земных пород. Первичную атмосферу Земли, вероятно, составляли органические вещества того же рода, которые наблюдаются в кометах: молекулы со связями углерод—водород, углерод—азот, азот—водород и кислород—водород. Помимо них, при гравитационном разогреве земных недр, вероятно, появлялись также водород, метан, окись углерода, аммиак, вода и т. д. Таковы те вещества, с которыми проведено большинство экспериментов по моделированию первичной атмосферы.

Что же могло в действительности происходить в условиях первичной Земли? Для того чтобы определить это, необходимо знать, какие виды энергии вероятнее всего воздействовали на ее атмосферу.

2.2.4. Источники энергии и возраст Земли

Развитие и преобразование материи без притока энергии невозможно. Рассмотрим те источники энергии, которые обусловливают дальнейшую эволюцию веществ уже не в космосе, а на нашей планете — на Земле.

Оценить роль источников энергии нелегко; при этом необходимо учитывать неравновесность условий, охлаждение продуктов реакции и степень их экранирования от источников энергии.

По-видимому, любые источники энергии (табл. 2.3) оказывали значительное влияние на преобразование веществ на нашей планете. Как это происходило? Конечно, свидетельств объективного характера просто не существует. Однако процессы, протекавшие на нашей Земле в глубокой древности, можно смоделировать. Во-первых, необходимо определить временны́е границы, а во-вторых, воспроизвести с возможной точностью условия в каждой из обсуждаемых эпох существования планеты.

Для обсуждения вопросов о происхождении жизни на Земле помимо знания источников энергии, необходимых для преобразования материи, нужно иметь и достаточно четкое представление о времени этих преобразований.

Таблица 2.3

Возможные источники энергии для первичной химической эволюции

Источник энергии	Среднее количество энергии на всю поверхность Земли ($\times 10^{20}$ кал/год)
Распад ^{40}K (в настоящее время)	0,3
Распад ^{40}K ($2{,}6 \cdot 10^9$ лет назад)	1,2
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны короче 150 нм	0,08
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны короче 200 нм	4,5
Вулканизм (лава при 1000 °C)	0,04
Удары метеоритов	0,05 (вероятно)
Молнии	0,05

Таблица 2.4

Периоды полураспада и другие данные о некоторых элементах, используемых при определении возраста Земли

Исходный элемент	Конечный элемент	Вид распада	Период полураспада (годы)
^{14}C	^{14}N	β-распад	$5{,}7 \cdot 10^3$
^{40}K	^{40}Ar ^{40}Ca	Электронный захват β-распад	$1{,}3 \cdot 10^9$
^{232}Th	^{208}Pb и 6 β-частиц	α-распад	$1{,}39 \cdot 10^{10}$
^{235}U	^{207}Pb и 7 β-частиц	То же	$7{,}13 \cdot 10^8$
^{238}U	^{206}Pb и 8 β-частиц	То же	$4{,}51 \cdot 10^{10}$

Развитие физических наук в настоящее время предоставило биологам несколько эффективных методов определения возраста тех или иных пород земной коры. Сущность этих способов заключается в анализе соотношения различных изотопов и конечных продуктов ядерного распада в образцах и соотнесении результатов исследования со временем расщепления исходных элементов (табл. 2.4).

Использование подобных методов позволило ученым построить временну́ю шкалу истории Земли с момента ее остывания, 4500 млн лет назад, и до настоящего времени (табл. 2.5). Теперь наша задача состоит в том, чтобы внутри этой временно́й шкалы установить, каковы были условия на примитивной Земле, какого рода атмосферу имела Земля, какая была температура, давление, когда образовались океаны, и как сформировалась сама Земля.

Таблица 2.5

Геохронологическая шкала

Эра	Возраст (млн лет)	Эффективные методы датировки	Главные особенности Земли
Наше время	0—1	^{14}C	Обилие ископаемых
Кайнозой	1—62	То же	То же
Мезозой	62—230	То же	То же
Палеозой	230—570	Радиометрические методы: U/Pb, K/Ar, Rb/Sr	То же
Протерозой	570—2600	То же	Микроископаемые; впервые свободный кислород
Архей	2600—3600	То же	Протобионты
Доархейская	3600—4500	То же	Химическая эволюция

2.2.5. Условия среды на древней Земле

Сегодня воссоздание условий, в которых возникли первые «зародыши жизни», имеет приниципиальное значение для науки. Велика заслуга А. И. Опарина, в 1924 г. предложившего первую концепцию химической эволюции, согласно которой в качестве отправной точки в лабораторных экспериментах по воспроизведению условий первичной Земли предлагалась бескислородная атмосфера.

В 1953 г. американские ученые Г. Юри и С. Миллер подвергли смесь метана, аммиака и воды действию электрических разрядов (рис. 2.5). Впервые с помощью такого эксперимента среди полученных продуктов были идентифицированы аминокислоты (глицин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты).

Опыты Миллера и Юри стимулировали исследования молекулярной эволюции и происхождения жизни во многих лабораториях и привели к систематическому изучению проблемы, в ходе которого синтезированы биологически важные соединения. Основные условия на первобытной Земле, принятые во внимание исследователями, приведены в таблице 2.6.

Давление, как и количественный состав атмосферы, трудно рассчитать. Оценки, сделанные с учетом «парникового» эффекта, весьма произвольны.

Расчеты, в которых приняты во внимание «парниковый» эффект, а также приблизительная интенсивность солнечной радиации в абиотическую эру, привели к значениям на несколько десятков градусов выше температуры замерзания. Почти все эксперименты по воссозданию условий первичной Земли выполнены при температурах 20—200 °С. Эти пределы были установлены не путем расчетов или экстраполяции некоторых геологических данных, а скорее всего с учетом температурных границ устойчивости органических соединений.

Использование смесей газов, подобных газам первичной атмосферы, различных видов энергии, которые были характерны для нашей планеты $4—4{,}5 \cdot 10^9$ лет тому назад, и учет климатических, геологических и гидрографических условий того периода позволили во многих лабораториях, занимающихся изучением возникновения жизни, найти доказательства путей абиотического возникновения таких органических молекул, как альдегиды, нитриты, аминокислоты, моносахариды, пурины, порфирины, нуклеотиды и т. д.

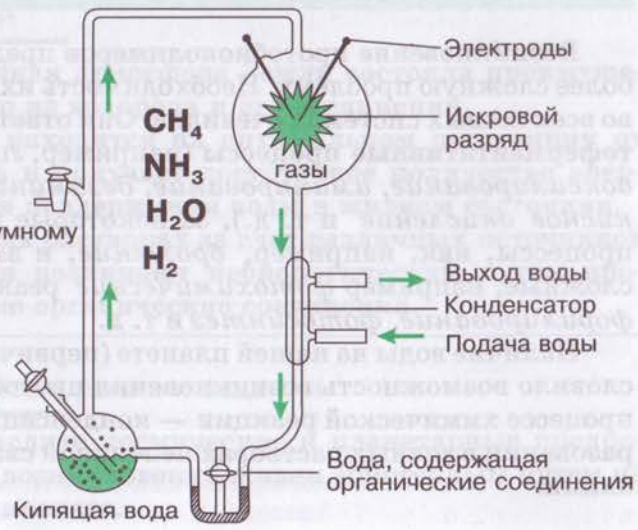


Рис. 2.5. *Аппарат Миллера*

Таблица 2.6

Условия на первобытной Земле

Первичная литосфера
В молекулярной эволюции только кора Земли сыграла важную роль. Состав коры: Al, Ca, Fe, Mg, Na, K и др. Уровень геологических знаний не позволяет сделать убедительных выводов об изменении состава земной коры во времени.
Первичная гидросфера
На поверхности первичной Земли находилось менее 0,1 объема воды сегодняшних океанов. Среда первичного океана — слабощелочная (pH = 8—9).
Первичная атмосфера
Первая атмосфера Земли состояла из водорода, который «ушел» в космическое пространство; вторая (известная как первичная) образовалась из вулканических газов. Было предложено три варианта состава первичной атмосферы: Восстановительная: CH_4, NH_3, H_2O, H_2 (с высоким содержанием NH_3). Слабоокислительная: CO_2, CH_4, NH_3, N_2, H_2O (с низким содержанием NH_3). Нейтральная: CH_4, N_2, H_2O.

Возникновение протобиополимеров представляет собой более сложную проблему. Необходимость их существования во всех живых системах очевидна. Они ответственны за **протоферментативные процессы** (например, *гидролиз, декарбоксилирование, аминирование, дезаминирование, перекисное окисление* и т. д.), за некоторые весьма простые процессы, как, например, *брожение*, и за другие, более сложные, например *фотохимические* реакции, *фотофосфорилирование, фотосинтез* и т. д.

Наличие воды на нашей планете (первичный океан) обусловило возможность возникновения протобиополимеров в процессе химической реакции — конденсации. Так, для образования в водных растворах пептидной связи согласно реакции:

$$H_2N\text{-}\underset{\displaystyle R^1}{\underset{|}{CH}}\text{-}COOH + H_2N\text{-}\underset{\displaystyle R^2}{\underset{|}{CH}}\text{-}COOH \rightarrow H_2N\text{-}\underset{\displaystyle R^1}{\underset{|}{CH}}\text{-}CO\text{-}NH\text{-}\underset{\displaystyle R^2}{\underset{|}{CH}}\text{-}COOH + H_2O$$

необходимы затраты энергии. Эти затраты энергии во много раз возрастают при получении белковых молекул в водных растворах. Для синтеза макромолекул из «биомономеров» требуется привлечение специфических (ферментативных) методов удаления воды.

Summary

General process of evolution of matter and energy in the Universe includes several consecutive stages. Among them are the formation of space nebulae, their development and structuring of planetary systems can be recognized. Transformations of substances that take place on the planets are determined by some general natural laws and depend on the position of the planet within the star system. Some of these planets, like the Earth, are characterized by the features that enable the development of inorganic matter towards appearance of various complicated organic molecules.

Опорные точки

1. **Первичная атмосфера Земли состояла преимущественно из водорода и его соединений.**
2. **Земля находится на оптимальном расстоянии от Солнца и получает достаточное количество энергии для поддержания воды в жидком состоянии.**
3. **В водных растворах за счет различных источников энергии возникают небиологическим путем простейшие органические соединения.**

Вопросы для повторения и задания

1. Перечислите космические и планетарные предпосылки возникновения жизни абиогенным путем на нашей планете.

2. Какое значение для возникновения органических молекул из неорганических веществ на Земле имел восстановительный характер первичной атмосферы?
3. Опишите аппарат и методику проведения опытов С. Миллера и П. Юри.

Используя словарный запас рубик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Туманность **Nebula**	**А.** Система звезд с окружающими их планетами, развивающаяся из одной или нескольких близлежащих туманностей. A system of stars with surrounding planets developed from one or several near—by nebulae.
2. Галактика **Galaxy**	**Б.** Скопление газово-пылевой материи во Вселенной, имеющее до нескольких десятков световых лет в диаметре. A concentration of gas-powder substance in the Universe up to several dozens of light years in diameter.
3. Звездная система **Star system**	**В.** Небесное тело, совершающее движение по близкой к круговой орбите вокруг звезды, светящееся отраженным светом. A space body that moves along the almost circular orbit round the star and shines with reflected light.
4. Планета **Planet**	**Г.** Звезда и окружающие ее планеты. A star and planets surrounding vit.
5. Абиогенный синтез **Abiogenic synthesis**	**Д.** Общая количественная мера количества движения материи; энергия химической связи представляет собой разность между энергией химически связанных и свободных молекул. General quantitative measure of the movement of substance; energy of chemical bonds is evaluated as the difference between the energy of combined and uncombined molecules.
6. Энергия **Energy**	**Е.** Образование органических молекул из неорганических вне живых организмов. Formation of organic molecules of inorganic ones out of the living organisms.

Вопросы для обсуждения

Какие, по вашему мнению, источники энергии преобладали на древней Земле? Как можно объяснить неспецифическое влияние различных источников энергии на процессы образования органических молекул?

Как С. Миллеру удалось рассчитать параметры своего эксперимента? Как бы вы подошли к этому вопросу? Из каких предпосылок исходили?

2.3. Теории происхождения протобиополимеров

Различные оценки характера среды на первобытной Земле привели к созданию разных условий экспериментов, имевших принципиально единые, но не всегда одинаковые в частностях результаты.

Рассмотрим некоторые из важнейших теорий возникновения полимерных структур на нашей планете, лежащих у истоков образования биополимеров — основы жизни.

Термическая теория. Реакции конденсации, которые привели бы к образованию полимеров из низкомолекулярных предшественников, могут осуществляться путем нагревания. По сравнению с другими компонентами живой материи наиболее хорошо изучен синтез полипептидов.

Автором гипотезы синтеза полипептидов термическим путем является американский ученый С. Фокс, который длительное время изучал возможности образования пептидов в условиях, существовавших на первобытной Земле. Если смесь аминокислот нагреть до 180—200 °С при нормальных атмосферных условиях или в инертной среде, то образуются продукты полимеризации, небольшие олигомеры, в которых мономеры соединены пептидными связями, а также малые количества полипептидов. В случаях, когда исходные смеси аминокислот экспериментаторы обогащали аминокислотами кислого или основного типа, например аспарагиновой и глутаминовой кислотами, доля полипептидов значительно возрастала. Молекулярная масса полимеров, полученных таким путем, может достигать нескольких тыс. D. (D — Дальтон, единица измерения массы, численно равная массе $^1/_{16}$ атома кислорода.)

Полимеры, полученные термическим путем из аминокислот, — протеиноиды — проявляют многие специфические свойства биополимеров протеинового типа. Однако в случае конденсации термическим путем нуклеотидов и моносахаридов, имеющих сложную структуру, образование известных в настоящее время нуклеиновых кислот и полисахаридов представляется маловероятным.

Теория адсорбции. Основным контраргументом в спорах об абиогенном возникновении полимерных структур является малая концентрация молекул и недостаток энергии для конденсации мономеров в разбавленных растворах. И действительно, по некоторым оценкам концентрация органических молекул в «первичном бульоне» составляла около 1%. Такая концентрация в силу редкости и случайности контактов различных молекул, необходимых для конденсации веществ, не могла обеспечить столь «быстрого» образования протобиополимеров, как это имело место на Земле по оценкам некоторых ученых. Одно из решений этого вопроса, связанное с преодолением такого концентрационного барьера, было предложено английским физиком Д. Берналом, считавшим, что концентрирование разбавленных растворов органических веществ происходит путем «адсорбции их в водных отложениях глин».

В результате взаимодействия веществ в процессе адсорбции некоторые связи ослабляются, что приводит к разрушению одних и образованию других химических соединений.

Низкотемпературная теория. Авторы данной теории, румынские ученые К. Симонеску и Ф. Денеш, исходили из несколько иных представлений об условиях абиогенного возникновения простейших органических соединений и их конденсации в полимерные структуры. Ведущее значение в качестве источника энергии авторы придают энергии холодной плазмы. Такое мнение небезосновательно.

Холодная плазма широко распространена в природе. Ученые полагают, что 99% Вселенной находится в состоянии плазмы. Встречается это состояние материи и на современной Земле в виде шаровых молний, полярных сияний, а также особого типа плазмы — ионосферы.

Вне зависимости от характера энергии на абиотической Земле любой ее вид преобразует химические соединения, в особенности органические молекулы, в активные частицы, такие, как моно- и полифункциональные свободные радикалы. Однако дальнейшая их эволюция в значительной степени зависит от плотности энергетического потока, который в случае использования холодной плазмы наиболее ярко выражен.

В результате проведения кропотливых и сложных экспериментов с холодной плазмой в качестве источника энергии для абиогенного синтеза протобиополимеров исследователям удалось получить как отдельные мономеры, так и полимерные структуры пептидного типа и липиды.

Коацерватная теория. Автором этой теории является известный отечественный биохимик академик А. И. Опарин (1924). Несколько позже, независимо от него, к аналогичным выводам пришел английский ученый Дж. Холдейн.

Опарин считал, что переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазово-обособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя ее вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору.

Абиотическое выделение многомолекулярных систем из однородного раствора органических веществ, по-видимому, должно было осуществляться многократно. Оно и сейчас очень широко распространено в природе. Но в условиях современной биосферы можно непосредственно наблюдать только начальные стадии образования таких систем. Их эволюция обычно очень кратковременна в присутствии уничтожающих все живое микробов. Поэтому для понимания этой стадии возникновения жизни необходимо искусственно получать фазово-обособленные органические системы в строго контролируемых лабораторных условиях и на сформированных таким образом моделях устанавливать как пути их возможной эволюции в прошлом, так и закономерности этого процесса. При работе с высокомолекулярными органическими соединениями в лабораторных условиях постоянно встречаются с образованием такого рода фазово-обособленных систем. Поэтому можно представить себе пути их возникновения и экспериментально получить в лабораторных условиях разнообразные системы, многие из которых могли бы послужить нам моделями возникавших когда-то на земной поверхности образований. Для примера можно назвать некоторые из них: *«пузырьки»* Гольдейкра, *«микросферы»* Фокса, *«джейвану»* Бахадура, *«пробионты»* Эгами и многие другие.

Часто при работе с такими искусственными самоизолирующимися из раствора системами особое внимание обращается на их внешнее морфологическое сходство с живыми объектами. Но не в этом лежит решение вопроса, а в том, чтобы система могла взаимодействовать с внешней средой, используя ее вещества и энергию по типу открытых систем, и на этой основе расти и множиться, что характерно для всех живых существ.

Наиболее перспективными в этом отношении моделями могут служить *коацерватные капли.*



Каждая молекула имеет определенную структурную организацию, т. е. атомы, входящие в ее состав, закономерно расположены в пространстве. Вследствие этого в молекуле образуются полюсы с различными зарядами. Например, молекула воды H_2O образует диполь, в котором одна часть молекулы несет положительный заряд (+), а другая — отрицательный (−). Кроме этого, некоторые молекулы (например, соли) в водной среде диссоциируют на ионы. В силу таких особенностей химической организации молекул вокруг них в воде образуются водные «рубашки» из определенным образом ориентированных молекул воды. На примере молекулы NaCl можно заметить, что диполи воды, окружающие ион Na^+, обращены к нему отрицательными полюсами (рис. 2.6), а к иону Cl^- — положительными.

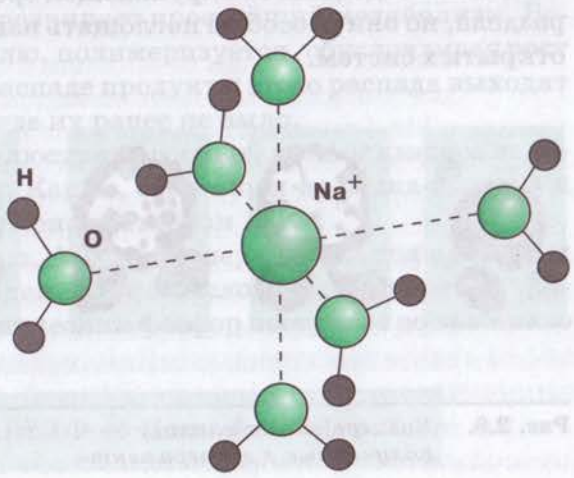


Рис. 2.6. *Гидратированный катион натрия*

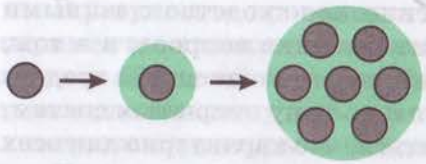


Рис. 2.7. *Сборка коацерватов*

Органические молекулы имеют большую молекулярную массу и сложную пространственную конфигурацию, поэтому они тоже окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и др.

При определенных условиях водная оболочка приобретает четкие границы и отделяет молекулу от окружающего раствора. Молекулы, окруженные водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — **коацерваты** (рис. 2.7).

Коацерватные капли возникают также при простом смешивании разнообразных полимеров как естественных, так и искусственно полученных. При этом происходит самосборка полимерных молекул в многомолекулярные фазово-обособленные образования — видимые под оптическим микроскопом капли (рис. 2.8). В них сосредоточивается большинство полимерных молекул, тогда как окружающая среда оказывается почти полностью их лишена.

Капли отделены от окружающей среды резкой границей раздела, но они способны поглощать извне вещества по типу открытых систем.



Рис. 2.8. *Коацерватные капли, полученные в эксперименте*

Путем включения в коацерватные капли различных *катализаторов* (в том числе и ферментов) можно вызывать ряд реакций, в частности полимеризацию поступающих из внешней среды мономеров. За счет этого капли могут увеличиваться в объеме и весе, а затем дробиться на дочерние образования.

Например, процессы, протекающие в коацерватной капле, изображены в квадратных скобках, а вне их помещены вещества, находящиеся во внешней среде:

глюкозо-1-фосфат →
[глюкозо-1-фосфат → крахмал → мальтоза] →
мальтоза

Коацерватную каплю, образованную из белка и гуммиарабика, погружают в раствор глюкозо-1-фосфата. Глюкозо-1-фосфат начинает входить в каплю и полимеризуется в ней в крахмал при действии катализатора — фосфорилазы. За счет образовавшегося крахмала капля растет, что легко может быть установлено как химическим анализом, так и непосредственными микроскопическими измерениями. Если в каплю включить другой катализатор — b-амилазу, крахмал распадается до мальтозы, которая выделяется во внешнюю среду.

Таким образом, возникает простейший **метаболизм**. Вещество входит в каплю, полимеризуется, обусловливая **рост** системы, а при его распаде продукты этого распада выходят во внешнюю среду, где их ранее не было.

Другая схема иллюстрирует опыт, где полимером является полинуклеотид. Капля, состоящая из белка-гистона и гуммиарабика, окружена раствором АДФ.

Поступая в каплю, АДФ полимеризуется под влиянием полимеразы в полиадениловую кислоту, за счет которой капля растет, а неорганический фосфор поступает во внешнюю среду.

АДФ → [АДФ → Поли-А + Ф] → Ф

При этом капля в течение короткого срока увеличивается в объеме более чем в два раза.

Как в случае синтеза крахмала, так и при образовании полиадениловой кислоты в качестве исходных веществ в окружающий раствор вносили богатые энергией (*макроэргические*) соединения. За счет энергии этих соединений, поступающих из внешней среды, и происходил синтез полимеров и рост коацерватных капель. В другой серии опытов академика А. И. Опарина и сотрудников было продемонстрировано, что и в самих коацерватных каплях могут протекать реакции, связанные с рассеиванием энергии.

Важно то, что в зависимости от совершенства внутренней организации капель одни из них могут расти быстро, тогда как другие, находясь в той же внешней среде, замедленны в своем росте или подвергаются распаду. Таким образом, на модели коацерватных капель А. И. Опарину и его сотрудникам удалось экспериментально продемонстрировать зачатки естественного отбора, той закономерности, которая в дальнейшем легла в основу всей последующей эволюции такого рода открытых, фазово-обособленных систем на пути к возникновению жизни.

Summary



Due to the appearance of numerous organic molecules and to the presence of condenced water on the Earth, further evolution of substance towards formation of prebiological, and later biological systems became possible. Increased concentration of organic molecules in the waters of "primary ocean" should be considered as the most important stage, which enabled the appearance of protobionts. Theoretical and empirical models of these processes were suggested by many scientists. Thus, owing to the studies of S. Fox, an English biologist, of Russian academician A. I. Oparin, and many other specialists, it turned possible to get an idea about the processes that enabled concentration of substances in the waters of the ancient Earth.

Опорные точки



1. **Органические вещества по отношению к воде подразделяются на две крупные группы: гидрофобные и гидрофильные.**
2. **В водных растворах гидрофильные молекулы диссоциируют, образуя заряженные частицы.**
3. **Крупные органические молекулы, обладающие зарядом, либо связываются с субстратом, либо взаимодействуют друг с другом, в результате чего формируются коацерваты.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое коацервация, коацерват?
2. На каких модельных системах можно продемонстрировать образование коацерватных капель в растворе?
3. Какие возможности для преодоления низких концентраций органических веществ существовали в водах первичного океана?
4. В чем заключаются преимущества для взаимодействия органических молекул в зонах высоких концентраций веществ?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Раствор **Solution**	**А.** Сосредоточение, накапливание каких-либо веществ в определенном месте. Accumulating of some substances in a certain place.
2. Коацервация **Coacervation**	**Б.** Поглощение вещества из жидкой среды поверхностным слоем твердого тела, обычно имеющим большую площадь. Taking up of a substance from the liquid by surface layer of a solid, usually large in area.
3. Коацерват **Coacervate**	**В.** Пузырьки жидкости, окруженные белковыми пленками, возникающие при взбалтывании водных растворов белков. Liquid bubbles surrounded by albuminous pellicles, that appear when the water solutions of proteins are shaken up.
4. Микросферы Фокса **Fox's microspheres**	**Г.** Фаза раствора с более высокой концентрацией веществ, окруженная определенным образом ориентированными диполями воды. A more concentrated phase of solution surrounded by the water dipolar with determinate orientation.
5. Адсорбция **Adsorption**	**Д.** Разделение раствора высокомолекулярных соединений на фазы с большей и меньшей концентрацией молекул. Separation of the high-molecular substances solution into phases with higher or lower concentration of molecules.
6. Концентрирование **Concentrating**	**Е.** Однородные смеси двух или большего числа веществ, которые распределены в растворителе в виде отдельных атомов, ионов или молекул. Homogeneous mixtures of two or more substances, that are spread in a solvent as separate atoms, ions and molecules.

Вопросы для обсуждения

? Как вы думаете, могут ли в современных земных условиях образовываться небиологическим путем органические молекулы? Коацерваты?

Каковы перспективы эволюции коацерватов, полученных экспериментальным путем, в окружающей среде?

2.4. Эволюция протобионтов

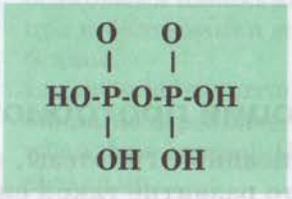
Анализируя описанные гипотезы, можно прийти к заключению о том, что развитие такой системы взаимодействия органических «автоматов» добиологической природы происходило различными способами и продолжалось длительное время. Однако главными направлениями эволюции, приведшей к возникновению биологических систем, следует считать ряд событий, среди которых: эволюция протобионтов, возникновение каталитической активности белков, появление генетического кода и способов преобразования энергии.

Возникновение энергетических систем. В условиях Земли основной механизм, с помощью которого малые органические молекулы можно сделать реакционно способными в водном растворе, *заключается в соединении этих молекул с различными формами фосфата.*

При переносе фосфатной группы энергия высвобождается или поглощается, поэтому в биологических системах, благодаря таким переносам, энергия запасается и затем используется в реакциях конденсации или в обмене веществ. В настоящее время высокоэнергетические связи, образуемые между фосфатами и органическими соединениями, обес-

печивают протекание всех биологических реакций. Не исключено, что это справедливо и для протоклеток.

Очень многие малые органические биомолекулы способны легко вступать почти во все реакции в присутствии больших количеств воды только в том случае, когда они активированы фосфатом; следовательно, синтез полимеров и в протоклетках обеспечивали активированные фосфатом промежуточные соединения. Реакции конденсации с отщеплением воды не свойственны современным биохимическим процессам, а реакции с переносом фосфата и сейчас, и ранее составляли единственный путь осуществления конденсации мономеров. Для проведения реакций переноса фосфата требуется источник высокоэнергетического фосфата, простейшей формой которого является пирофосфат:



Эта молекула неустойчива в водном растворе, и поэтому протоклетке был доступен лишь растворенный неорганический фосфат. В ходе эволюции отбирались более длинные полипептидные цепочки, обладающие способностью ускорять течение определенной химической реакции, т. е. взаимодействующие с конкретным субстратом. Откуда же мог взяться необходимый для реакции пирофосфат? Вероятно, фотосинтетическое образование пирофосфата было одним из важных свойств первичного метаболизма протоклеток. Современные фотосинтезирующие клетки синтезируют в качестве аккумулятора энергии аденозинтрифосфат из аденозиндифосфата. Этот процесс гораздо более эффективен, чем механизм образования пирофосфата, предложенный для протоклеток, но схема его по существу та же. Замена реакций конденсации с отщеплением воды на реакции с переносом фосфата, составляющие основу биохимических процессов у всех ныне существующих организмов, началась с первой протоклеткой.

Образование полимеров. Создание правдоподобной модели протоклеток, возникавших в ранний период в неустойчивых

мелких водоемах, представляется возможным. Но эти протоклетки весьма далеки от того, что мы назвали бы клеткой, поскольку они не имеют ни генетического, ни синтезирующего белок аппарата. Любой нерегулярный полимер, синтезированный в протоклетке, в лучшем случае мог бы передаваться от одной клетки другой в какой-то одной линии потомства и в конце концов подвергся бы распаду. Еще Фокс показал, что произвольно организованные полипептидные молекулы обладают неспецифической каталитической активностью благодаря наличию на их поверхности многочисленных и разнообразных зарядов. В силу этого протобионты, обладающие разнообразными пептидами, оказывались в более благоприятном положении, так как имели больше возможностей по преобразованию молекул, поступающих из окружающей среды. При этом, чем более активна оказывалась молекула белка как катализатор, тем больше пользы она приносила ее обладателю. По-видимому, в это же время происходило становление генетического кода, т. е. *такой организации ДНК и РНК, при которой последовательность нуклеотидов в полинуклеотидных цепях нуклеиновых кислот стала нести информацию о наиболее удачных, в смысле каталитической активности, молекулах белка.*

Эволюция метаболизма. С появлением примитивного генетического аппарата обладавшие им протоклетки смогли передавать всем своим потомкам способность синтезировать специфические полипептиды. Образующиеся из них линии давали семейства родственных протоклеток с наследуемыми свойствами, которые подвергались естественному отбору.

Обладающие наследственным материалом протоклетки могли довольно быстро развить способность к синтезу крупных белков, имеющих множество различных функций. После того как в состав примитивной клетки стали входить большие молекулы, обладающие разнообразными функциональными возможностями, стало возможным говорить о ее *биологической природе.*

Как предполагают ученые, в это время внешняя среда представляла собой постоянный источник всех необходимых малых молекул, а в результате фотосинтетического использования солнечного ультрафиолетового излучения станови-

лась доступной химическая энергия для получения пирофосфата. После заселения этой среды первичными клетками она изменялась. Некоторые низкомолекулярные питательные вещества использовались быстрее, чем внешняя среда могла их поставлять. Начинало сильно сказываться давление отбора, благодаря которому преимущества приобретали те клетки, которые оказались способны модифицировать соединения, родственные недостающим, превращая их в необходимые клетке молекулы.

В целом метаболизм представляет собой ряд стадий, осуществляемых посредством ферментов, на каждой из которых молекула слегка видоизменяется до тех пор, пока не образуется необходимое соединение.

Все биологические системы используют одинаковые пути биохимических превращений — одинаковые пути метаболизма сахаров, синтеза аминокислот, синтеза и распада жиров и т. д. Существующую универсальность метаболических путей можно объяснить двояко. Во-первых, все современные живые существа могут являться потомками исходной предковой популяции первичных клеток. Во-вторых, каждый метаболический путь в современных биохимических процессах может представлять собой результат эволюции клетки в направлении максимального использования единственно пригодных для этого молекул.

По мере повышения разнообразия метаболических процессов со все возрастающей скоростью возникают новые **экологические ниши**, т. е. осваиваются новые условия обитания.

В водоемах на глубине уже нескольких метров большая часть ультрафиолета поглощается водой, тогда как видимый свет проникает на большую глубину. Можно представить себе интенсивный отбор организмов, проходивший в тот ранний период в отношении использования видимого солнечного света. Для такого отбора существенным было наличие в организме **хлорофилла** и *системы транспорта электронов*.

В более выгодном положении оказались организмы, приобретшие способность использовать энергию света для *синтеза органических веществ из неорганических*. Таким образом возник **фотосинтез**. Это привело к появлению принципиально нового источника питания. Так, современные анаэробные серные пурпурные бактерии на свету окисляют

сероводород до сульфатов. Высвобождающийся в результате реакции водород используется на восстановление диоксида углерода до углеводов с образованием воды. Источником (*донором*) водорода могут быть и органические соединения. Так появились **автотрофные** организмы.

Кислород в процессе фотосинтеза такого типа не выделяется. Фотосинтез развился у анаэробных бактерий на очень раннем этапе истории жизни. Фотосинтезирующие бактерии долгое время существовали в бескислородной среде.

Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода. Автотрофное усвоение CO_2 такими организмами сопровождалось выделением O_2. Первыми фотосинтезирующими организмами, выделяющими в атмосферу O_2, были цианобактерии (цианеи).

Как только появились фотосинтезирующие клетки, использующие видимый свет, в качестве побочного продукта фотосинтеза в атмосферу стал выделяться молекулярный кислород. Со временем биологическая продукция кислорода определила его расходование в геологических циклах. Озоновый экран, не пропускающий коротковолновое ультрафиолетовое излучение, появился в верхних слоях Земли около 2250 млн лет назад.

В присутствии свободного кислорода возникает возможность энергетически более выгодного кислородного типа обмена веществ. Это способствует появлению *аэробных бактерий*.

Таким образом, два фактора, обусловленные образованием на Земле свободного кислорода, вызвали к жизни многочисленные новые формы живых организмов и способствовали более широкому использованию ими окружающей среды.

Опорные точки

1. **Протобионты формировались в теплых мелких водоемах, где в полосе прибоя происходило перемешивание раствора, содержащего органические молекулы.**
2. **Первыми аккумуляторами энергии могли стать молекулы пирофосфата.**
3. **Белки со случайной последовательностью аминокислот обладают слабой неспецифической каталитической активностью.**

Вопросы для повторения и задания

1. Каким образом в водах первичного океана могли распределяться органические молекулы, имеющие гидрофильные и гидрофобные свойства?
2. Назовите принцип разделения раствора на фазы с высокой и низкой концентрацией молекул.
3. Что такое коацерватные капли?
4. Как происходил отбор коацерватов в «первичном бульоне»?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

2.5. Начальные этапы биологической эволюции

Наиболее важными событиями биологической эволюции после возникновения фотосинтеза и аэробного типа обмена следует считать появление **эукариот** и **многоклеточности**.

В результате взаимополезного сожительства — симбиоза — различных прокариотических клеток возникли ядерные, или эукариотические, организмы (рис. 2.9). Сущность *гипотезы симбиогенеза* заключается в следующем. Основной «базой» для симбиоза была, по-видимому, гетеротрофная амебоподобная клетка. Пищей ей служили более мелкие клетки. Одним из объектов питания такой клетки могли стать дышащие кислородом аэробные бактерии, способные функционировать и внутри клетки-хозяина, производя энергию. Те крупные амебовидные клетки, в теле которых аэробные бактерии оставались невредимыми, оказались в более выгодном положении, чем клетки, продолжавшие получать энергию анаэробным путем — брожением. В дальнейшем бактерии-симбионты превратились в митохондрии. Когда к поверхности клетки-хозяина прикрепилась вторая группа симбионтов — жгутикоподобных бактерий, сходных с современными спирохетами, возникли жгутики и реснички. В результате подвижность и способность



Рис. 2.9. *Схема симбиотического возникновения эукариот*

к нахождению пищи у такого организма резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки — предшественники ныне живущих жгутиковых простейших.

Образовавшиеся подвижные эукариоты путем симбиоза с фотосинтезирующими (возможно, цианобактериями) организмами дали *водоросль*, или *растение*. Очень важно то обстоятельство, что строение пигментного комплекса у фотосинтезирующих анаэробных бактерий поразительно сходно с пигментами зеленых растений. Такое сходство не случайно и указывает на возможность эволюционного преобразования фотосинтезирующего аппарата анаэробных бактерий в аналогичный аппарат зеленых растений. Изложенная гипотеза о возникновении эукариотических клеток через ряд последовательных симбиозов хорошо обоснована, и ее приняли многие ученые. Во-первых, одноклеточные водоросли и сейчас легко вступают в союз с животными-эукариотами. Например, в теле инфузории туфельки обитает водоросль хлорелла. Во-вторых, некоторые органоиды клетки, такие как митохондрии и пластиды, по строению своей ДНК удивительно похожи на прокариотические клетки — бактерии и цианобактерии.

Возможности эукариот по освоению среды еще бóльшие. Связано это с тем, что организмы, обладающие ядром, имеют *диплоидный набор* всех наследственных задатков — *генов*, т. е. каждый из них представлен в двух вариантах.

Появление двойного набора генов сделало возможным обмен полными копиями генов между разными организмами, принадлежащими к одному виду, — появилось **половое размножение**. На рубеже архейской и протерозойской эр половой процесс привел к значительному увеличению разнообразия живых организмов благодаря созданию новых многочисленных комбинаций генов. Одноклеточные организмы быстро размножились на планете. Однако их возможности в освоении среды обитания ограничены. Они не могут и расти беспредельно. Объясняется это тем, что дыхание простейших организмов осуществляется через поверхность тела. При увеличении размеров клетки одноклеточного организма его поверхность возрастает в квадратичной зависимости, а объем — в кубической, в связи с чем биологическая мембрана, окружающая клетку, неспособна обеспечить кислородом слишком большой организм. Иной эволюционный путь осуществился позже, около 2,6 млрд лет назад, когда появились организмы, эволюционные возможности которых значительно шире, — **многоклеточные организмы.**

Первая попытка разрешения вопроса о происхождении многоклеточных организмов принадлежит немецкому биологу Э. Геккелю (1874). В построении своей гипотезы он исходил из исследований эмбрионального развития ланцетника, проведенных к тому времени А. О. Ковалевским и другими зоологами. Основываясь на *биогенетическом законе*, Э. Геккель полагал, что каждая стадия онтогенеза повторяет какую-то стадию, пройденную предками данного вида во время филогенетического развития. По его представлениям, стадия зиготы соответствует одноклеточным предкам, стадия бластулы — шарообразной колонии жгутиковых. В дальнейшем, в соответствии с этой гипотезой, произошло впячивание (инвагинация) одной из сторон шарообразной колонии (как при гаструляции у ланцетника) и образовался гипотетический двухслойный организм, названный Геккелем *гастреей*, поскольку он похож на гаструлу.

Представления Э. Геккеля получили название **теории гастреи.** Несмотря на механистичность рассуждений Геккеля, отождествлявшего стадии онтогенеза со стадиями эволюции органического мира, теория гастреи сыграла важную роль в истории науки, так как способствовала утверждению

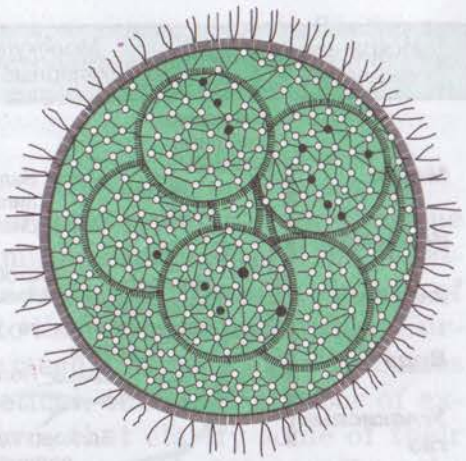


Рис. 2.10. *Вольвокс*

монофилетических (из одного корня) представлений о происхождении многоклеточных.

Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов составляет гипотеза И. И. Мечникова (1886) — **гипотеза фагоцителлы.** По предположению ученого, многоклеточные произошли от *колониальных простейших — жгутиковых*. Пример такой организации — ныне существующие колониальные жгутиковые типа вольвокс (рис. 2.10).

Среди клеток колонии выделяются движущие, снабженные жгутиками; питающие, фагоцитирующие добычу и уносящие ее внутрь колонии; половые, функцией которых является размножение. Первичным способом питания таких примитивных колоний был фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовалась ткань — *энтодерма*, выполняющая пищеварительную функцию. Клетки, оставшиеся снаружи, выполняли функцию восприятия внешних раздражений, защиты и функцию движения. Из подобных клеток развивалась покровная ткань — *эктодерма*. Часть клеток специализировалась на выполнении функции размножения. Они стали *половыми клетками*. Так колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм.

Подтверждением гипотезы фагоцителлы служит строение примитивного многоклеточного организма — *трихоплакса*. Русский ученый А. В. Иванов установил, что трихоплакс по

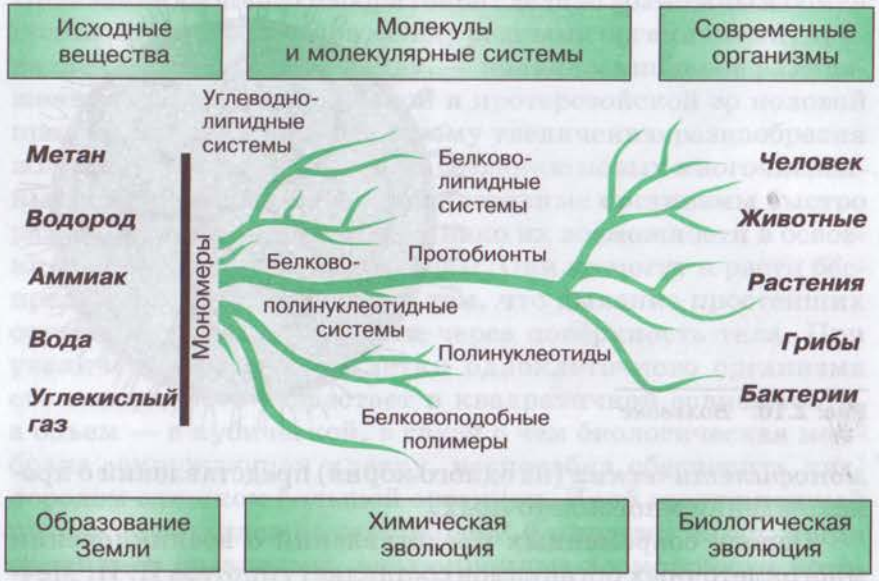


Рис. 2.11. *Схема перехода химической эволюции в биологическую*

своему строению соответствует гипотетическому существу — фагоцителле и должен быть выделен в особый тип животных — *фагоцителлоподобных*, занимающих промежуточное положение между многоклеточными и одноклеточными организмами.

Потребность в увеличении скорости передвижения, необходимого для захвата пищи, благоприятствовала дальнейшей дифференцировке, что обеспечило эволюцию многоклеточных — животных и растений, и привела к увеличению многообразия форм живого.

На схеме (рис. 2.11) изображены основные этапы химической и биологической эволюции.

Таким образом, возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и ее появление связано с длительным процессом химической эволюции, происходившей на нашей планете. Формирование структуры, отграничивающей организм от окружающей среды, — мембраны с присущими ей свойствами — способствовало появлению живых организмов и ознаменовало начало биологической эволюции. Как

простейшие живые организмы, возникшие около 3 млрд лет назад, так и более сложно устроенные в основе своей структурной организации имеют клетку.

Summary

Development of energetic systems, as well as the appearance of albuminous enzymes and the genetic code marked the transition from evolution of organic molecules to the biological evolution. Current notions on the mechanisms of these processes are mostly hypothetical, though a number of experiments are known, that clarify some of their stages. Thus, reliable research data confirm the extreme simplicity of metabolism in the earliest living beings on the Earth. These mechanisms of metabolism were continuously improving during the evolutionary process.

Опорные точки

1. **Первыми живыми организмами на нашей планете были гетеротрофные прокариотические организмы.**
2. **Истощение органических запасов первичного океана вызвало появление автотрофного типа питания, в частности фотосинтеза.**
3. **Появление эукариотических организмов сопровождалось возникновением диплоидности и ограниченного оболочкой ядра.**
4. **На рубеже архейской и протерозойской эры произошли первые многоклеточные.**

Вопросы для повторения и задания

1. В чем заключается сущность гипотезы возникновения эукариот путем симбиогенеза?
2. Какими способами первые эукариотические клетки получали энергию, необходимую для процессов жизнедеятельности?

3. У каких организмов впервые в процессе эволюции появился половой процесс?
4. Опишите сущность гипотезы И. И. Мечникова о возникновении многоклеточных организмов.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Протобионты **Protobionts**	**А.** Доядерные организмы, не имеющие ограниченного оболочкой ядра и органоидов, способных к самовоспроизведению. Pre-nucleic organisms without a nucleus separated by a membrane and without organoids able to reproduce themselves.
2. Биологические катализаторы **Biological catalysts**	**Б.** Организмы, обладающие ограниченным оболочкой ядром, имеющие самовоспроизводящиеся органоиды, внутренние мембраны и цитоскелет. Organisms that have a nucleus separated by a membrane, able to reproduce organoids, inner membranes and cytomitome.
3. Генетический код **Genetic code**	**В.** Процесс образования живыми организмами органических молекул из неорганических за счет энергии солнечного света.

Formation of organic molecules by living organisms from inorganic ones with the use of sunlight energy.

4. Самовоспроизведение **Reproduction**	**Г.** Процесс, в результате которого организм приобретает новую комбинацию генов. A process due to which an organism receives a new combination of genes.
5. Прокариоты **Procaryots**	**Д.** Доклеточные образования, обладавшие некоторыми свойствами клеток: способностью к обмену веществ, самовоспроизведением и др. Pre-cellular formations, that had some properties of the cells, i.e. metabolism, reproduction etc.
6. Фотосинтез **Photosynthesis**	**Е.** Свойственная всем живым организмам система «записи» наследственной информации в молекулах ДНК в виде последовательности нуклеотидов. Unified for all the living organisms system of "recording" the hereditary information in the sequence of nucleotides in DNA molecules.
7. Половой процесс **Sexual process**	**Ж.** Способность воспроизводить себе подобные биологические системы; проявляется на всех уровнях организации живой материи. The ability of a biological system to bring forth and to grow anew that is found in living nature at all the levels of organization.
8. Эукариоты **Eucaryots**	**З.** Белковые молекулы, ускоряющие течение биохимических превращений в водных растворах при атмосферном давлении.

Proteic molecules, which make faster the biochemical reactions in water solutions at the atmospheric pressure.

Вопросы для обсуждения

? Какие ограничения накладывает одноклеточность на эволюцию живых организмов?

В чем вы видите недостатки гипотезы Э. Геккеля (гипотезы гастреи) о возникновении многоклеточных организмов? В чем заключается научное значение представлений Э. Геккеля?

Как вы думаете, каким образом происходило формирование специфической каталитической активности белков у протобионтов?

Обзор изученного материала главы 2

Основные положения

Биологическая эволюция представляет собой закономерный этап в развитии материи в целом.

Космическими и планетарными предпосылками возникновения жизни являются размеры планеты, расстояние от Солнца, круговая орбита и постоянство излучения звезды.

Восстановительный характер атмосферы на первобытной Земле расценивают как химическую предпосылку возникновения жизни на нашей планете.

Абиогенным путем из компонентов первичной атмосферы Земли под действием энергии грозовых разрядов, мощного жесткого ультрафиолетового излучения Солнца и т. д. могли возникать разнообразные простейшие органические молекулы — мономеры биологических полимеров.

В водных растворах, в более мягких условиях в результате взаимодействия простых органических молекул образовывались более сложные соединения.

Коацерваты представляют собой многомолекулярные комплексы, окруженные общей водной оболочкой.

Коацерватные капли обладают способностью к избирательному поглощению веществ из окружающей среды и простейшим реакциям обмена веществ.

В процессе формирования внутренней среды коацерватов протекающие в них процессы синтеза обусловили появление мембран и специфических катализаторов белковой природы.

Важнейшим событием добиологической эволюции является возникновение генетического кода в виде последовательности кодонов РНК, а затем и ДНК, которая оказалась способной сохранять информацию о наиболее удачных комбинациях аминокислот в белковых молекулах.

Появление первых клеточных форм ознаменовало начало биологической эволюции, начальные этапы которой характеризовались появлением эукариотических организмов, полового процесса и возникновением первых многоклеточных организмов.

Проблемные области

Каким образом мог быть преодолен концентрационный барьер в водах первичного океана?

В чем заключаются принципы естественного отбора коацерватов в условиях ранней Земли?

Какие крупные эволюционные преобразования сопровождали первые шаги биологической эволюции?

Прикладные аспекты

Как, по вашему мнению, можно использовать реакции ядерного синтеза в народном хозяйстве?

Опишите аппарат, при помощи которого С. Миллеру и Г. Юри удалось доказать справедливость представлений А. И. Опарина об абиогенном синтезе органических соединений в условиях древней Земли.

Задания

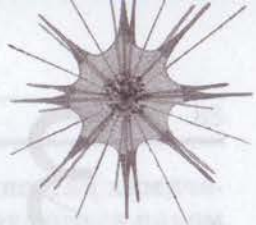
Используя учебники физики, познакомьтесь с источниками энергии, обеспечившими образование органических молекул на Земле, а также с методами определения возраста пород и органических остатков.



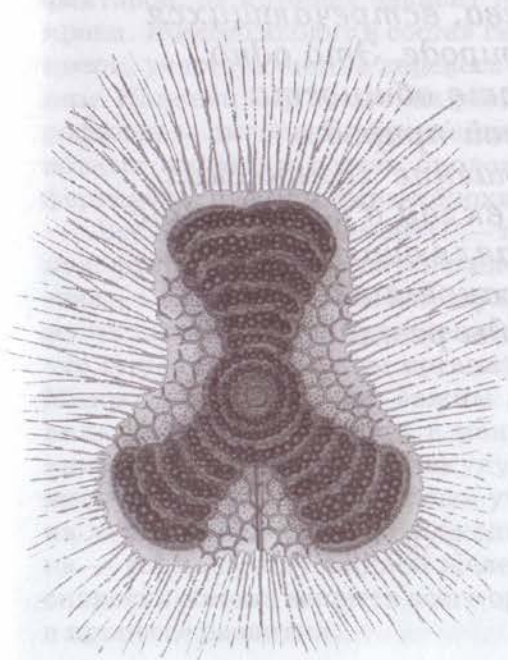
РАЗДЕЛ 2



Учение о клетке



В предыдущих главах речь шла об основных свойствах живого, о том, как возникли живые организмы на нашей планете; было показано, что начало биологической эволюции связано с появлением на Земле клеточных форм жизни. Множество простейших и микроорганизмов представляют собой существующие отдельно друг от друга клетки. Тело всех многоклеточных — животных и растений — построено из большего или меньшего числа клеток, которые являются своего рода блоками, составляющими сложный организм. Независимо от того, представляет собой клетка целостную живую систему или ее часть, она наделена набором признаков и свойств, общим для всех клеток. Рассмотрим подробнее общие черты химического состава, структуру и особенности жизнедеятельности элементарной единицы строения живых организмов — клетки.





Глава 3

Химическая организация клетки

Проблема природы, жизни — это проблема первичной организации материи в живых объектах.

Академик В. А. Энгельгардт

В состав клетки входит около 70 химических элементов периодической системы Д. И. Менделеева, встречающихся и в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов, их вклад в образование веществ, составляющих живой организм, и в какой-либо объект неживой природы резко различаются.

Ранее говорилось о характерных особенностях химической организации живого. В зависимости от того, в каком количестве входят химические элементы в состав веществ, образующих живой организм, принято выделять несколько групп атомов. **Первую группу** (около 98% массы клетки) образуют четыре элемента: водород, кислород, углерод и азот. Их называют *макроэлементами*. Это главные компоненты всех органических соединений. Вместе с двумя элементами **второй группы** — серой и фосфором, являющимися необходимыми составными частями молекул биологических полимеров (от греч. polys — много, meros — часть) — белков и нуклеиновых кислот, их часто называют *биоэлементами*.

В меньших количествах в состав клетки, кроме упомянутых фосфора и серы, входят 6 элементов: калий и натрий, кальций и магний, железо и хлор. Каждый из них выполняет важную функцию в клетке. Например, Na, K и Cl обеспечивают проницаемость клеточных мембран для различных веществ и проведение импульса по нервному волокну. Ca и P участвуют в формировании межклеточного вещества костной ткани, определяя прочность кости. Кроме того, Ca — один из факторов, от которых зависит нормальная свертываемость крови. Железо входит в состав гемоглобина — белка эритроцитов, участвующего в переносе кислорода от легких к тканям. Наконец, Mg в клетках растений включен в состав хлорофилла — пигмента, обусловливающего фотосинтез, а у животных входит в состав биологических катализаторов — ферментов, участвующих в биохимических превращениях.

Все остальные элементы — **третья группа** (цинк, медь, иод, фтор и др.) содержатся в клетке в очень малых количествах. Общий их вклад в массу клетки всего 0,02%. Поэтому их называют микроэлементами. Однако это не означает, что они меньше нужны организму, чем другие элементы. Микроэлементы также важны для живого организма, но включаются в его состав в меньших количествах. Цинк, например, входит в молекулу гормона поджелудочной железы — инсулина, который участвует в регуляции обмена углеводов, а иод — необходимый компонент тироксина — гормона щитовидной железы, регулирующего интенсивность обмена веществ всего организма в целом и его рост в процессе развития.

Все перечисленные химические элементы участвуют в построении организма в виде ионов либо в составе тех или иных соединений — молекул неорганических и органических веществ.

3.1. Неорганические вещества, входящие в состав клетки

Вода. Самое распространенное неорганическое соединение в живых организмах — вода. Ее содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов воды около 10%, а в клетках развивающегося зародыша — более 90%. В среднем в многоклеточном организме вода составляет около 80% массы тела.

Роль воды в клетке очень велика. Ее функции во многом определяются химической природой. Дипольный характер строения молекул обусловливает способность воды активно вступать во взаимодействие с различными веществами. Ее молекулы вызывают расщепление ряда водорастворимых веществ на катионы и анионы. В результате этого ионы быстро вступают в химические реакции. Большинство химических реакций представляет собой взаимодействие между растворимыми в воде веществами.

Таким образом, полярность молекул и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества неорганических и органических веществ. Кроме того, в качестве растворителя вода обеспечивает как приток веществ в клетку, так и удаление из нее продуктов жизнедеятельности, поскольку большинство химических соединений может проникнуть через наружную клеточную мембрану только в растворенном виде.

Не менее важна и чисто химическая роль воды. Под действием некоторых катализаторов — ферментов — она вступает в реакции гидролиза, т. е. реакции, при которых к свободным валентностям различных молекул присоединяются группы OH^- или H^+ воды. В результате образуются новые вещества с новыми свойствами.

Вода в известной степени является теплорегулятором; за счет хорошей теплопроводности и большой теплоемкости

воды, при изменении температуры окружающей среды, внутри клетки температура остается неизменной или ее колебания оказываются значительно меньшими, чем в окружающей клетку среде.

Минеральные соли. Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей — либо диссоциированных на ионы, либо в твердом состоянии. Среди первых большое значение имеют катионы K^+, Na^+, Ca^{2+}, которые обеспечивают такое важнейшее свойство живых организмов, как раздражимость. В тканях многоклеточных животных кальций входит в состав межклеточного «цемента», обусловливающего сцепление клеток между собой и упорядоченное их расположение в тканях. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства клетки.

Буферностью называют способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне. Буферные растворы характеризуются тем, что внесение в них или образование в процессе обмена веществ небольших количеств кислоты или щелочи не оказывает влияния на значения pH вследствие образования соединений с карбонатами, фосфатами или органическими молекулами. Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами $H_2PO_4^-$. Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют H_2CO_3 и HCO_3^-. Анионы слабых кислот и слабые щелочи связывают ионы водорода (H^+) и гидроксил-ионы (OH^-), благодаря чему реакция внутри клетки практически не меняется.

Нерастворимые минеральные соли, например фосфорнокислый кальций, входят в состав межклеточного вещества костной ткани, в раковины моллюсков, обеспечивая прочность этих образований.

Summary



As it was found out by chemists, living organisms consist of about 70 elements of Mendeleev's periodic system, which are found also in the non-living nature. This is the only evidence to the common character of living and non-living nature. At the same time, the ratio of chemical elements, which form the substances

in a living organism and in an inorganic body are different. Thus, the most important substances of the living organism is water with dissolved mineral salts, the latter also play an important role in metabolism. Unsoluble salts are found among the components, that form the intercellular substance and various skeletal tissues.

Опорные точки



1. **Качественный состав элементов, образующих неживую и живую материю, во многом сходен.**
2. **Шесть основных элементов — H, O, N, C, P и S — называют биоэлементами, отмечая их вклад в образование органических молекул.**
3. **Вода образует основу внутренней среды живых организмов.**
4. **Катионы и анионы растворимых солей формируют буферные системы клетки, предотвращая резкие колебания pH внутренней среды.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Приведите примеры биологической роли химических элементов.
3. Что такое микроэлементы? Приведите примеры и охарактеризуйте их биологическое значение.
4. Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
5. В чем заключается биологическая роль воды? Минеральных солей?
6. Какие вещества обусловливают буферные свойства клетки?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Биоэлементы Bioelements	**А.** Раствор неорганических или органических веществ, значения pH которых не изменяются при внесении небольших количеств кислоты или щелочи. Solution of organic or inorganic substances, in which the pH level does not change when small quantities or acid of alkali are added.
2. Макроэлементы Macroelements	**Б.** Состояние динамического равновесия природной системы, поддерживаемое деятельностью регуляторных систем. State of dynamic equilibrium in a natural system, that is maintained due to activities of regulatory systems.
3. Микроэлементы Microelements	**В.** Химические элементы, являющиеся основой органических молекул. Basic chemical elements of organic molecules.
4. Гомеостаз Homeostasis	**Г.** Химические элементы, входящие в состав органических молекул в количестве, не превышающем 0,001 %. Trace substances and elements, which quantity in organic molecules doesn't exceed 0,001%.

5. Буферные растворы **Buffer solutions**	Д. Химические элементы, входящие в состав органических молекул в количестве, превышающем 1%. Chemical elements, which quantity in organic molecules is more than one percent.

Вопросы для обсуждения

? Каковы отличия вклада различных элементов в организацию живой и неживой природы?

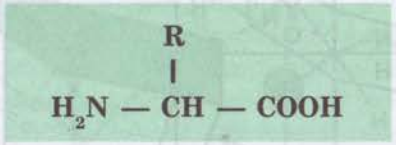
Как физико-химические свойства воды проявляются в обеспечении процессов жизнедеятельности клетки и целостного организма?

3.2. Органические вещества, входящие в состав клетки

Органические соединения составляют в среднем 20—30% массы клетки живого организма. К ним относятся биологические полимеры — белки, нуклеиновые кислоты и углеводы, а также жиры и ряд небольших молекул — гормонов, пигментов, АТФ и многих других. В различные типы клеток входит неодинаковое количество органических соединений. В растительных клетках преобладают сложные углеводы — полисахариды; в животных — больше белков и жиров. Тем не менее каждая из групп органических веществ в любом типе клеток выполняет сходные функции.

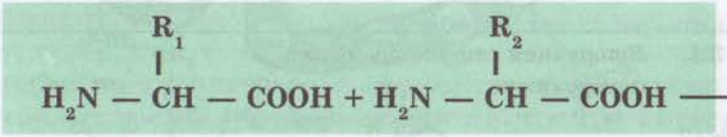
3.2.1. Биологические полимеры — белки

Среди органических веществ клетки белки занимают первое место как по количеству, так и по значению. У животных на них приходится около 50% сухой массы клетки. В организме человека встречаются 5 млн типов белковых молекул, отличающихся не только друг от друга, но и от белков других организмов. Несмотря на такое разнообразие и сложность строения они построены всего из 20 различных аминокислот. Общая формула их выглядит так:

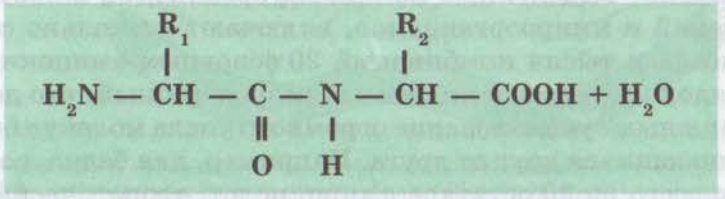


$$H_2N - \underset{\displaystyle R}{\underset{|}{CH}} - COOH$$

В левой части молекулы расположены группа H_2N^-, которая обладает свойствами основания; справа — группа —COOH — кислотная, характерная для всех органических кислот. Следовательно, аминокислоты — амфотерные соединения, совмещающие свойства и кислоты и основания. Этим обусловлена их способность взаимодействовать друг с другом. Соединяясь, молекулы аминокислот образуют связи между углеродом кислотной и азотом основной групп. Такие связи называются ковалентными, а в данном случае — **пептидными** связями:



$$H_2N - \underset{\displaystyle R_1}{\underset{|}{CH}} - COOH + H_2N - \underset{\displaystyle R_2}{\underset{|}{CH}} - COOH \longrightarrow$$



$$H_2N - \underset{\displaystyle R_1}{\underset{|}{CH}} - \underset{\displaystyle O}{\underset{\|}{C}} - \underset{\displaystyle H}{\underset{|}{N}} - \underset{\displaystyle R_2}{\underset{|}{CH}} - COOH + H_2O$$

Соединение двух аминокислот в одну молекулу называется дипептидом, трех аминокислот — трипептидом и т. д., а соединение, состоящее из 20 и более аминокислотных остатков, — *полипептидом*.

Аминокислоты имеют общий план строения, но отличаются друг от друга по строению радикала (R), которое весьма разнообразно. Например, у аминокислоты аланина радикал простой — CH_3, радикал цистеина содержит серу — CH_2SH, другие аминокислоты имеют более сложные радикалы.

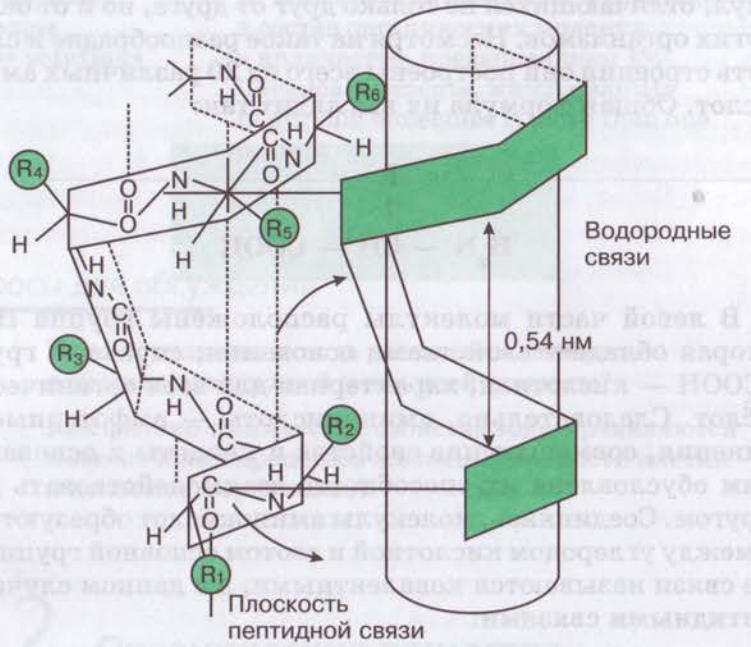


Рис. 3.1. *Вторичная структура белка — α-структура*

Белки, выделенные из живых организмов животных, растений и микроорганизмов, включают несколько сотен, а иногда и тысяч комбинаций 20 основных аминокислот. Порядок их чередования самый разнообразный, что делает возможным существование огромного числа молекул белка, отличающихся друг от друга. Например, для белка, состоящего всего из 20 остатков аминокислот, теоретически возможно около $2 \cdot 10^{18}$ вариантов различных белковых молекул, отличающихся чередованием аминокислот, а значит, и свойствами. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи принято называть **первичной структурой белка.**

Однако молекула белка в виде цепи аминокислотных остатков, последовательно соединенных между собой пептидными связями, еще не способна выполнять специфические функции. Для этого необходима более высокая структурная

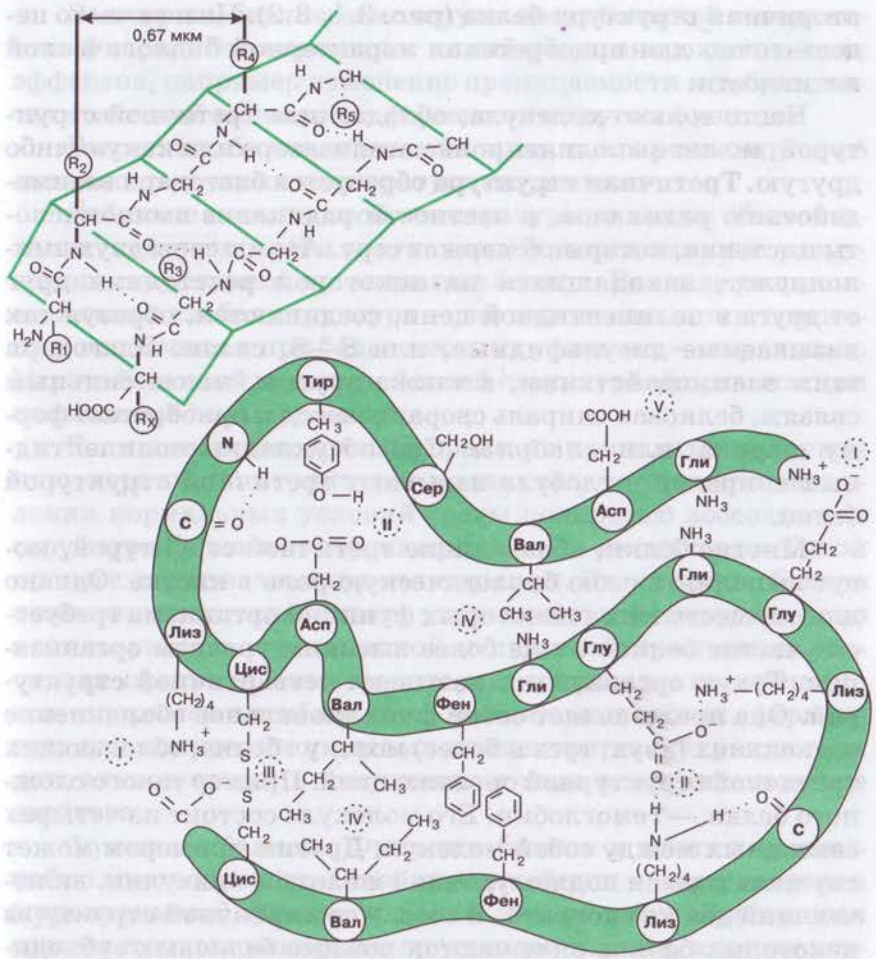


Рис. 3.2. *Вторичная структура белка* (β-*структура*) *— сверху. Третичная структура белка — внизу;*
I *— ионные взаимодействия,*
II *— водородные связи,*
III *— дисульфидные связи,*
IV *— гидрофобные взаимодействия,*
V *— гидратируемые группы*

организация. Путем образования водородных связей между остатками карбоксильных и аминогрупп разных аминокислот белковая молекула принимает вид *спирали* (α-структура) или складчатого слоя — «гармошки» (β-структура). Это

вторичная структура белка (рис. 3.1, 3.2). Но и ее часто недостаточно для приобретения характерной биологической активности.

Часто только молекула, обладающая третичной структурой, может выполнять роль катализатора или какую-либо другую. **Третичная структура** образуется благодаря взаимодействию радикалов, в частности радикалов аминокислоты цистеина, которые содержат серу. Атомы серы двух аминокислот, находящихся на некотором расстоянии друг от друга в полипептидной цепи, соединяются, образуя так называемые дисульфидные, или S—S, связи. Благодаря этим взаимодействиям, а также другим, менее сильным связям, белковая спираль сворачивается и приобретает форму шарика, или *глобулы*. Способ укладки полипептидных спиралей в глобуле называют третичной структурой белка.

Многие белки, обладающие третичной структурой, могут выполнять свою биологическую роль в клетке. Однако для осуществления некоторых функций организма требуется участие белков с еще более высоким уровнем организации. Такую организацию называют **четвертичной структурой.** Она представляет собой функциональное объединение нескольких (двух, трех и более) молекул белка, обладающих третичной структурной организацией. Пример такого сложного белка — гемоглобин. Его молекула состоит из четырех связанных между собой молекул. Другим примером может служить гормон поджелудочной железы — инсулин, включающий два компонента. В состав четвертичной структуры некоторых белков включаются помимо белковых субъединиц и разнообразные небелковые компоненты. Тот же гемоглобин содержит сложное гетероциклическое соединение, в состав которого входит железо.

Свойства белка. Белки, как и другие неорганические и органические соединения, обладают рядом физико-химических свойств, обусловленных их структурной организацией. Это во многом обусловливает функциональную активность каждой молекулы.

Во-первых, белки — преимущественно водорастворимые молекулы и, следовательно, могут проявлять свою функциональную активность только в водных растворах.

Во-вторых, белковые молекулы несут большой поверхностный заряд. Это определяет целый ряд электрохимических эффектов, например изменение проницаемости мембран, каталитической активности ферментов и других функций.

В-третьих, белки термолабильны, т. е. проявляют свою активность в узких температурных рамках.

Действие повышенной температуры, а также обезвоживание, изменение pH и другие воздействия вызывают разрушение структурной организации белков. Вначале разрушается самая слабая структура — четвертичная, затем третичная, вторичная и при более жестких условиях — первичная. Утрата белковой молекулой своей структурной организации называется *денатурацией*.

Если изменение условий среды не приводит к разрушению первичной структуры молекулы, то при восстановлении нормальных условий среды полностью воссоздается структура белка и его функциональная активность. Такой процесс носит название *ренатурации*. Это свойство белков полностью восстанавливать утраченную структуру широко используется в медицинской и пищевой промышленности для приготовления некоторых медицинских препаратов, например антибиотиков, вакцин, сывороток, ферментов; для получения пищевых концентратов, сохраняющих длительное время в высушенном виде свои питательные свойства.

Функции белков. Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны. Одна из важнейших — **пластическая (строительная) функция**: белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур.

Исключительно важное значение имеет **каталитическая роль** белков. Все биологические катализаторы — *ферменты* — вещества белковой природы, они ускоряют химические реакции, протекающие в клетке, в десятки и сотни тысяч раз.

Остановимся на этой важнейшей функции несколько подробнее. Термин *«катализ»*, который в биохимии встречается не менее часто, чем в химической промышленности, где широко используются катализаторы, буквально означает «развязывание», «освобождение». Вещества, относящие-

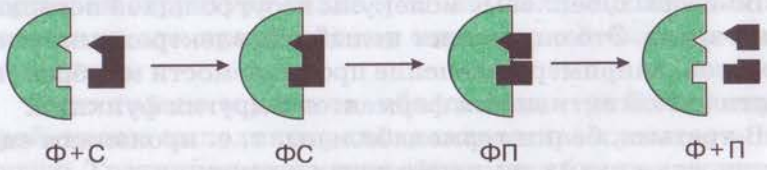


Рис. 3.3. *Взаимодействие фермента (Ф) с веществом (С), в результате чего образуются продукты реакции (П)*

ся к катализаторам, ускоряют химические превращения, причем состав самих катализаторов после реакции остается таким же, каким он был до реакции. Сущность каталитической реакции, несмотря на огромное разнообразие катализаторов и типов реакций, в которых они принимают участие, в основных чертах сводится к тому, что исходные вещества образуют с катализатором промежуточные соединения. Они сравнительно быстро превращаются в конечные продукты реакции, а катализатор восстанавливается в первоначальном виде. Ферменты — те же катализаторы. На них распространяются все законы катализа. Но ферменты имеют белковую природу, и это сообщает им особые свойства. Что же общего у ферментов с известными из неорганической химии катализаторами, например платиной, оксидом ванадия и другими неорганическими ускорителями реакций, а что их отличает? Один и тот же неорганический катализатор может применяться во многих различных производствах. Фермент же катализирует только одну реакцию или один вид реакций, т. е. он более *специфичен*, чем неорганический катализатор (рис. 3.3).

Температура всегда влияет на скорость химических реакций. Большинство реакций с неорганическими катализаторами идет при очень высоких температурах. При повышении температуры скорость реакции, как правило, увеличивается. Для ферментативных реакций это увеличение ограничено определенной (оптимальной) температурой (рис. 3.4). Дальнейшее повышение температуры вызывает изменения в структуре молекулы фермента (см. денатурация белков), ее активность снижается, а затем прекращается. Однако некоторые ферменты микроорганизмов, обнару-

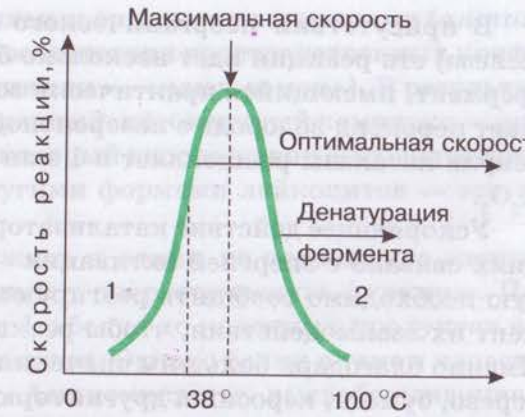


Рис. 3.4. *Влияние температуры на активность фермента:*
1 — увеличение,
2 — уменьшение скорости реакции

женных в водах горячих природных источников, не только выдерживают температуры, близкие к точке кипения воды, но даже проявляют в этих условиях свою максимальную активность.

Но и для таких ферментов температурные рамки довольно узки и определяются температурой среды, в которой обитают микроорганизмы. Для большинства же ферментов температурный оптимум близок к 35—40 °С.

Ферменты активны только при физиологических значениях кислотности раствора, т. е. при такой концентрации ионов водорода, которая совместима с жизнью и нормальным функционированием клетки, органа или системы.

Реакции с участием неорганических катализаторов протекают, как правило, при высоких давлениях, а ферменты работают при нормальном (атмосферном) давлении. И самое важное отличие ферментов от других катализаторов в том, что скорость реакций, катализируемых ферментами, в десятки тысяч, а иногда и в миллионы раз выше той скорости, которая может быть достигнута при участии неорганических катализаторов.

Известный всем пероксид водорода, применяемый в быту как отбеливающее и дезинфицирующее вещество, без катализаторов разлагается медленно:

$$H_2O_2 \rightarrow H_2O + O$$

В присутствии неорганического катализатора (солей железа) эта реакция идет несколько быстрее. А *каталаза* (фермент, имеющийся практически во всех клетках) разрушает пероксид водорода с невероятной скоростью: одна молекула каталазы расщепляет в 1 мин более 5 млн молекул H_2O_2.

Ускоряющее действие катализаторов в различных реакциях связано с энергией активации — той энергией, которую необходимо сообщить реагирующим молекулам в момент их взаимодействия, чтобы реакция стала возможной. Именно благодаря большим значениям энергии активации дерево, бумага, керосин и другие горючие вещества не загораются сами собой при комнатной температуре. Если же их нагреть в кислородной среде, то возможность загорания увеличится. Чем выше температура окружающей среды, тем меньше требуется затратить дополнительной энергии для того, чтобы горючие вещества воспламенились, и тем ниже, следовательно, энергия активации.

Регуляторная функция белков заключается в осуществлении ими контроля обменных процессов: инсулин, гормоны гипофиза и др.

Двигательная функция живых организмов обеспечивается специальными *сократительными белками*. Эти белки участвуют во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и движение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных, движение листьев у растений и др.

Транспортная функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода к гемоглобину) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела. Специальные транспортные белки перемещают РНК, синтезированные в клеточном ядре, в цитоплазму. Широко представлены транспортные белки в наружных мембранах клеток, они переносят различные вещества из окружающей среды в цитоплазму.

При поступлении в организм чужеродных белков или микроорганизмов в белых кровяных тельцах — лейкоцитах — образуются особые белки — *антитела*. Они связываются с несвойственными организму веществами (*антигенами*) по принципу соответствия пространственных конфигураций молекул (принцип — «ключ-замок»). В результате этого образуется безвредный, нетоксичный комплекс — *«антиген-антитело»*, который впоследствии фагоцитируется и переваривается другими формами лейкоцитов — это **защитная функция.**

Белки могут служить и одним из источников энергии в клетке, т. е. выполняют **энергетическую функцию.** При полном расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии. Однако белки в таком качестве используются редко. Аминокислоты, высвобождающиеся при расщеплении белковых молекул, участвуют в реакциях пластического обмена для построения новых белков.

Опорные точки



1. **Первичная структура белка определяется генотипом.**
2. **Вторичная, третичная и четвертичная структурная организация белка зависит от первичной структуры.**
3. **Все биологические катализаторы — ферменты — имеют белковую природу.**
4. **Белковые молекулы обеспечивают иммунологическую защиту организма от чужеродных веществ.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какие органические вещества входят в состав клетки?
2. Из каких простых органических соединений состоят белки?
3. Что такое пептиды?
4. Что такое первичная структура белка?
5. Как образуются вторичная, третичная структуры белка?

6. Что такое денатурация белка?
7. Какие функции белков вам известны?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

3.2.2. Органические молекулы — углеводы

Углеводы, или **сахариды**, — органические вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$. У большинства углеводов число молекул воды соответствует количеству атомов углерода. Поэтому эти вещества и были названы углеводами.

В животной клетке углеводы находятся в количествах, не превышающих 1—2, иногда 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (клубни картофеля, семена и т. д.). Углеводы бывают простыми и сложными.

Простые углеводы называют *моносахаридами*. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называют триозами (3 атома), тетрозами (4), пентозами (5) или гексозами (6 атомов углерода). Из шестиуглеродных моносахаридов — гексоз — наиболее важны *глюкоза*, *фруктоза* и *галактоза*. Глюкоза содержится в крови (0,08—0,12%). Пентозы — *рибоза* и *дезоксирибоза* — входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ.

Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение называют **дисахаридом**. К дисахаридам относятся пищевой сахар — *сахароза*, получаемый из тростника или сахарной свеклы, который состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы, и *молочный сахар*, образуемый молекулами глюкозы и галактозы.

Сложные углеводы, образованные многими моносахаридами, называют *полисахаридами*. Мономерами таких полисахаридов, как крахмал, гликоген, целлюлоза, является глюкоза. Полисахариды, как правило, — разветвленные полимеры.

Углеводы выполняют две основные функции: **строительную и энергетическую**. Например, *целлюлоза* образует стенки растительных клеток; сложный полисахарид *хитин* — главный структурный компонент наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин выполняет и у грибов.

Углеводы играют роль основного источника энергии в клетке. В процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж. Крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служат энергетическим резервом — **запасающая функция** углеводов.

Опорные точки

1. **Наибольшее количество углеводов содержится в растительных клетках.**
2. **Моносахариды являются основным источником энергии для большинства живых организмов.**
3. **Полисахарид — целлюлоза — входит в состав клеточных стенок прокариот и растений.**
4. **Хитин образует наружный скелет членистоногих и клеточные оболочки грибов.**

Вопросы для повторения и задания

1. Какие химические соединения называют углеводами?
2. Какие клетки наиболее богаты углеводами?
3. Что такое моносахариды? Приведите примеры.
4. Что такое дисахариды? Приведите примеры.
5. Какой простой углевод служит мономером крахмала, гликогена, целлюлозы?
6. Перечислите функции углеводов.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

3.2.3. Органические молекулы — жиры и липоиды

Жиры (липиды) представляют собой соединения высокомолекулярных жирных кислот и трехатомного спирта глицерина. Жиры не растворяются в воде, они гидрофобны (от греч. hydor — вода и phobos — страх). В клетках всегда есть и другие сложные гидрофобные жироподобные вещества, называемые липоидами.

Содержание жира в клетке колеблется в пределах 5—15% от массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира возрастает до 90%. Накапливаясь в клетках жировой ткани животных, в семенах и плодах растений, жир служит запасным источником энергии.

Важна роль жиров и как растворителей гидрофобных органических соединений, необходимых для нормального протекания биохимических превращений в организме.

Три жирные кислоты

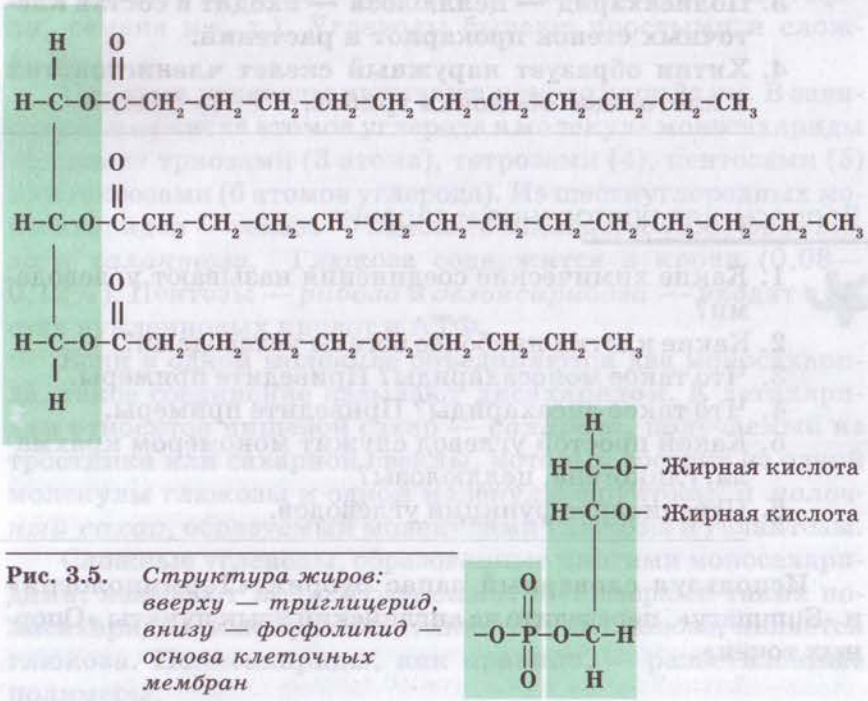


Рис. 3.5. *Структура жиров: вверху — триглицерид, внизу — фосфолипид — основа клеточных мембран*

Жиры и липоиды выполняют и **строительную** функцию, они входят в состав клеточных мембран (рис. 3.5). Благодаря плохой теплопроводности жир способен выполнять функцию **теплоизолятора**. У некоторых животных (тюлени, киты) он откладывается в подкожной жировой ткани, которая у китов образует слой толщиной до 1 м.

Одна из основных функций жиров — **энергетическая**. В ходе расщепления 1 г жиров до CO_2 и H_2O освобождается большое количество энергии — 38,9 кДж и 1,2 г воды.

Образование некоторых липоидов предшествует синтезу ряда гормонов, например гормонов коры надпочечников. Следовательно, этим веществам присуща и функция **регуляции обменных процессов**.

Summary



Organic substances form in average 20 to 30% of the cell composition in a living organism. They include various biopolymers — proteins, nucleic acids, carbohydrates, as well as fats, enzymes, pigments, ATF, etc. Different types of cells are formed by different quantities of these organic compounds. Thus, carbohydrates prevail in plant cells, while animal cells include more proteins and fats. Nevertheless, each group of organic substances plays a definite role in the cells of all the organisms.

Опорные точки



1. **Фосфолипиды являются основой биологических мембран.**
2. **Как растворители жиры обеспечивают проникновение в организм жирорастворимых веществ, например витаминов D, E, A.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое жиры?
2. Опишите их химический состав.

3. Какие функции выполняют жиры?
4. В каких клетках и тканях наиболее велико количество жиров?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Первичная структура белков **Primary structure of proteins**	**А.** Последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи, определенная генотипом. A succession of aminoacid residues in a polypeptid chain definied by the genotype.
2. Денатурация **Denaturation**	**Б.** Процесс восстановления структурной организации белковой молекулы. A process of reconstruction of the peptid molecular's structural organization.
3. Ренатурация **Renaturation**	**В.** Процесс утраты белковой молекулой своей структурной организации. A process of peptid molecular's lossing its structural organization.
4. Активный центр фермента **The active centre**	**Г.** Часть молекулы фермента, ответственная за присоединение и преобразование веществ. The part of the ferment's molecule responsible for joïning and transforming substances.
5. Углеводы **Carbohydrate**	**Д.** Группа органических соединений, представляющих собой полициклические спирты, кетоны или кислоты. The group of organic combinations being polycyclic spirits, ketons and acids.
6. Липиды **Lipide**	**Е.** Группа органических соединений, представляющих собой эфиры спиртов и жирных кислот, а также других компонентов. The group of organic combinations being ethers of spirits and fat acids or other compounds.
7. Стероиды **Steroids**	**Ж.** Группы органических соединений, общая формула которых $C_n(H_2O)_m$. Groups of organic combinations, joined by the common formula $C_n(H_2O)_m$.

Вопросы для обсуждения

Чем определяется специфичность деятельности биологических катализаторов — ферментов?

Каков механизм действия рецепторов клеточной поверхности?

Как моносахариды объединяются в полимеры?

Какие моносахариды входят в состав ди- и полисахаридов?

В чем заключается биологическое значение липоидов?

3.2.4. Биологические полимеры — нуклеиновые кислоты

Значение нуклеиновых кислот в клетке очень велико. Особенности их химического строения обеспечивают возможность хранения, переноса и передачи по наследству дочерним клеткам информации о структуре белковых молекул, которые синтезируются в каждой ткани на определенном этапе индивидуального развития.

Поскольку большинство свойств и признаков обусловлено белками, то понятно, что стабильность нуклеиновых кислот — важнейшее условие нормальной жизнедеятельности клеток и целых организмов. Любые изменения строения нуклеиновых кислот влекут за собой изменения структуры клеток или активности физиологических процессов в них, влияя таким образом на жизнеспособность.

Изучение структуры нуклеиновых кислот, которую впервые установили американский биолог Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик, имеет исключительно важное значение для понимания наследования признаков у организмов и закономерностей функционирования как отдельных клеток, так и клеточных систем — тканей и органов.

Существуют два типа нуклеиновых кислот: ДНК и РНК.

Дезоксирибонуклеиновая кислота — ДНК. ДНК — биологический полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей, соединенных друг с другом. ДНК — полимер с очень большой молекулярной массой.

Мономеры, составляющие каждую из цепей ДНК, носят название **нуклеотидов** (рис. 3.6). Они представляют собой сложные органические соединения, включающие **азотистые основания**: *аденин* (А) или *тимин* (Т), *цитозин* (Ц) или *гуанин* (Г), пятиатомный сахар — **пентозу** — *дезоксирибозу*, по имени которой получила название и сама ДНК, а также **остаток фосфорной кислоты**. В одну молекулу может входить 10^8 и более нуклеотидов.

В каждой цепи нуклеотиды соединяются между собой путем образования фосфодиэфирных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Объединяются две цепи в единую молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азо-



Рис. 3.6. *Схема строения нуклеотида*

тистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. Количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаковое, и вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание **А** одной цепи полинуклеотидов всегда связано с **Т** другой цепи, а **Г** — тремя водородными связями с азотистым основанием **Ц** противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А—Т и Г—Ц, называется **комплементарностью** (рис. 3.7). Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т–Ц–А–Т–Г), то благодаря принципу комплементарности (дополнительности) станет известна и последовательность оснований противоположной цепи (А–Г–Т–А–Ц).

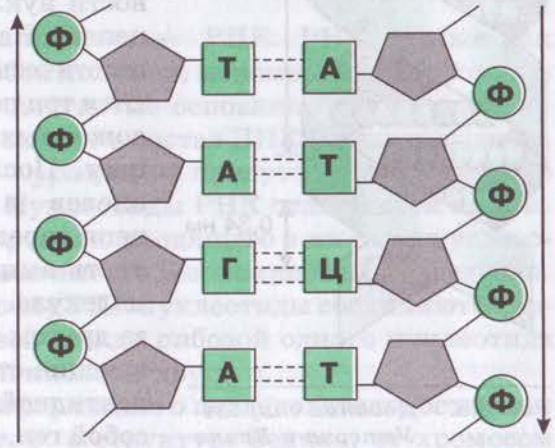


Рис. 3.7. *Комплементарное соединение полинуклеотидных цепей ДНК*

Цепи нуклеотидов образуют правозакрученные объемные спирали по 10 пар оснований в каждом витке. Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна таковой в другой, т. е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправленны, или *антипараллельны*. Сахарофосфатные группировки нуклеотидов находятся снаружи, а комплементарно связанные нуклеотиды — внутри. Цепи закручиваются вокруг друг друга, а также вокруг общей оси и образуют двойную спираль (рис. 3.8). Такая структура молекулы поддерживается в основном водородными связями.

При соединении с определенными белками — гистонами — степень спирализации молекулы повышается. Молекула утолщается и укорачивается (рис. 3.9). В дальнейшем спирализация достигает максимума, возникает спираль еще более высокого уровня — *суперспираль*. При этом молекула становится различима в световой микроскоп как вытянутое, хорошо окрашиваемое тельце — **хромосома**.

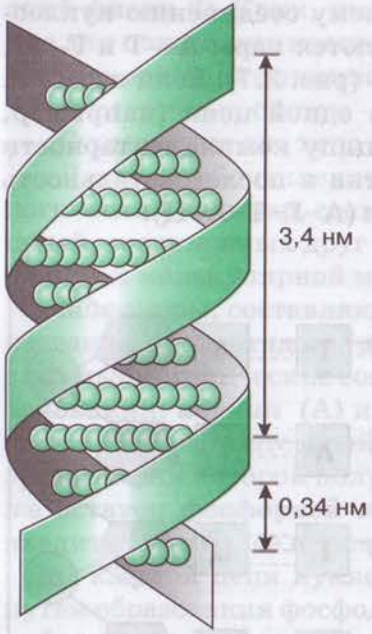


Рис. 3.8. *Двойная спираль Уотсона и Крика*

Функции ДНК. Дезоксирибонуклеиновая кислота выполняет чрезвычайно важные функции, необходимые как для поддержания, так и для воспроизведения жизни.

Во-первых, это хранение наследственной информации, которая заключена в последовательности нуклеотидов одной из ее цепей. Наименьшей единицей генетической информации являются три последовательно расположенных нуклеотида — **триплет**. Последовательность триплетов в полинуклеотидной цепи определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле. Расположенные друг за другом триплеты, обусловливающие структуру одной полипептидной цепи, представляют собой **ген**.

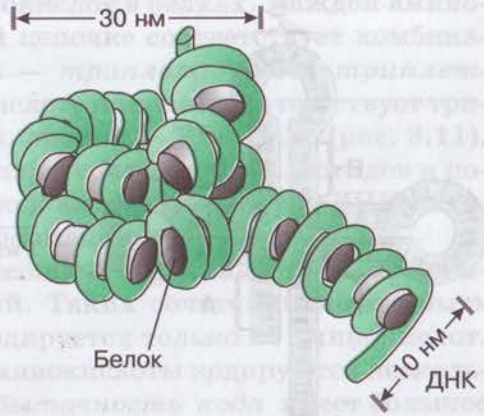


Рис. 3.9. *Образование суперспирали ДНК*

Вторая функция ДНК — передача наследственной информации из поколения в поколение. Она осуществляется благодаря редупликации материнской молекулы и последующего распределения дочерних молекул между клетками-потомками (см. гл. 5). Именно двухцепочечная структура молекул ДНК определяет возможность образования абсолютно идентичных дочерних молекул при редупликации.

Наконец, ДНК участвует в качестве матрицы в процессе передачи генетической информации из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка. При этом на одной из ее цепей по принципу комплементарности из нуклеотидов окружающей молекулу среды синтезируется молекула информационной РНК.

Рибонуклеиновая кислота — РНК. РНК, так же как ДНК, представляет собой полимер, мономерами которого являются нуклеотиды. Азотистые основания трех нуклеотидов те же самые, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин), четвертое — *урацил* — присутствует в молекуле РНК вместо тимина. Нуклеотиды РНК отличаются от нуклеотидов ДНК и по строению входящего в их состав углевода: они включают в себя вместо дезоксирибозы другую пентозу — *рибозу*. В цепочку РНК нуклеотиды соединяются путем образования связей между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого.

РНК переносят информацию о последовательности аминокислот в белках, т. е. о структуре белков, от хромосом

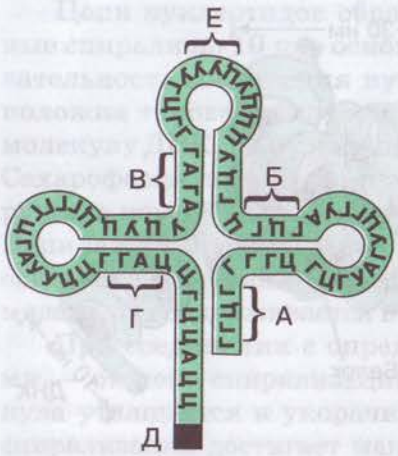


Рис. 3.10. *Структура т-РНК:* **А, Б, В, Г** — *участки комплементарного соединения,* **Д** — *участок соединения с аминокислотой,* **Е** — *антикодон*

к месту их синтеза, и участвуют в синтезе белков. По структуре различают двухцепочечные и одноцепочечные РНК. Двухцепочечные РНК являются хранителями генетической информации у ряда вирусов (см. гл. 5), т. е. выполняют у них функции хромосом.

Существует несколько видов одноцепочечных РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или местонахождением в клетке.

Большую часть РНК цитоплазмы (до 80—90%) составляет **рибосомальная РНК** (р-РНК), содержащаяся в рибосомах. Молекулы р-РНК относительно невелики и состоят из 3—5 тыс. нуклеотидов.

Молекулы **информационной** РНК (и-РНК) могут состоять из 300—30 000 нуклеотидов. Длина РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы.

Транспортные РНК (т-РНК) включают 76—85 нуклеотидов и выполняют несколько функций (рис. 3.10). Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, «узнают» (по принципу комплементарности) триплет и-РНК, соответствующий переносимой аминокислоте, осуществляют точную ориентацию аминокислоты на рибосоме.

Генетический код. Огромное количество отобранных эволюцией уникальных сочетаний аминокислот воспроизводится путем синтеза нуклеиновых кислот с такой последовательностью азотистых оснований, которая соответствует

последовательности аминокислот в белках. Каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех нуклеотидов — *триплет* — это *триплетность кода*. Так, аминокислоте цистеину соответствует триплет АЦА, валину — ЦАА, лизину — ТТТ и т. д. (рис. 3.11). Таким образом, определенные сочетания нуклеотидов и последовательность их расположения в молекуле ДНК являются кодом, несущим информацию о структуре белка.

Код включает все возможные сочетания трех (из четырех) азотистых оснований. Таких сочетаний может быть $4^3 = 64$, в то время как кодируется только 20 аминокислот. В результате некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами. Эта *избыточность кода* имеет большое значение для повышения надежности передачи генетической информации. Например, аминокислоте аргинину могут соответствовать триплеты ГЦА, ГЦТ, ГЦЦ и т. д. Понятно, что случайная замена третьего нуклеотида в этих триплетах никак не отразится на структуре синтезируемого белка.

В каждой молекуле ДНК, состоящей из миллионов нуклеотидных пар, записана информация о последовательности аминокислот в сотнях различных белков. Каким же образом участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре одного белка, отграничивается от других участков? Существуют триплеты, функцией которых является запуск синтеза полинуклеотидной цепочки, и триплеты, которые прекращают синтез, т. е. служат «знаками препинания». Одно из основных свойств кода — его *специфичность*. Нет случаев, когда один и тот же триплет соответствовал бы более чем одной аминокислоте. Код универсален для всех живых организмов и никогда *не перекрывается*, т. е. кодирующие аминокислоты триплеты — *кодоны* ДНК транскрибируются — передаются в виде информации триплетов (кодонов) и-РНК — всегда целиком. При считывании информации с молекулы ДНК невозможно использование азотистого основания одного триплета в комбинации с основаниями другого триплета.

Для того чтобы синтезировался белок, информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа — **транскрипцию и трансляцию.**

Второе основание

Первое основание	Второе: А	Второе: Г	Второе: Т	Второе: Ц	Третье основание
А	ААА Фен	АГА Сер	АТА Тир	АЦА Цис	А
	ААГ Фен	АГГ Сер	АТГ Тир	АЦГ Цис	Г
	ААТ Лей	АГТ Сер	АТТ Стоп	АЦТ Стоп	Т
	ААЦ Лей	АГЦ Сер	АТЦ Стоп	АЦЦ Три	Ц
Г	ГАА Лей	ГГА Про	ГТА Гис	ГЦА Арг	А
	ГАГ Лей	ГГГ Про	ГТГ Гис	ГЦГ Арг	Г
	ГАТ Лей	ГГТ Про	ГТТ Глн	ГЦТ Арг	Т
	ГАЦ Лей	ГГЦ Про	ГТЦ Глн	ГЦЦ Арг	Ц
Т	ТАА Илей	ТГА Тре	ТТА Асн	ТЦА Сер	А
	ТАГ Илей	ТГГ Тре	ТТГ Асн	ТЦГ Сер	Г
	ТАТ Илей	ТГТ Тре	ТТТ Лиз	ТЦТ Арг	Т
	ТАЦ Мет	ТГЦ Тре	ТТЦ Лиз	ТЦЦ Арг	Ц
Ц	ЦАА Вал	ЦГА Ала	ЦТА Асп	ЦЦА Гли	А
	ЦАГ Вал	ЦГГ Ала	ЦТГ Асп	ЦЦГ Гли	Г
	ЦАТ Вал	ЦГТ Ала	ЦТТ Глу	ЦЦТ Гли	Т
	ЦАЦ Вал	ЦГЦ Ала	ЦТЦ Глу	ЦЦЦ Гли	Ц

Рис. 3.11. *Генетический код в последовательности кодонов ДНК: Фен — фенилаланин, Лей — лейцин, Илей — изолейцин, Мет — метионин, Вал — валин, Тир — тирозин, Гис — гистидин, Глн — глутамин, Лиз — лизин, Асн — аспарагин, Глу — глутаминовая кислота, Цис — цистеин, Три — триптофан, Арг — аргинин, Сер — серин, Гли — глицин, Про — пролин, Тре — треонин, Ала — аланин, Асп — аспарагиновая кислота. Стоп — конец синтеза определенного белка*

Summary

Nucleic acids are complicated biopolymers, which ensure the most important properties of living beings — heredity and variability. DNA is carrying hereditary information, enfolded in specific combinations of molecules in polinucleotide chains. With the help of RNA this information is realized in the process of synthesis of specific albuminous molecules. In turn, proteins of specific structure take part in creating other organic substances.

Опорные точки

1. **Нуклеиновые кислоты преимущественно локализованы в клеточном ядре.**
2. **Дезоксирибонуклеиновая кислота — нерегулярный линейный полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей.**
3. **Наследственная информация заключена в последовательности нуклеотидов ДНК.**
4. **Редупликация ДНК обеспечивает передачу наследственной информации из поколения в поколение.**

Вопросы для повторения и задания

1. Что такое нуклеиновые кислоты?
2. Какие простые органические соединения служат элементарной составной частью нуклеиновых кислот?
3. Какие типы нуклеиновых кислот вы знаете?
4. Чем различаются строения молекул ДНК и РНК?
5. Назовите функции ДНК.
6. Какие виды РНК имеются в клетке?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. ДНК **DNA**	**А.** Участок молекулы т-РНК, включающий три последовательно расположенных нуклеотида (триплет), взаимодействующий с кодоном и-РНК. The part of t-RNA molecule, that includes three concecutive nucleotides (triplet), interacting with codon of i-RNA.
2. РНК **RNA**	**Б.** Существование нескольких кодонов для одной и той же аминокислоты. The existence of several codons for the same aminoacid.
3. Кодон **Codon**	**В.** Низкомолекулярные органические соединения различной химической природы, многие из которых являются предшественниками активных центров ферментов. Low-molecular organic substances of different chemical nature, many of which are predecessors of active centres in enzymes.
4. Антикодон **Anticodon**	**Г.** Двухцепочечный биологический полимер, мономерами которого являются нуклеотиды, содержащие дезоксирибозу. Double-strand biological polymers, in which monomers are nucleotides containing desoxyribose.

5. Специфичность кода **Specificity of genetic code**	**Д.** Сочетание трех последовательно расположенных нуклеотидов (триплет) в молекуле ДНК или и-РНК, определяющее положение в полипептидной цепи определенной аминокислоты. Combination of three consecutive nucleotides (triplet) in DNA or i-RNA, that determines the position of definite aminoacid in a polypeptide chain.
6. Избыточность кода **Redundancy of genetic code**	**Е.** Одноцепочечный, линейный биологический полимер, мономерами которого являются нуклеотиды, содержащие рибозу. One-chained linear biological polymer, in which monomers are nucleotides containing ribose.
7. Витамины **Vitamins**	**Ж.** Строгое соответствие кодону ДНК определенной аминокислоты. Strict correspondence of a definite aminoacid to a certain codon of DNA.

Вопросы для обсуждения

? В чем заключается биологическая роль двухцепочечности молекул ДНК, выполняющих функции хранителя наследственной информации?

Какой процесс лежит в основе передачи наследственной информации из поколения в поколение? из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка?

Обзор изученного материала главы 3

Основные положения

В состав молекул живого вещества входят практически все химические элементы, но на 98% органические молекулы состоят из C, H, O, N, S и P.

Вода как полярный растворитель служит средой, где протекают все биохимические превращения.

Нерегулярные линейные биологические полимеры — белки выполняют множество функций, среди которых наиболее важны каталитическая и пластическая.

Углеводы: моносахариды и полисахариды главным образом являются источником энергии для химических процессов, протекающих в организме. У растений и прокариот полисахарид целлюлоза входит в состав клеточных стенок.

Жиры — основа всех биологических мембран клеток прокариотических и эукариотических организмов. Важна также энергетическая роль липидов и их способность растворять гидрофобные соединения.

Дезоксирибонуклеиновая кислота — биологический полимер, мономером которого является нуклеотид. ДНК — хранитель наследственной информации — участвует в ее передаче из поколения в поколение и к месту синтеза белка.

При участии РНК осуществляется реализация генетической информации.

Проблемные области

Что является наследственным материалом у некоторых вирусов, не содержащих ДНК? Как происходит реализация наследственной информации у этих организмов?

Почему у некоторых животных основным источником энергии является не глюкоза, а жир?

Каково значение витаминов и других низкомолекулярных органических соединений в жизнедеятельности организмов?

Прикладные аспекты

Каковы пути решения задач в области генетической инженерии, существующие в настоящее время?

Как можно использовать каталитические функции белковых молекул в народном хозяйстве?

Задания

Охарактеризуйте свойства генетического кода.

Каковы пути передачи наследственной информации в биологических системах?

Глава 4

Метаболизм – основа существования живых организмов

Рост, размножение, подвижность, возбудимость, способность реагировать на изменение внешней среды — все эти свойства живого в конечном счете неразрывно связаны с определенными химическими превращениями, без которых ни одно из этих проявлений жизнедеятельности не могло бы осуществиться.

Академик В. А. Энгельгардт

В клетках непрерывно идут процессы биологического синтеза. С помощью ферментов из простых низкомолекулярных веществ образуются сложные высокомолекулярные соединения: из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов — сложные углеводы, из азотистых оснований и сахаров — нуклеотиды, а из них — нуклеиновые кислоты. Совокупность реакций биосинтеза называется пластическим обменом или ассимиляцией. Процессом, противоположным синтезу, является диссимиляция — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биологического синтеза.

Биосинтетические реакции отличаются видовой и индивидуальной специфичностью. Структура синтезируемых крупных органических молекул определяется последовательностью нуклеотидов в ДНК, т. е. генотипом. Обменные процессы обеспечивают постоянство внутренней среды организма — **гомеостаз** — в непрерывно меняющихся условиях существования.

Этой задаче подчинены и процессы синтеза — пластический обмен и реакции распада, в результате которых высвобождается энергия, аккумулирующаяся в макроэргических связях АТФ. Синтезированные вещества используются в процессе роста для построения клеток и их органоидов и для замены израсходованных или разрушенных молекул. Все реакции синтеза идут с поглощением энергии.

4.1. Анаболизм

Совокупность реакций биологического синтеза называется *пластическим обменом* или *анаболизмом* (от греч. anabole — подъем). Название этого вида обмена отражает его сущность: из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются вещества, подобные веществам клетки, т. е. происходит *ассимиляция*.

Все процессы метаболизма в клетке и целом организме протекают под контролем наследственного аппарата. Можно сказать, что все они являются результатом реализации генетической информации, имеющейся в клетке.

Рассмотрим один из важнейших процессов проявления наследственной информации в ходе пластического обмена — биосинтез белков.

Реализация наследственной информации — биосинтез белков

Как уже отмечалось, все многообразие свойств белковых молекул в конечном счете определяется первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислот.

Для того чтобы синтезировался белок, информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре

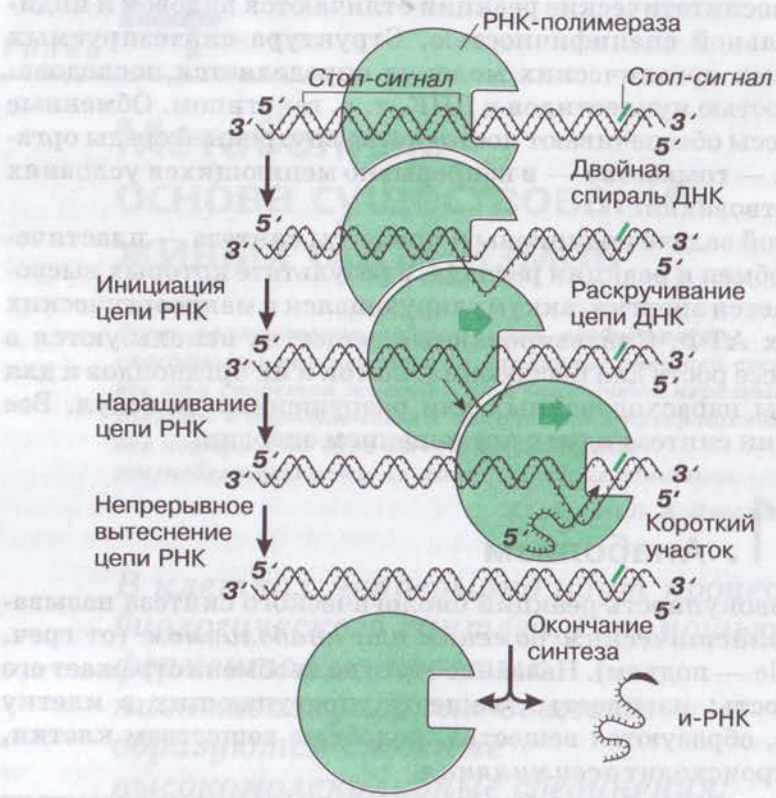


Рис. 4.1. *Транскрипция*

должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа **транскрипцию** и **трансляцию**.

Транскрипция (от лат. transcriptio — переписывание) информации происходит путем синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует (комплементарна) последовательности нуклеотидов матрицы — полинуклеотидной цепи ДНК. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза, выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизмы завершения процесса. Так образуется информационная РНК (рис. 4.1).

Трансляция (от лат. translatio — передача). Следующий этап биосинтеза — перевод информации, заключенной в последовательности нуклеотидов (последовательности кодонов) молекулы и-РНК в последовательность аминокислот полипептидной цепи — трансляция.

У прокариот (бактерий и синезеленых), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой и-РНК сразу же после ее отделения от ДНК или даже до полного завершения ее синтеза. У эукариот и-РНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой РНК. Кроме транспорта и-РНК к рибосомам эти белки защищают и-РНК от повреждающего действия цитоплазматических ферментов. В цитоплазме на один из концов и-РНК (именно на тот, с которого начинался синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинает синтез полипептида.

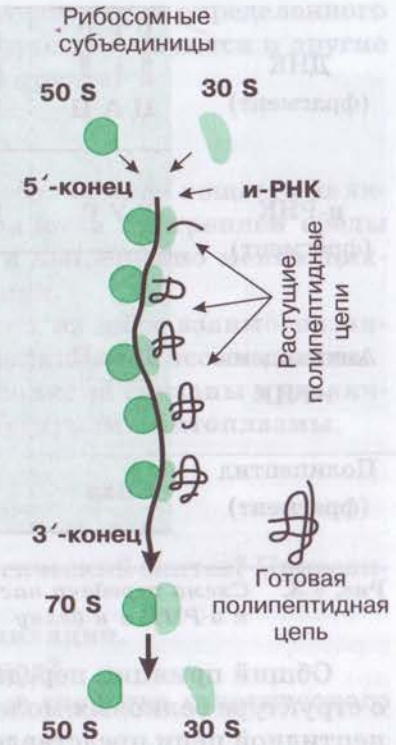


Рис. 4.2. *Трансляция*

Рибосома перемещается по молекуле и-РНК не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом (рис. 4.2). По мере перемещения рибосомы по молекуле и-РНК к полипептидной цепочке одна за другой пристраиваются аминокислоты, соответствующие триплетам и-РНК. Точное соответствие аминокислоты коду триплета и-РНК обеспечивается т-РНК. Для каждой аминокислоты существует своя т-РНК, один из триплетов которой — *антикодон* — комплементарен строго определенному триплету и-РНК. Точно также каждой аминокислоте соответствует свой фермент, присоединяющий ее к т-РНК.



Рис. 4.3. *Схема передачи наследственной информации от ДНК к и-РНК и к белку*

Общий принцип передачи наследственной информации о структуре белковых молекул в процессе биосинтеза полипептидной цепи представлен на рисунке 4.3.

После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы и-РНК, сворачивается в спираль, а затем приобретает третичную структуру, свойственную данному белку.

Молекула и-РНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, так же, как рибосома. Описание трансляции и транскрипции дано здесь очень упрощенно. Следует помнить, что биосинтез белков — процесс чрезвычайно сложный, связанный с участием многих ферментов и затратой большого количества энергии, значительно превышающего количество энергии образующихся пептидных связей. Поразительная сложность системы биосинтеза и ее высокая энергоемкость обеспечивают высокую точность и упорядоченность синтеза полипептидов.

Биологический синтез небелковых молекул в клетке осуществляется в три этапа. Вначале реализуется информация о структуре специфического белка-фермента, а затем при помощи этого фермента образуется молекула определенного углевода или липида. Сходным путем образуются и другие молекулы: витамины, гормоны и другие.

Опорные точки

1. **Основной задачей процессов обмена веществ является поддержание постоянства внутренней среды организма (гомеостаза) в непрерывно меняющихся условиях существования.**
2. **Метаболизм складывается из двух взаимосвязанных процессов — ассимиляции и диссимиляции.**
3. **В клетке процессы метаболизма связаны с различными мембранными структурами цитоплазмы.**

Вопросы для повторения и задания

1. В чем заключается биологический синтез? Приведите примеры.
2. Дайте определение ассимиляции.
3. Что такое генетический код?
4. Сформулируйте основные свойства генетического кода.
5. Где синтезируются рибонуклеиновые кислоты?
6. Где происходит синтез белка?
7. Расскажите, как осуществляется синтез белка.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

4.2. Энергетический обмен — катаболизм

Процессом, противоположным синтезу, является диссимиляция — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют еще *энергетическим обменом клетки* или *катаболизмом* (от греч. katabole — разрушение).

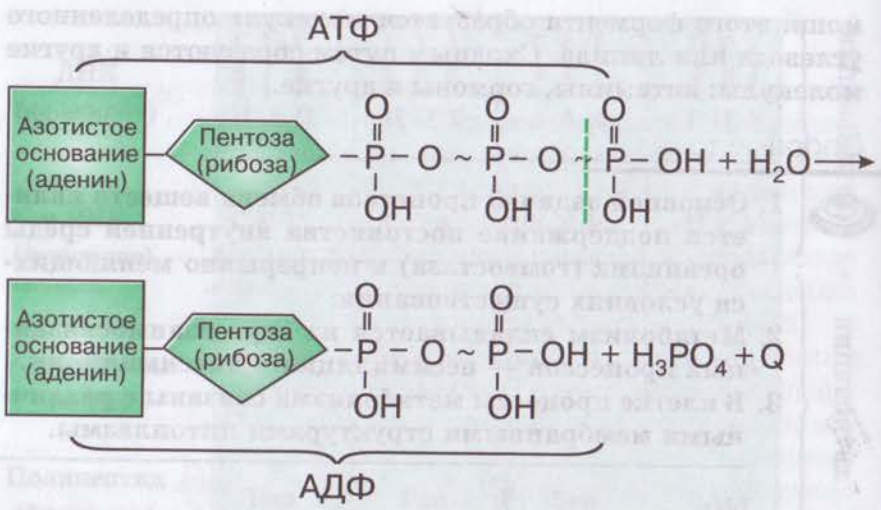


Рис. 4.4. *Схема строения АТФ и превращения ее в АДФ*

Химическая энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекулах органических соединений. Например, при разрыве такой химической связи, как пептидная, освобождается около 12 кДж на 1 моль. В глюкозе количество потенциальной энергии, заключенной в связях между атомами С, Н и О, составляет 2800 кДж на 1 моль (т. е. на 180 г глюкозы). При расщеплении глюкозы энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов согласно итоговому уравнению:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 2800\ кДж$$

Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется, т. е. накапливается в богатых энергией фосфатных связях АТФ.

Именно АТФ обеспечивает энергией все виды клеточных функций: биосинтез, механическую работу (деление клетки, сокращение мышц), активный перенос веществ через мембраны, поддержание мембранного потенциала в процессе проведения нервного импульса, выделение различных секретов.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты (рис. 4.4).

Аденин, рибоза и первый фосфат образуют аденозинмонофосфат (АМФ). Если к первому фосфату присоединяется второй, получается аденозиндифосфат (АДФ). Молекула с тремя остатками фосфорной кислоты (АТФ) наиболее энергоемка. Отщепление концевого фосфата АТФ сопровождается выделением 40 кДж вместо 12 кДж, выделяемых при разрыве обычных химических связей.

Благодаря богатым энергией связям в молекулах АТФ клетка может накапливать большое количество энергии в очень небольшом пространстве и расходовать ее по мере надобности. Синтез АТФ идет главным образом в митохондриях. Отсюда молекулы АТФ поступают в разные участки клетки, обеспечивая энергией процессы метаболизма.

Этапы энергетического обмена. Энергетический обмен обычно делят на три этапа. Первый этап — *подготовительный*. На этом этапе молекулы ди- и полисахаридов, жиров, белков распадаются на мелкие молекулы — глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты; крупные молекулы нуклеиновых кислот — на нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап — *бескислородный*. Он называется также анаэробным дыханием (гликолизом) или *брожением*. Термин «брожение» обычно применяют по отношению к процессам, протекающим в клетках микроорганизмов или растений. Образующиеся на этом этапе в цитоплазме клеток вещества при участии ферментов подвергаются дальнейшему расщеплению. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ. В суммарном виде это выглядит так:

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 2АТФ + 2H_2O$$

У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение):

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + 2АТФ + 2H_2O$$

У других микроорганизмов гликолиз может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и т. д.

Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде химической связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальная рассеивается в виде теплоты.

Третий этап энергетического обмена — *стадия аэробного дыхания*, или *кислородного расщепления*. Реакции этой стадии энергетического обмена осуществляются в митохондриях. При доступе кислорода к клетке образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества окисляются до конечных продуктов — H_2O и CO_2. Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и аккумуляцией ее в молекулах АТФ. Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:

$$2C_3H_6O_3 + 6O_2 + 36H_3PO_4 + 36АДФ \rightarrow 6CO_2 + 42H_2O + 36АТФ$$

Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

По способу получения энергии все организмы делятся на две группы — автотрофные и гетеротрофные.

4.3. Автотрофный тип обмена веществ

Автотрофы — это организмы, осуществляющие питание (т. е. получающие энергию) за счет неорганических соединений. К ним относятся некоторые бактерии и все зеленые растения. В зависимости от того, какой источник энергии используется автотрофными организмами для синтеза органических соединений, их делят на две группы: фототрофы и хемотрофы.

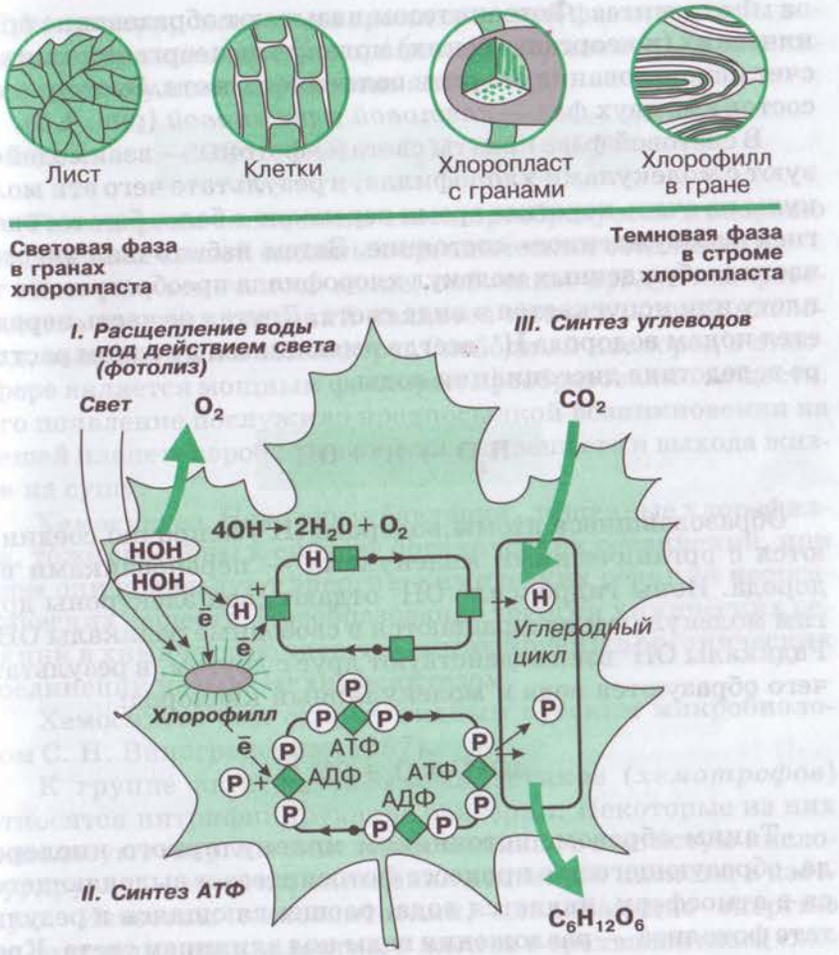


Рис. 4.5. *Схема процесса фотосинтеза*

Для фототрофов источником энергии служит свет, а хемотрофы используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях. Зеленые растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в хлоропластах хлорофилла они осуществляют фотосинтез — преобразование световой энергии в энергию химических связей.

Фотосинтез. Фотосинтезом называют образование органических (и неорганических) молекул из неорганических за счет использования энергии солнечного света. Этот процесс состоит из двух фаз — *световой* и *темновой* (рис. 4.5).

В световой фазе кванты света — фотоны — взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы на очень короткое время переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние. Затем избыточная энергия части возбужденных молекул хлорофилла преобразуется в теплоту или испускается в виде света. Другая ее часть передается ионам водорода H^+, всегда имеющимся в водном растворе вследствие диссоциации воды.

$$H_2O \rightarrow H^+ + OH^-$$

Образовавшиеся атомы водорода (H^0) непрочно соединяются с органическими молекулами — переносчиками водорода. Ионы гидроксила OH^- отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы OH^0. Радикалы OH^0 взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуются вода и молекулярный кислород:

$$4OH \rightarrow O_2 + 2H_2O$$

Таким образом, источником молекулярного кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза и выделяющегося в атмосферу, является вода, расщепляющаяся в результате фотолиза — разложения воды под влиянием света. Кроме фотолиза воды энергия света используется в световой фазе для синтеза АТФ из АДФ и фосфата без участия кислорода.

Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода. Таким путем накапливается энергия, необходимая для процессов, происходящих в темновой фазе фотосинтеза.

В комплексе химических реакций темновой фазы, для течения которых свет не обязателен, ключевое место занимает связывание CO_2. В этих реакциях участвуют молекулы

АТФ, синтезированные во время световой фазы, и атомы водорода, образовавшиеся в процессе фотолиза воды и связанные с молекулами-переносчиками:

$$6CO_2 + 24H \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$$

Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Как уже отмечалось выше, побочным продуктом фотосинтеза зеленых растений является молекулярный кислород, выделяемый в атмосферу. Свободный кислород в атмосфере является мощным фактором преобразования веществ. Его появление послужило предпосылкой возникновения на нашей планете аэробного типа обмена веществ и выхода жизни на сушу.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишенные хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию химических реакций неорганических веществ. Преобразование энергии химических реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называют **хемосинтезом.**

Хемосинтез был открыт видным русским микробиологом С. Н. Виноградским (1887).

К группе автотрофов-хемосинтетиков (*хемотрофов*) относятся нитрифицирующие бактерии. Некоторые из них используют энергию окисления аммиака в азотистую кислоту, другие — энергию окисления азотистой кислоты в азотную. Известны хемосинтетики, извлекающие энергию из окисления двухвалентного железа в трехвалентное («железные бактерии») или из окисления сероводорода до серной кислоты («серные бактерии»). Фиксируя атмосферный азот, переводя минералы в растворимую форму, усваиваемую растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Гетеротрофный тип обмена веществ. Организмы, неспособные сами синтезировать органические соединения из неорганических, нуждаются в доставке их из окружающей среды. Такие организмы называют **гетеротрофами.** К ним относится большинство бактерий, грибы и все животные. Животные поедают других животных и растения и получают

с пищей готовые углеводы, жиры, белки и нуклеиновые кислоты. В ходе жизнедеятельности происходит расщепление этих веществ. Из части освободившихся при этом молекул — глюкозы, аминокислот, нуклеотидов и др. синтезируются более сложные органические соединения, свойственные данному организму, — гликоген, жиры, белки, нуклеиновые кислоты. Другая часть молекул расщепляется, и освобождающаяся при этом энергия используется для жизнедеятельности.

Summary



Processes of biosynthesis continuously take place in the cells. With the help of enzymes rather simple organic substances are transformed into complicated high-molecular ones: proteins are formed from aminoacids, multimolecular carbohydrates — from simple carbohydrates, nucleotides — from nitrogenic bases and carbohydrates, DNA and RNA — from nucleotides. All the reactions of biosynthesis in the organism are called assimilation. The opposite process, that includes destruction of organic compounds, is dissimilation. The energy, derived from dissimilation reactions is necessary for the process of biosynthesis.

Опорные точки



1. **Метаболизм складывается из двух тесно взаимосвязанных и противоположно направленных процессов: ассимиляции и диссимиляции.**
2. **Подавляющее большинство процессов жизнедеятельности, протекающих в клетке, требуют затрат энергии в виде АТФ.**
3. **Расщепление глюкозы у аэробных организмов, при котором за бескислородным этапом следует расщепление молочной кислоты с участием кислорода, в 18 раз более эффективно с энергетической точки зрения, чем анаэробный гликолиз.**
4. **Наиболее эффективной формой фотосинтеза является такая, при которой в качестве источника водорода используется вода.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое диссимиляция? Охарактеризуйте этапы диссимиляции.
2. В чем заключается роль АТФ в обмене веществ в клетке?
3. Расскажите об энергетическом обмене в клетке на примере расщепления глюкозы.
4. Какие типы питания организмов вам известны?
5. Какие организмы называют автотрофными?
6. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
7. Почему в результате фотосинтеза у зеленых растений в атмосферу выделяется свободный кислород?
8. Что такое хемосинтез?
9. Какие организмы называют гетеротрофными? Приведите примеры.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Метаболизм **Metabolism**	**А.** Перевод информации из последовательности кодонов и-РНК в последовательность аминокислот полипептидной цепи. Transference of information from the consequence of i-RNA codons to the consequence of aminoacids in polypeptide chain.
2. Анаболизм **Anabolism**	**Б.** Перевод наследственной информации из последовательности кодонов ДНК в последовательность кодонов и-РНК. Осуществляется путем матричного синтеза и-РНК на одной из цепей ДНК. Transference of hereditary information from the consequence of DNA codons to the consequence of i-RNA codons. Takes place by means of i-RNA matrix synthesis on one of the DNA strands.
3. Катаболизм **Catabolism**	**В.** Совокупность процессов обмена веществ в организме. The whole complex of substance exchange in a cell.
4. Трансляция **Translation**	**Г.** Физиолого-биохимические процессы, направленные на усвоение клеткой пищевых веществ, в ходе которых создается ее тело. Physio-biochemical processes in an organism directed towards assimilation of nutritive substances by a cell, due to which its body is being constructed.
5. Транскрипция **Transcription**	**Д.** Физиолого-биохимические процессы, направленные на расщепление органических веществ, в ходе которых выделяется энергия. Physio-biochemical processes of dissimilation of organic substances, during which the energy is being educed.

Вопросы для обсуждения

?

Какие организмы называют автотрофными? На какие группы подразделяют автотрофов?

Каков механизм образования свободного кислорода в результате фотосинтеза у зеленых растений? В чем биологическое и экологическое значение этого процесса?

Где, в результате каких преобразований молекул и в каком количестве образуется АТФ у живых организмов?

Обзор изученного материала главы 4

Основные положения

Сущность метаболизма заключается в преобразовании веществ и энергии.

Реакции обмена веществ складываются из взаимосвязанных, но разнонаправленных процессов ассимиляции и диссимиляции, согласованность которых обеспечивает гомеостаз организма.

Генетический код — это исторически сложившаяся организация молекул ДНК и РНК, при которой наследственная информация о признаках и свойствах организма оказывается заключенной в последовательности нуклеотидов.

Энергетический обмен организма или клетки включает три этапа: подготовительный — расщепление биополимеров пищи до мономеров, бескислородное расщепление — до промежуточных продуктов и кислородное расщепление — до конечных продуктов. Только два последних этапа сопровождаются образованием АТФ.

Проблемные области

Как реализуется наследственная информация о признаках и свойствах ДНК- и РНК-содержащих вирусов?

В чем заключается биологический смысл избыточности генетического кода?

Каким образом реализуется наследственная информация о структуре и функциях небелковых молекул, синтезируемых в клетке?

Как вы считаете, можно ли повысить эффективность фотосинтеза?

Прикладные аспекты

Как вы думаете, каким образом можно повысить эффективность фотосинтеза у зеленых растений?

Какие примеры, характеризующие использование особенностей метаболизма живых организмов в медицине, сельском хозяйстве и других отраслях, вы можете привести?

Задания

Напишите уравнения реакций световой и темновой фаз фотосинтеза. Обозначьте пути переноса электронов и протонов.

Охарактеризуйте различные реакции бескислородного расщепления глюкозы у анаэробных и аэробных организмов.

Опишите процесс расщепления органических молекул при участии кислорода в клетках аэробных организмов.

Глава 5

Строение и функции клеток

Для разнообразнейших элементарных частей организмов существует общий принцип строения и развития, и этим принципом является образование клеток.

Т. Шванн

Биохимические превращения неразрывно связаны с теми структурами живой клетки, которые отвечают за выполнение той или иной функции. Такие структуры получили название органоидов, так как, подобно органам целого организма, выполняют специфическую функцию. Современные методы исследования позволили биологам установить, что по строению клетки все живые существа следует делить на организмы «безъядерные» — прокариоты (буквально — доядерные) и «ядерные» — эукариоты. В группу прокариот попали все бактерии и синезеленые (цианеи), а в группу эукариот — грибы, растения и животные.

В настоящее время выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический. Прокариотические организмы сохраняют черты глубочайшей древности: они очень просто устроены. На этом основании их выделяют в самостоятельное царство. Эукариотические организмы содержат ограниченное оболочкой ядро, а также сложно устроенные «энергетические станции» — митохондрии. Иными словами, все клетки «ядерных» — эукариот — высоко организованы, приспособлены к потреблению кислорода и поэтому могут производить большое количество энергии.

5.1. Прокариотическая клетка

Бактерии представляют собой типичные прокариотические клетки. Они живут повсюду: в воде, в почве, в пищевых продуктах. Они обитают в самой глубокой котловине в океане и на высочайшей горной вершине Земли — Эвересте, их находят во льдах Арктики и Антарктиды, в подземных источниках горячих вод, верхних слоях атмосферы. Уже этот перечень условий обитания показывает, какой высокой степенью приспособленности обладают прокариотические организмы, несмотря на простоту своего строения. Бактерии представляют собой примитивные формы жизни, и можно предположить, что они относятся к тому типу живых существ, которые появились на самых ранних этапах развития жизни на Земле.

По-видимому, первоначально бактерии жили в морях; от них, вероятно, и произошли современные микроорганизмы. Человек познакомился с миром микробов сравнительно недавно, лишь после того, как научился изготовлять линзы (XVII в.), дающие достаточно сильное увеличение. Развитие техники в последующие века позволило подробно изучить бактерии и другие прокариотические организмы.

Остановимся на особенностях строения клетки бактерий (рис. 5.1). Размеры бактериальных клеток колеблются в широких пределах: от 1 до 10—15 мкм. По форме выделяют шаровидные клетки — кокки, вытянутые — палочки, или



Рис. 5.1. *Схема строения прокариотических клеток*

бациллы, и извитые — спириллы (рис. 5.2). В зависимости от того, к какому виду относятся микроорганизмы, они существуют или по отдельности, или образуют характерные скопления. Например, стрептококк, вызывающий воспалительные заболевания у человека и животных, образует цепочки из нескольких бактериальных клеток; стафилококк, поражающий дыхательные пути у детей, растет в виде образований, напоминающих кисть винограда. По характеру таких скоплений бактериальных клеток и по особенности их жизнедеятельности микробиологи могут определить, к какому виду относится выделенный микроорганизм.

По своим физиологическим свойствам бактерии довольно разнообразны. Они могут жить или только в аэробных, или только в анаэробных условиях, или в тех и других. Необходимую им энергию они получают в процессе дыхания, брожения или фотосинтеза. Ряд видов содержит различные пигменты. Многие бактерии паразитируют в организме животных или растений, вызывая у них заболевания. Сравнительно недавно были открыты бактерии, паразитирующие на других бактериях.

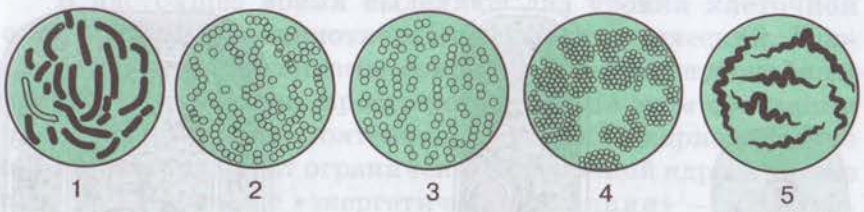


Рис. 5.2. *Форма и взаимное расположение бактерий: 1 — палочки, 2—4 — кокки, 5 — спириллы*

Основная особенность строения бактерий — отсутствие ядра, ограниченного оболочкой. Наследственная информация у них заключена в одной хромосоме. Бактериальная хромосома, состоящая из одной молекулы ДНК, имеет форму кольца и погружена в цитоплазму. ДНК у бактерий не образует комплексов с белками, и поэтому подавляющее большинство наследственных задатков — генов, входящих в состав хромосомы, «работает», т. е. с них непрерывно считывается наследственная информация. Бактериальная клетка окружена мембраной (см. рис. 5.1), отделяющей цитоплазму от клеточной стенки, образованной сложным гетерополимерным веществом. В цитоплазме мембран мало. В ней находятся рибосомы, осуществляющие синтез белков. Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности бактерий, диффузно рассеяны по цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности мембраны. У многих микроорганизмов внутри клетки откладываются запасные вещества — полисахариды, жиры, полифосфаты. Эти вещества, включаясь в обменные процессы, могут продлевать жизнь клетки в отсутствие внешних источников энергии.

Бактерии размножаются *делением надвое*. После редупликации кольцевой хромосомы и удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка, а затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными в характерные группы — цепочки, пакеты и т. д. Иногда размножению предшествует половой процесс, сущность которого заключается в обмене генетическим материалом и возникновении новых комбинаций генов в бактериальной хромосоме.



Рис. 5.3. *Созревшая спора в бактериальной клетке*

Многим бактериям свойственно *спорообразование*. Споры возникают, как правило, когда ощущается недостаток в питательных веществах или когда в среде в избытке накапливаются продукты обмена. Спорообразование начинается с отшнуровывания части цитоплазмы от материнской клетки. Отшнуровавшаяся часть содержит хромосому и окружена мембраной (рис. 5.3). Затем спора окружается клеточной стенкой, нередко многослойной. Процессы жизнедеятельности внутри спор практически прекращаются. Споры бактерий в сухом состоянии очень устойчивы и могут сохранять жизнеспособность многие сотни и даже тысячи лет, выдерживая резкие колебания температуры. Примером этого могут служить споры, обнаруженные в древних захоронениях (мумии древних египтян, запасы пищевых продуктов в различных пещерах), при стерильном бурении льдов, окружающих Южный полюс. Попадая в благоприятные условия, споры преобразуются в активную бактериальную клетку. Ученые-микробиологи вырастили колонии микроорганизмов из спор, оказавшихся в образце льда, возраст которого 10—12 тыс. лет.

Споры болезнетворных бактерий, в покоящемся состоянии пролежавшие многие годы в земле, попадая в воду (при различного рода ирригационных мероприятиях), могут служить причиной возникновения вспышек инфекционных заболеваний. Так, например, палочки сибирской язвы сохраняют жизнеспособность, оставаясь в виде спор более 30 лет.

Таким образом, спорообразование у прокариот является этапом жизненного цикла, обеспечивающим переживание неблагоприятных условий окружающей среды. Кроме этого в состоянии спор может происходить распространение микроорганизмов при помощи ветра и другими способами.

Summary



Recently two levels of cell organization are distinguished: procaryotic and eucaryotic ones. In procaryotic organisms many ancient features have remained, including the simplicity of their structure. Thus, they have no nuclei separated from protoplasm by a membrane, no special ability to reproduce organelles, and no skeleton like formations in cytoplasm. Because of these features, they are excluded to a separate Kingdom of procaryotic microorganisms. Eubacteriums and cianobacteriums are considered the most important representatives of this Kingdom, and archaeobacteriums have remained the most similar to ancient ancestors.

Опорные точки



1. **У прокариот генетический материал клетки представлен одной кольцевой молекулой ДНК.**
2. **Все бактерии, синезеленые и микоплазмы гаплоидны, т. е. содержат одну копию генов.**
3. **В клетках прокариотических организмов практически нет внутренних мембран, поэтому большинство ферментов диффузно распространено по цитоплазме.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое органоиды клетки?
2. На чем основано деление всех живых организмов на две группы — прокариот и эукариот?
3. Какие организмы относятся к прокариотам?
4. Опишите строение бактериальной клетки.
5. Как размножаются бактерии?
6. В чем сущность процесса спорообразования у бактерий?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Кольцевая хромосома **Circular chromosome**	**А.** Компактно упакованный участок наружной цитоплазматической мембраны. Compactly packed area of external cytoplasmic membrane.
2. Мезосома **Mesosome**	**Б.** Наиболее примитивные амебоподобные представители царства Прокариот, не имеющие клеточной стенки. The most primitive, amoeba-like representatives of the Procaryots' Kingdom, that have no cell wall.
3. Спорообразование **Sporification**	**В.** Фотосинтезирующие прокариотические организмы; у некоторых из них пигментный комплекс сходен с таковым у высших растений. Photosynthetic procaryotic organisms; some of them have similar to higher plants complex of pigments.
4. Бактерии **Bacteria**	**Г.** Этап жизненного цикла многих прокариот, связанный с переживанием неблагоприятных условий. The stage of life cycle in many procaryots, connected with survival in unfavourable conditions.

5.* Цианобактерии **Cianobacteria**	Д. Прокариоты, сохранившие черты древности; часто анаэробные. Procaryots, that remained similar to the ancestors; often anaerobic.
6.* Археобактерии **Archaeobacteria**	Е. Разнообразные по строению и особенностям жизнедеятельности прокариотические организмы. Diverse in structure and in peculiarities of vital activity procaryotic organisms.
7.* Микоплазмы **Mycoplasms**	Ж. Наследственный материал прокариотической клетки в виде кольцевой молекулы ДНК. Hereditary material of a procaryotic cell in a form of annular DNA molecule.

Вопросы для обсуждения

? В чем заключается значение прокариот в биоценозах? Какова их экологическая роль?

Каким образом болезнетворные микроорганизмы влияют на состояние макроорганизма (хозяина)?

5.2. Эукариотическая клетка

Эукариотические клетки самых разнообразных организмов — от простейших (корненожки, жгутиковые, инфузории и др.) до высших растений и животных — отличаются и сложностью и разнообразием строения (рис. 5.4). На рисунке представлены эукариотические клетки как одноклеточных (14 — амеба, 15 — сувойка, 16 — эвглена зеленая), так

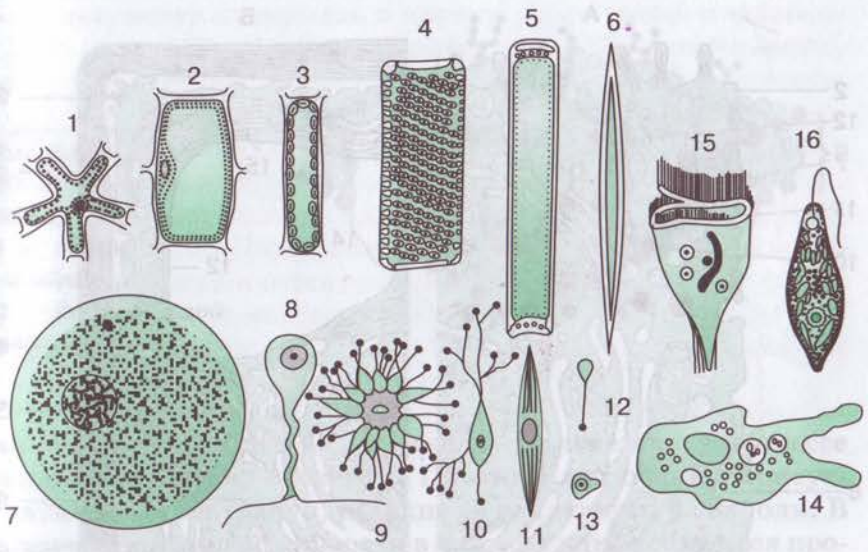


Рис. 5.4. *Различные эукариотические клетки*

и многоклеточных — растений (1—6) и животных (7—13). Типичной клетки в природе не существует, но все эукариотические клетки гомологичны, и у тысяч различных типов клеток можно выделить общие черты строения, характерные для клеток представителей различных царств живой природы (рис. 5.5). Каждая клетка состоит из двух важнейших, неразрывно связанных между собой частей — цитоплазмы и ядра.

5.2.1. Цитоплазма

В цитоплазме находится целый ряд структур, каждая из которых имеет закономерные особенности строения и поведения в различные периоды жизнедеятельности клетки. Каждая из этих структур — органоидов, или органелл, — обладает определенной функцией. Есть органоиды, свойственные всем клеткам, — митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы, а также органоиды, присущие только определенным типам клеток, — миофибриллы, реснички и ряд дру-

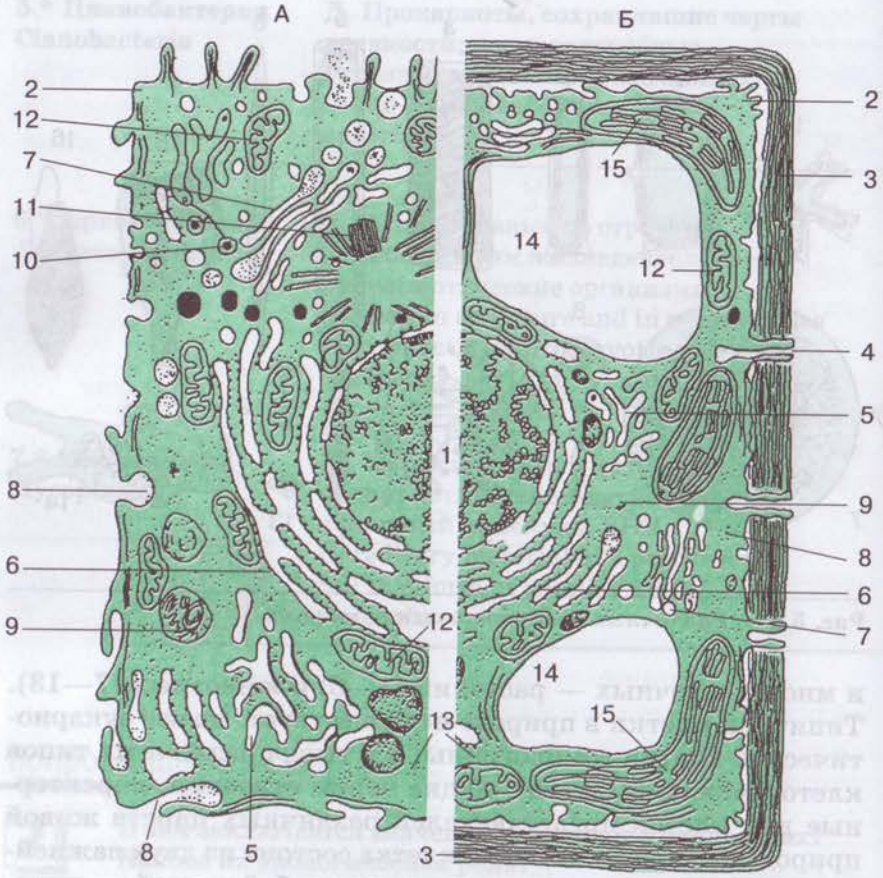


Рис. 5.5. *Схема строения эукариотической клетки:* **А** *— животная,* **Б** *— растительная, 1 — ядро с ядрышком, 2 — цитоплазматическая мембрана, 3 — клеточная стенка, 4 — плазмодесма, 5, 6 — эндоплазматическая сеть, 7 — пиноцитозная вакуоль, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосома, 10 — жировые включения, 11 — центриоли, 12 — митохондрии, 13 — полирибосомы, 14 — вакуоль, 15 — хлоропласт*

гих. Органоиды — постоянные, жизненно важные составные части цитоплазмы клеток.

В цитоплазме откладываются также различные вещества — включения. *Включениями* называют непостоянные структуры цитоплазмы (а иногда и ядра), которые в от-

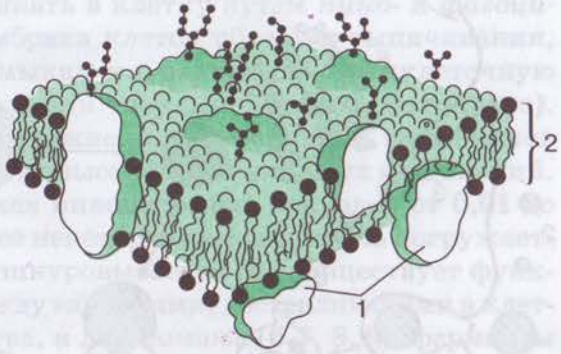


Рис. 5.6. *Биологическая мембрана: 1 — белки мембраны, 2 — двойной слой фосфолипидов*

личие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки. Плотные включения присутствуют в форме гранул, жидкие — заключены в вакуоли. В процессе жизнедеятельности в клетках накапливаются продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (глыбки гликогена, капли жира).

В основе структурной организации клетки лежит мембранный принцип строения. Это означает, что клетка в основном построена из мембран. Все мембраны имеют сходное строение. В настоящее время общепринята модель мозаичного строения мембран (рис. 5.6). В соответствии с этими представлениями биологическая мембрана образована двумя рядами липидов, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены многочисленные и разнообразные молекулы белков.

Наружная цитоплазматическая мембрана. Она имеется у всех клеток и отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды, образуя поверхность клетки. Поверхность живой клетки находится в непрерывном движении. На ней появляются выросты и впячивания, она совершает волнообразные колебательные движения, в ней постоянно перемещаются макромолекулы.

Главный вывод из наблюдений за клеточной поверхностью заключается в том, что она неоднородна, структура поверхности в разных ее участках неодинакова, различны и их физиологические свойства. Таким образом, поверхность

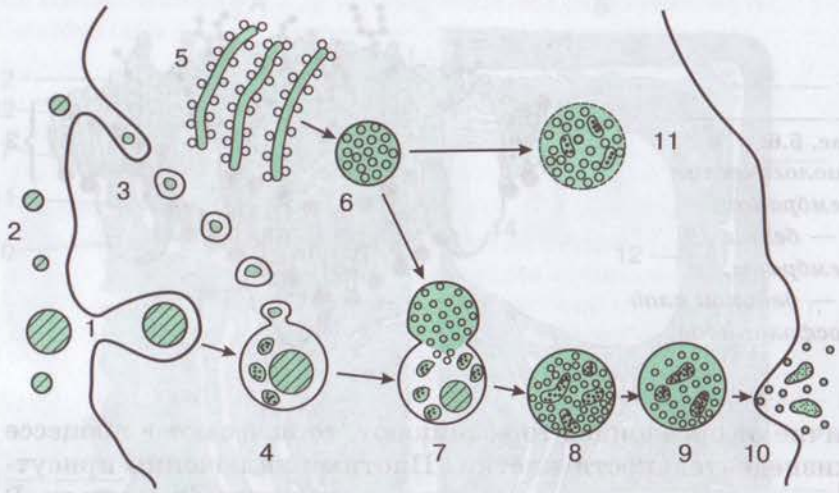


Рис. 5.7. *Процесс пино- и фагоцитоза. Участие лизосом во внутриклеточном пищеварении. (Объяснение в тексте.)*

клетки представляет собой *морфологическую и функциональную мозаику*. Поверхность клетки обладает высокой прочностью и эластичностью, легко и быстро восстанавливает свою целостность при небольших повреждениях.

Однако поверхность клетки не сплошная. В цитоплазматической мембране есть многочисленные мельчайшие отверстия — поры, через которые с помощью ферментов внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы. Кроме того, ионы и мелкие молекулы могут попадать в клетку непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку — не *пассивная* диффузия, а *активный транспорт*, требующий затрат энергии. Транспорт веществ носит *избирательный* характер. Клеточная мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Так, концентрация ионов K^+ в клетке всегда выше, чем в окружающей среде. Напротив, ионов Na^+ всегда больше в межклеточной жидкости. Избирательная проницаемость клеточной мембраны носит название *полупроницаемости*. Помимо указанных способов химические соединения и твердые

частицы могут проникать в клетку путем *пино-* и *фагоцитоза* (рис. 5.7). Мембрана клеток образует выпячивания, края выпячиваний смыкаются, захватывая межклеточную жидкость (пиноцитоз) или твердые частицы (фагоцитоз). Пиноцитоз — один из важнейших и основных механизмов проникновения в клетку высокомолекулярных соединений. Размеры образующихся пиноцитозных вакуолей от 0,01 до 1,2 мкм (1, 2, 3). Через некоторое время вакуоль погружается в цитоплазму и отшнуровывается (4). Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества, и лизосомами (6,7, 8, 9), ферменты которых расщепляют эти вещества.

Таким образом, весь цикл внутриклеточного пищеварения состоит из четырех последовательных фаз: *поступление* веществ путем пино- или фагоцитоза, их *расщепление* под действием ферментов, выделяемых лизосомами, *перенос* продуктов расщепления в цитоплазму (вследствие изменения проницаемости мембраны вакуолей) и, наконец, выведение наружу непереваренных остатков. Сами вакуоли уплотняются и превращаются в мелкие цитоплазматические гранулы.

Цитоплазматическая мембрана выполняет еще одну функцию — обеспечивает связь между клетками в тканях многоклеточных организмов как путем образования многочисленных складок и выростов, так и вследствие выделения клетками плотного цементирующего вещества, заполняющего межклеточное пространство.

Эндоплазматическая сеть. Эндоплазматическая сеть — это органоид, который представляет собой разветвленную сеть каналов и полостей в цитоплазме клетки, расположенную вокруг ядра и образованную мембранами. Особенно много каналов этой сети в клетках с интенсивным обменом веществ. В среднем объем эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% всей клетки.

Различают два вида мембран эндоплазматической сети: *гладкие* и *шероховатые*. На мембранах гладкой эндоплазматической сети находятся ферментные системы, участвующие в жировом и углеводном обмене. Такие мембраны преобладают в клетках сальных желез, где осуществляется синтез жиров, в клетках печени (синтез гликогена), в клетках,

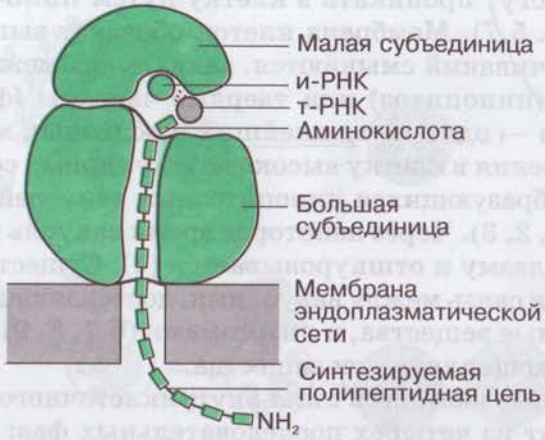


Рис. 5.8. *Схема строения рибосомы. Рибосома, прикрепленная к мембране эндоплазматической сети, обеспечивает процесс трансляции. В ее активном центре происходит взаимодействие антикодона т-РНК с кодоном информационной (матричной) и-РНК*

богатых запасными питательными веществами (семена растений). Основная функция шероховатых мембран эндоплазматической сети — синтез белков, который осуществляется в рибосомах, прикрепленных к мембранам.

По каналам транспортируются вещества, в том числе синтезированные на мембранах. Мембраны эндоплазматической сети выполняют еще одну функцию — пространственного разделения ферментных систем, что необходимо для их последовательного вступления в биохимические реакции.

Таким образом, *эндоплазматическая сеть — общая внутриклеточная циркуляционная система, по каналам которой осуществляется транспорт веществ, и на мембранах этих каналов находятся многочисленные ферменты, обеспечивающие жизнедеятельность клетки.*

Рибосомы. Рибосомы представляют собой сферические частицы диаметром 15,0—35,0 нм, состоящие из двух субъединиц (рис. 5.8). Они содержат примерно равное количество белков и РНК. Рибосомы имеются во всех клетках, как прокариотических, так и эукариотических.

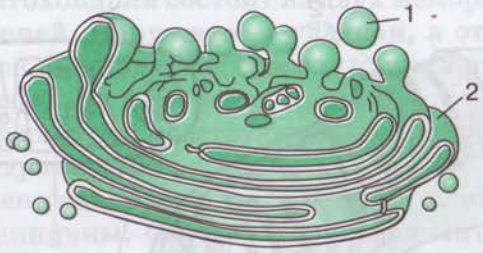


Рис. 5.9. *Аппарат Гольджи: 1 — пузырьки, 2 — цистерны*

Рибосомальная РНК (р-РНК) синтезируется в ядре на молекуле ДНК одной или нескольких хромосом в зоне ядрышка. Там же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикрепленными к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — *полирибосомы*. В таких комплексах рибосомы связаны одной молекулой и-РНК.

Вспомните, в главе 4 мы рассмотрели механизм биологического синтеза белка. В этом процессе на этапе трансляции важную роль выполняют рибосомы: в их активном центре происходит взаимодействие антикодона т-РНК с кодоном и-РНК. Вспомним также, что рибосомы передвигаются по молекуле и-РНК триплет за триплетом. Следовательно, главная задача рибосом заключается в том, чтобы сделать кодоны РНК *последовательно* доступными для контакта с антикодонами т-РНК. Это позволяет всегда реализовывать одну и ту же последовательность нуклеотидов и-РНК в одинаковые последовательности аминокислот полипептидных цепей.

Комплекс Гольджи. Основной структурный элемент комплекса Гольджи — гладкая мембрана, которая образует пакеты уплощенных цистерн, крупные вакуоли или мелкие пузырьки (рис. 5.9).

Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к ком-

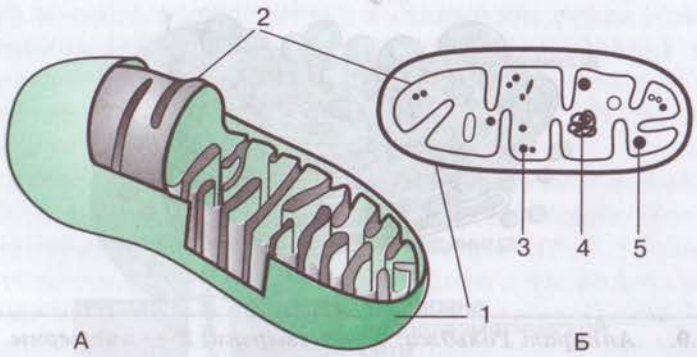


Рис. 5.10. *Схема строения митохондрии:*
А — продольный разрез, Б — объемная модель,
1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана,
3 — рибосома, 4 — ДНК, 5 — включения

плексу Гольджи, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового к выделению, либо используются в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности. Здесь же формируются и лизосомы, участвующие во внутриклеточном пищеварении (см. рис. 5.7—5).

Митохондрии. Эти органоиды имеются практически во всех типах эукариотических клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Всеобщее распространение митохондрий в животном и растительном мире указывает на важную роль, которую они играют в клетке. Митохондрии имеют различную форму — сферических, овальных и цилиндрических телец (рис. 5.10), могут быть нитевидной формы. Размеры их составляют от 0,2 до 1 мкм в диаметре и до 7 мкм в длину. Длина нитевидных форм достигает 15—20 мкм. Количество митохондрий в разных тканях неодинаково и зависит от функциональной активности клетки: их больше там, где интенсивнее синтетические процессы (печень) или велики затраты энергии. Так, митохондрий больше в грудной мышце хорошо летающих птиц, чем у нелетающих. Число митохондрий может быстро увеличиваться путем деления, что обусловлено наличием молекулы ДНК и рибосом в их составе. Кольцевая молекула ДНК митохондрий сходна по структуре с хромосомой прокариот.

Стенка митохондрии состоит из двух мембран — наружной и внутренней. Наружная — гладкая, а от внутренней в глубь органоида отходят перегородки, или кристы (от лат. crista — гребень). На мембранах крист располагаются многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене. В митохондриях мышц гребней очень много, они занимают всю внутреннюю полость органоида. В клетках зародыша кристы единичны. Основная функция митохондрий — синтез универсального источника энергии — АТФ.

Лизосомы. Лизосомы — небольшие овальные тельца диаметром около 0,4 мкм, окруженные одной трехслойной мембраной. В лизосомах находится около 30 различных ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называется *лизисом* (от греч. lysis — расщепление), откуда и происходит название органоида. Лизосомы образуются из структур комплекса Гольджи либо непосредственно из эндоплазматической сети. Они приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость свое содержимое.

Таким образом, одна из особенностей функции лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Кроме того, лизосомы могут разрушать структуры самой клетки при ее отмирании, в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные (см. гл. 7), и в ряде других случаев. По-видимому, переваривание структур, образованных самой клеткой, играет важную роль в нормальном обмене веществ клеток. Однако пока неизвестно, каким образом лизосомы «распознают» внутриклеточный материал, подлежащий разрушению.

Клеточный центр. Состоит из двух очень маленьких телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу (рис. 5.11). Эти тельца называются *центриолями*. Стенка центриоли состоит из 9 пучков, включающих по три микротрубочки, диаметр их ~ 24 нм.

Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Их воспроизведение, по-видимому, осуществляется путем самосборки из белковых субъединиц.

Клеточный центр играет важную роль в клеточном делении: от центриолей начинается рост *веретена деления*

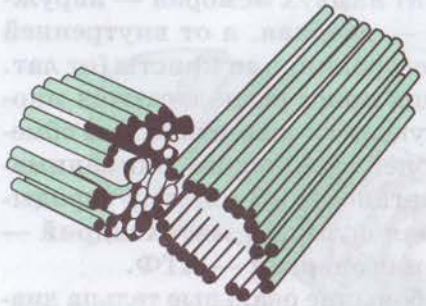


Рис. 5.11. *Схема строения клеточного центра*

(ахроматинового веретена). Кроме этого, ученые полагают, что ферменты клеточного центра принимают активное участие в процессе перемещения дочерних хромосом к разным полюсам в анафазе митоза (см. 5.3).

Цитоскелет. Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является развитие в ее цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон. Появление внутреннего клеточного скелета считают одним из крупных *ароморфозов* — приобретений, повышающих уровень организации, сопровождавших возникновение эукариотических клеток на рубеже архейской и протерозойской эр.

Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме (рис. 5.12).

Опорные элементы цитоплазмы определяют форму клетки, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки. В некоторых типах клеток, например у простейших (тип Инфузории, класс Жгутиковые), элементы цитоскелета хорошо выражены на протяжении почти всего жизненного цикла. Они занимают постоянное место в цитоплазме и различимы при небольшом увеличении микроскопа или лупы. В других случаях цитоскелет мобилен — легко перестраивается, например у амеб и в клетках многоклеточных животных (лейкоциты), обеспечивая быстрое изменение формы клетки, образование ложноножек и т. д.

Жгутики и реснички. Это органоиды движения, характерные как для одноклеточных организмов (жгутиковые и инфузории), так и для некоторых клеток многоклеточных

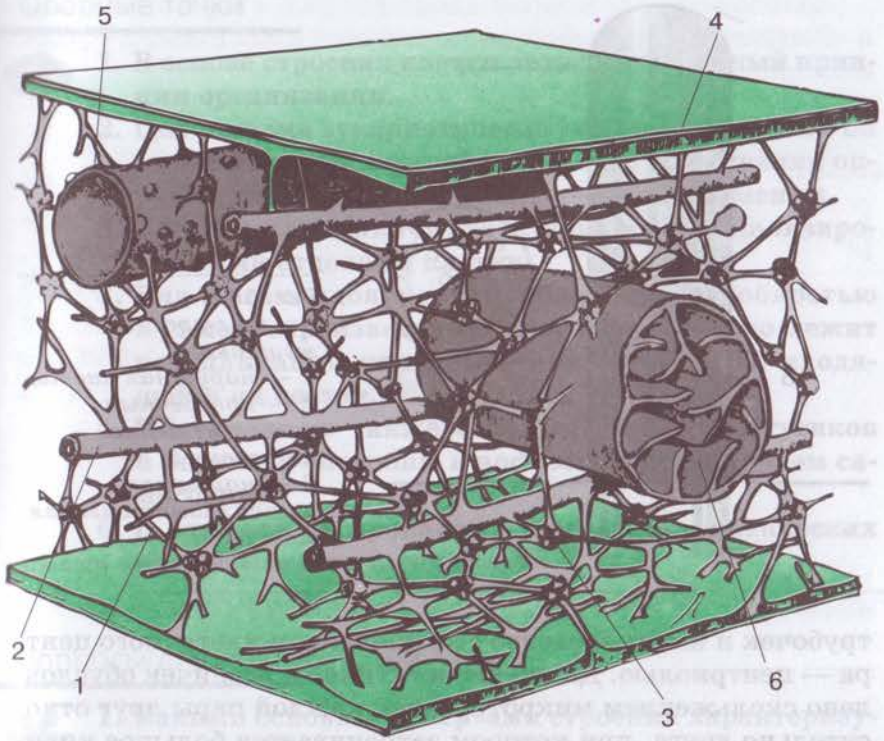


Рис. 5.12. *Цитоскелет: 1, 2, 3 — элементы цитоскелета, 4 — мембрана, 5 — ЭПС, 6 — митохондрия*

организмов (клетки некоторых эпителиев, сперматозоиды). Жгутики и реснички имеют общий план строения (рис. 5. 13). Большая часть органоида, обращенная в сторону окружающей среды, представляет собой цилиндр, стенку которого образуют 9 пар микротрубочек; в центре расположены две осевые микротрубочки. Эта часть полностью или на большем протяжении покрыта участком наружной цитоплазматической мембраны. В основании органоидов, в наружном слое цитоплазмы, расположено *базальное* (основное) *тельце*, в котором к каждой паре микротрубочек, образующих наружную часть жгутика или реснички, прибавляется еще одна короткая микротрубочка. Таким образом, базальное тельце оказывается образованным из девяти триад микро-

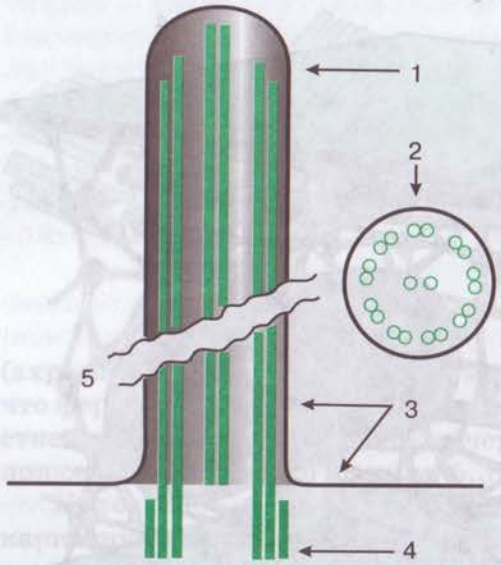


Рис. 5.13. *Схема строения жгутика: 1 — наружная часть, 2 — поперечный разрез жгутика на уровне 5, 3 — наружная цитоплазматическая мембрана, 4 — базальное тельце*

трубочек и имеет сходство с компонентом клеточного центра — центриолью. Движение жгутиков и ресничек обусловлено скольжением микротрубочек каждой пары друг относительно друга, при котором затрачивается большое количество энергии в виде АТФ.

Summary

Cytoplasm, as well as the nuclei, is one of the main compounds of eucaryotic cell. Within the cytoplasm the organelles — constant specialized structures, inclusions — the supply of nutritive substances, and liquid compound — cytoplymph are distinguished. The majority of organelles is formed by biomembranes, which are similar in their structure. Differences in membranous compounds are found in a number of proteins, i.e. enzymes, that determine functional activity of membrane. Representatives of Animal, Plant and Fungi Kingdom are eucaryotic organisms.

Опорные точки

1. **В основе строения клетки лежит мембранный принцип организации.**
2. **Цитоплазма эукариотической клетки разделена на отдельные специализированные на выполнении определенных функций отделы — компартменты.**
3. **Органоиды являются структурными специализированными отделами клетки.**
4. **Ряд органоидов клетки обладает способностью к самовоспроизведению, в основе которого лежит редупликация кольцевой молекулы ДНК, входящей в их состав.**
5. **Центриоли, а также базальные тельца жгутиков и ресничек способны к воспроизведению путем самосборки.**
6. **В отличие от прокариот у всех эукариотических клеток имеется цитоскелет.**

Вопросы для повторения и задания

1. Какими основными чертами строения характеризуется эукариотическая клетка?
2. Какие структуры клетки называют включениями? Приведите примеры.
3. Что лежит в основе структурной организации клетки?
4. Как устроены мембраны клетки?
5. Какие функции выполняет наружная цитоплазматическая мембрана?
6. Какими путями осуществляется обмен веществ между клеткой и окружающей средой? Что такое пиноцитоз? Что такое фагоцитоз?
7. Перечислите органоиды клетки и укажите их функции.
8. В чем различие между гладкими и шероховатыми мембранами эндоплазматической сети?
9. Какие органоиды клетки содержат ДНК и способны к самовоспроизведению?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Биологическая мембрана **Biological membranes**	**А.** Система микротрубочек и белковых волокон, обеспечивающая поддержание формы клетки и транспорт структур по цитоплазме. System of microtubules and albuminous strands, that ensure stable shape of a cell and transportation of structures and substances in cytoplasm.
2. Органоиды **Organoids**	**Б.** Непостоянно присутствующие в цитоплазме структуры, являющиеся продуктами жизнедеятельности клетки и часто выполняющие роль запаса питательных веществ. Structures, sometimes present in cells, that are the products of cell metabolism, and are often used as stored nutritive substances.
3. Цитоскелет **Cytomitome**	**В.** Бимолекулярный слой фосфолипидов с погруженными в него с разных сторон разнообразными молекулами белков. Biomolecular layer of phospholipids with various protein molecules plunged in it from both sides.
4. Митохондрии **Mitochondrions**	**Г.** Органоиды, в которых осуществляется фотосинтез. Typical for the plant cells organoids, in which photosynthesis is carried out.
5. Пластиды **Plastids**	**Д.** Энергетические станции клетки, на поверхности внутренней мембраны которых упорядоченно расположены ферменты энергетического обмена. Energetic stations of a cell with enzymes of energy exchange, placed in spatial order on the surface of their inner membranes.
6. Включения **Inclusions**	**Е.** Постоянно присутствующие в цитоплазме строго специализированные структуры. Strictly specialized structures, which are always present in cytoplasm.

5.2.2. Клеточное ядро

Ядро — важнейшая составная часть клетки. Клеточное ядро содержит ДНК, т. е. гены, и, благодаря этому, выполняет две главные функции: 1) хранения и воспроизведения генетической информации и 2) регуляции процессов обмена веществ, протекающих в клетке.

Безъядерная клетка не может долго существовать, и ядро тоже не способно к самостоятельному существованию, поэтому цитоплазма и ядро образуют взаимозависимую систему. Большинство клеток имеет одно ядро. Нередко можно наблюдать 2—3 ядра в одной клетке, например в клетках

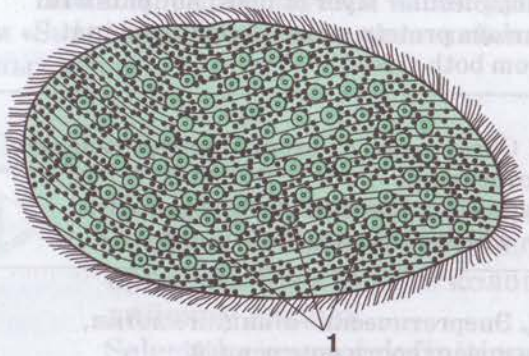


Рис. 5.14.
Лягушачья опалина:
1 — ядра

печени. Известны и многоядерные клетки, причем число ядер может достигать нескольких десятков (рис. 5.14). Форма ядра зависит большей частью от формы клетки, она может быть и совершенно неправильной (см. рис. 5.4). Различают ядра шаровидные, многолопастные. Впячивания и выросты ядерной оболочки значительно увеличивают поверхность ядра и тем самым усиливают связь ядерных и цитоплазматических структур и веществ (см. рис. 5.5).

Строение ядра. Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, имеющих типичное строение (см. рис. 5.6). Наружная ядерная мембрана с поверхности, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, внутренняя мембрана гладкая.

Ядерная оболочка — часть мембранной системы клетки. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется двумя основными путями. Во-первых, ядерная оболочка пронизана многочисленными порами, через которые происходит обмен молекулами между ядром и цитоплазмой. Во-вторых, вещества из ядра в цитоплазму и обратно могут попадать вследствие отшнуровывания впячиваний и выростов ядерной оболочки (см. рис. 5.5). Несмотря на активный обмен веществами между ядром и цитоплазмой, ядерная оболочка отграничивает ядерное содержимое от цитоплазмы, обеспечивая тем самым различия в химическом составе ядерного сока и цитоплазмы.

Это необходимо для нормального функционирования ядерных структур.

Содержимое ядра подразделяют на *ядерный сок, хроматин* и *ядрышко*.

В живой клетке **ядерный сок** выглядит бесструктурной массой, заполняющей промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, белки хроматина и рибосомальные белки. В ядерном соке находятся также свободные нуклеотиды, необходимые для построения молекул ДНК и РНК, аминокислоты, все виды РНК, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина, транспортируемые затем из ядра в цитоплазму.

Хроматином (от греч. chroma — окраска, цвет) называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин содержит ДНК и белки и представляет собой спирализованные и уплотненные участки хромосом. Спирализованные участки хромосом в генетическом отношении неактивны.

Свою специфическую функцию — передачу генетической информации — могут осуществлять только деспирализованные — раскрученные участки хромосом, которые в силу своей малой толщины не видны в световой микроскоп.

В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму. *Хромосомой* называют самостоятельные ядерные структуры, имеющие плечи и первичную перетяжку. Форма хромосом зависит от положения так называемой первичной перетяжки, или *центромеры*, — области, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления. Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом: 1) равноплечие — с плечами равной или почти равной длины; 2) неравноплечие — с плечами неравной длины; 3) палочковидные — с одним длинным и вторым очень коротким, иногда с трудом обнаруживаемым плечом. Выделяют еще точечные хромосомы с очень короткими плечами (рис. 5.15).

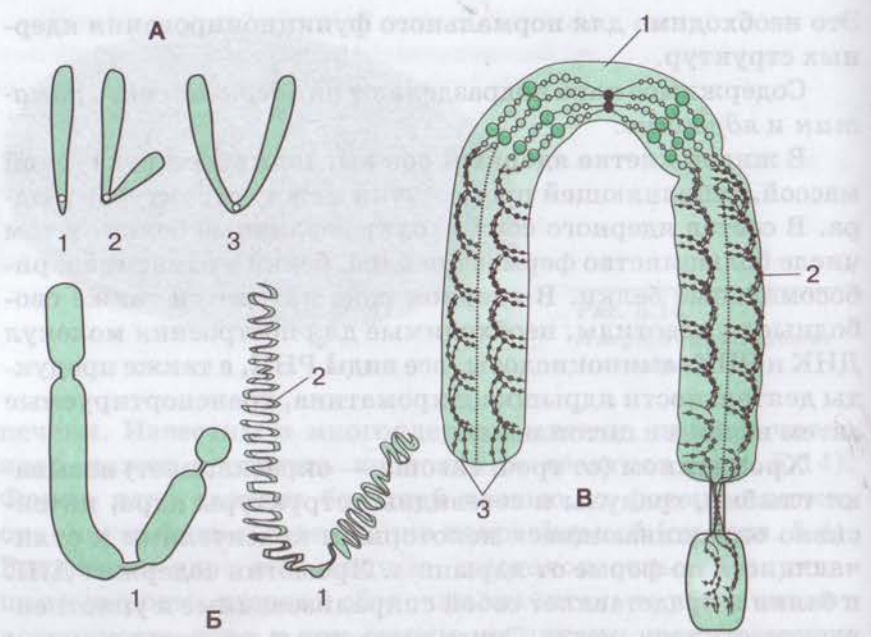


Рис. 5.15. *Строение хромосом:*
А — *типы хромосом:*
1 — палочковидная, 2 — неравноплечная,
3 — равноплечная,
Б, В — *тонкое строение хромосом:*
1 — цетромера, 2 — спирально закрученная нить ДНК,
3 — хроматиды

Изучение хромосом позволило установить следующие факты.

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.

2. Половые клетки всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организма.

3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково.

Число хромосом не зависит от уровня организации и не всегда указывает на родство: одно и то же число их может быть у очень далеких друг от друга систематических групп и может сильно отличаться у близких по происхождению видов.

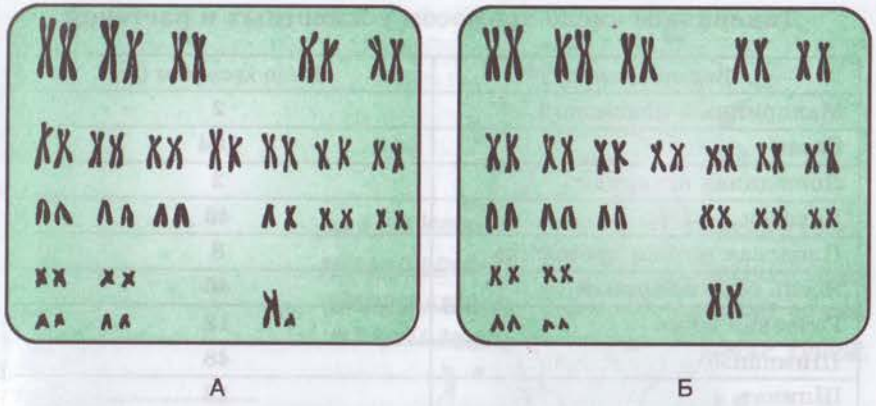


Рис. 5.16. *Кариотип человека:*
А — *мужчины,*
Б — *женщины*

Таким образом, само по себе число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична, т. е. свойственна только одному какому-то виду организмов растений или животных.

Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют **кариотипом** (рис. 5.16).

Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов четное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы — одна из отцовского организма, вторая — из материнского. Хромосомы, одинаковые по форме и размеру и несущие одинаковые гены, называют *гомологичными*.

Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет пару, носит название *двойного* или *диплоидного* и обозначается $2n$. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают $2c$.

Из каждой пары гомологичных хромосом в половые клетки попадает только одна, и поэтому хромосомный набор гамет называют *одинарным* или *гаплоидным*. Кариотип таких клеток обозначается как $1n1c$.

Диплоидное число хромосом у животных и растений

Вид организмов	Число хромосом (2n)
Малярийный плазмодий	2
Сазан	104
Лошадиная аскарида	2
Человек	46
Плодовая мушка дрозофила	8
Ясень обыкновенный	46
Головная вошь	12
Шимпанзе	48
Шпинат	12
Таракан	48
Домашняя муха	12
Перец	48
Тритон	24
Домашняя овца	54
Ель, сосна	24
Домашняя собака	78
Окунь	28
Голубь	80

После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются, и в ядрах образовавшихся дочерних клеток снова становятся видимыми только тонкая сеточка и глыбки хроматина.

Третья характерная для ядра клетки структура — **ядрышко**. Оно представляет собой плотное округлое тельце, погруженное в ядерный сок (см. рис. 5.5). В ядрах разных клеток, а также в ядре одной и той же клетки в зависимости от ее функционального состояния число ядрышек может колебаться от 1 до 5—7 и более. Количество ядрышек может превышать число хромосом в наборе; это происходит за счет избирательной редупликации генов, отвечающих за синтез р-РНК. Ядрышки есть только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают вследствие спирализации хромосом и выхода всех ранее образованных рибосом в цитоплазму, а после завершения деления возникают вновь.

Ядрышко не является самостоятельной структурой ядра. Оно образуется вокруг участка хромосомы, в котором зако-

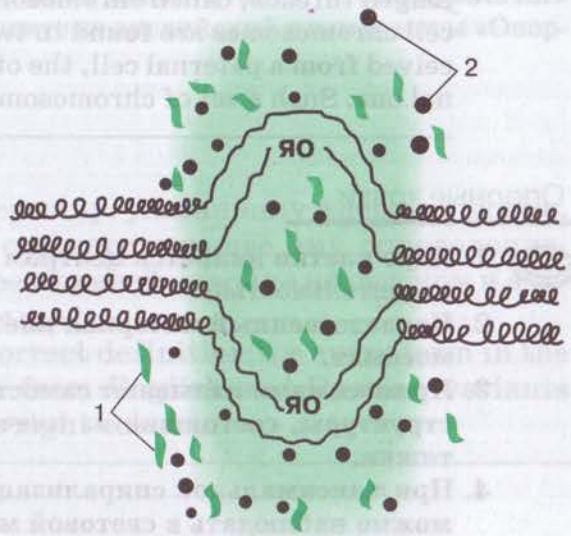


Рис. 5.17. *Схема строения ядрышка: 1 — белки, 2 — субъединицы рибосом*

дирована структура р-РНК (рис. 5.17). Этот участок хромосомы — ген — носит название *ядрышкового организатора* (ЯО), и на нем происходит синтез р-РНК.

Кроме накопления р-РНК, в ядрышке формируются субъединицы рибосом, которые потом перемещаются в цитоплазму и, объединяясь при участии катионов Ca^{2+}, формируют целостные рибосомы, способные принимать участие в биосинтезе белка.

Таким образом, ядрышко — это скопление р-РНК и рибосом на разных этапах формирования, в основе которого лежит участок хромосомы, несущий ген — ядрышковый организатор, в котором заключена наследственная информация о структуре р-РНК.

Summary



Nucleus, carrying hereditary information, is the main component of a cell. In every differentiated cell two types of hereditary material are found: euchromatin, that is used in biochemical processes within a cell, and heterochromatin, a part which is not used. Previous to cell-division this hereditary material is becoming compact and can be noticed in the light microscope as pro-

longed threads, called chromosomes. In every somatic cell chromosomes are found in twin-pairs: one was received from a paternal cell, the other — from a maternal one. Such a set of chromosomes is called diploid.

Опорные точки

1. **Ядро клетки является центром управления ее жизнедеятельностью.**
2. **Наследственный материал клетки заключен в хромосомах.**
3. **Хромосомами называют самостоятельные ядерные структуры, состоящие из плеч и первичной перетяжки.**
4. **При максимальной спирализации ДНК хромосомы можно наблюдать в световой микроскоп как вытянутые, хорошо окрашиваемые тельца.**
5. **В неделящейся клетке можно видеть ядрышко — скопление р-РНК, белков и субъединиц рибосом, в основе которого лежит участок хромосомы, ответственный за структуру р-РНК.**

Вопросы для повторения и задания

1. Опишите строение ядра эукариотической клетки.
2. Что такое ядрышко?
3. Как осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой?
4. Что такое хроматин?
5. Как устроены и из чего состоят хромосомы?
6. Как соотносится число хромосом в соматических и половых клетках?
7. Какие хромосомы называют гомологичными?
8. Что такое кариотип? Дайте определение.
9. Какой хромосомный набор называют гаплоидным? Диплоидным?
10. Вспомните строение хромосомы бактерий и сформулируйте ее отличия от хромосомы эукариот.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Ядерная оболочка **Nuclear membrane**	**А.** Скопление белков, р-РНК и субъединиц рибосом, в основе которого лежит участок хромосомы, несущей ген ядрышковый организатор. Accumulations of proteins, r-RNA and subunits of ribosomes with the part of chromosomes, carrying nucleolar organizer.
2. Кариоплазма **Caryoplasm**	**Б.** Совокупность качественных и количественных признаков хромосомного набора соматической клетки. A whole complex of qualitative and quantitative features of a set of chromosomes in a somatic cell.
3. Эухроматин **Euchromatin**	**В.** Самостоятельная ядерная структура, имеющая плечи и центромеру, состоящая из двух хроматид. Independent nucleic structure with centromere and telomeres, consisting of two chromatids.

4. Гетерохроматин **Geterochromatin**	**Г.** Глыбки, гранулы и сетчатые структуры ядра неделящейся клетки, представляющие собой в разной степени спирализованные участки хромосом. Granules and net-like structures in the nucleus of a nondividing cell, formed by spiral parts of chromosomes.
5. Ядрышко **Nucleolus**	**Д.** Структура клетки, образованная двумя мембранами, отграничивающая содержимое ядра от цитоплазмы и создающая специфическую ядерную среду для взаимодействия генов. Structure of a cell formed by two membranes separating the nucleic compounds from cytoplasm, and creating a specific medium for interactions of genes.
6. Хромосома **Chromosome**	**Е.** Генетически активные участки хромосом, полностью деспирализованные и незаметные в световой микроскоп. Genetically active parts of chromosomes, completely nonspiral and thus invisible in a light microscope.
7. Кариотип **Caryotype**	**Ж.** Жидкая фаза ядра, в которой в растворенном виде находятся продукты жизнедеятельности ядерных структур. Liquid phase of a nucleus with dissolved metabolits of nucleic structures.

Вопросы для обсуждения

? Каковы пути для воспроизведения различных внутриклеточных структур: митохондрий, пластид, клеточного центра, базальных телец, жгутиков и ресничек?

В чем заключается значение рибосом в процессе биологического синтеза белков в клетке?

5.3. Деление клеток

В многоклеточном организме клетки специализированы, т. е. имеют строго определенные строение и функции. В соответствии со специализацией клетки обладают разной продолжительностью жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организмов. Другие клетки — костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника — в процессе своей специфической функции быстро погибают, и потому в этих тканях большое количество клеток непрерывно размножается.

Таким образом, *жизненный цикл клетки представляет собой промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления до ее гибели или до последующего деления.*

В это время клетка растет, специализируется и выполняет свои функции в составе ткани и органов многоклеточного организма. В некоторых тканях (костный мозг, эпителий кишки и др.), где клетки непрерывно делятся, у части из них жизненный цикл совпадает с митотическим циклом.

Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого митоза называется митотическим циклом (рис. 5.18). Из рисунка видно, что после завершения митоза клетка может приступить к подготовке к новому делению, вступив в **интерфазу**; в период подготовки к синтезу ДНК, обозначаемый символом G_1 (от англ. gap — интервал). В течение этого периода в клетке усиленно образуются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в биосинтезе ДНК. После завершения фазы G_1 клетка приступает к синтезу ДНК или ее редупликации — удвоению (S-фаза). Две спирали старой молекулы ДНК расходятся, и каждая становится матрицей для воспроизводства новых цепей ДНК (рис. 5.19). Каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую полинуклеотидную цепь и одну новую.

В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, из которых важнейший — *ДНК-полимераза.*



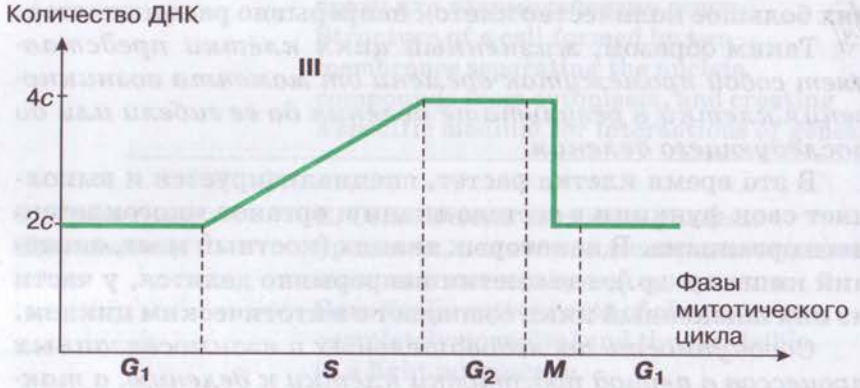


Рис. 5.18. *Жизненный цикл клетки многоклеточного организма:*
I *— митотический цикл,*
II *— переход в дифференцированное состояние,*
III *— изменение количества ДНК в различные периоды митотического цикла*

Удвоение молекул ДНК происходит с удивительной точностью, чему способствует двухцепочечное строение молекулы: новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушение структуры ДНК, приводящее к искажению генетического кода, сделало бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие присущих организму признаков. И все же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, повышен-

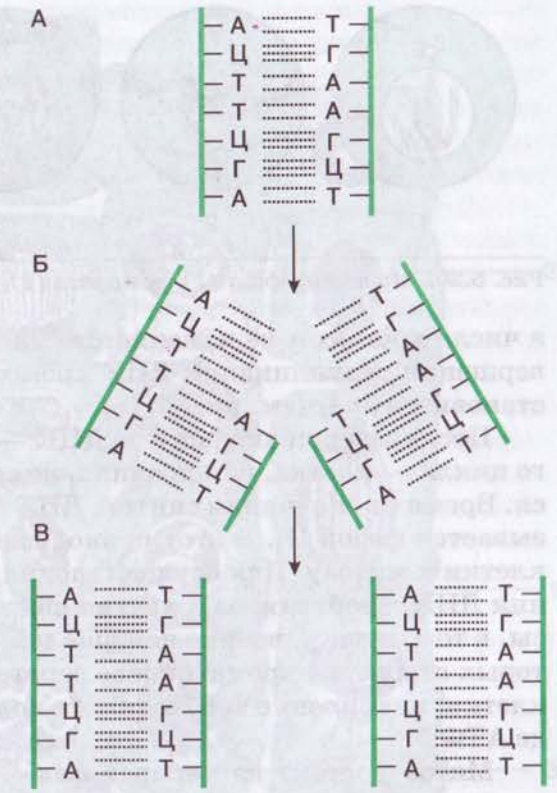


Рис. 5.19. *Редупликация ДНК:*
А *— исходная молекула ДНК,*
Б *— разделение двух цепей,*
В *— две дочерние молекулы ДНК*

ная температура и др.) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Эти нарушения ликвидирует специальный фермент, который «узнает» участок молекулы ДНК, не сходный с матрицей, и выщепляет его, после чего недостающий участок достраивается.

Таким образом, постоянство наследственной информации обеспечивается матричным синтезом ДНК и системой восстановления поврежденных участков молекулы. Продолжительность синтеза ДНК — S-фазы митотического цикла — в разных клетках неодинакова: от нескольких минут у бактерий до 6—12 ч в клетках млекопитающих.

В результате удвоения ДНК в каждой из хромосом оказывается вдвое больше ДНК, чем было до начала S-фазы,

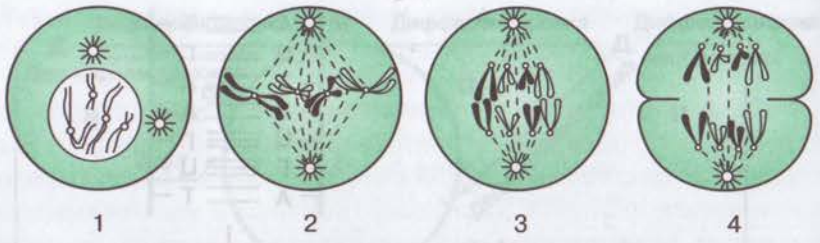


Рис. 5.20. *Митоз: профаза (1), метафаза (2), анафаза (3), телофаза (4)*

а число хромосом не изменяется. Следовательно, после завершения редупликации ДНК хромосомный набор клетки становится $2n4c$ (см. рис. 5.18).

После завершения синтеза ДНК — S-фазы митотического цикла — клетка, как правило, не сразу начинает делиться. Время от окончания синтеза ДНК и до начала митоза называется фазой G_2. В этот период завершается подготовка клетки к митозу. Для осуществления митоза, кроме удвоения ДНК, необходимы и другие подготовительные процессы, в том числе удвоение центриолей, синтез белков, из которых строится ахроматиновое веретено, завершение роста клетки, накопление необходимого количества энергии в виде АТФ.

Митоз состоит из четырех фаз — профазы, метафазы, анафазы и телофазы (рис. 5.20 и 5.21).

В *профазе* увеличивается объем ядра, вязкость ядерного сока понижается, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, по две центриоли расходятся к полюсам клетки. В результате спирализации хромосом становится невозможным считывание генетической информации с ДНК и прекращается синтез РНК. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, края которых смыкаются. Образуются мелкие пузырьки — вакуоли, сливающиеся с мембранами эндоплазматической сети. На протяжении профазы продолжается спирализация хромосом, которые утолщаются и укорачиваются. После распада ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

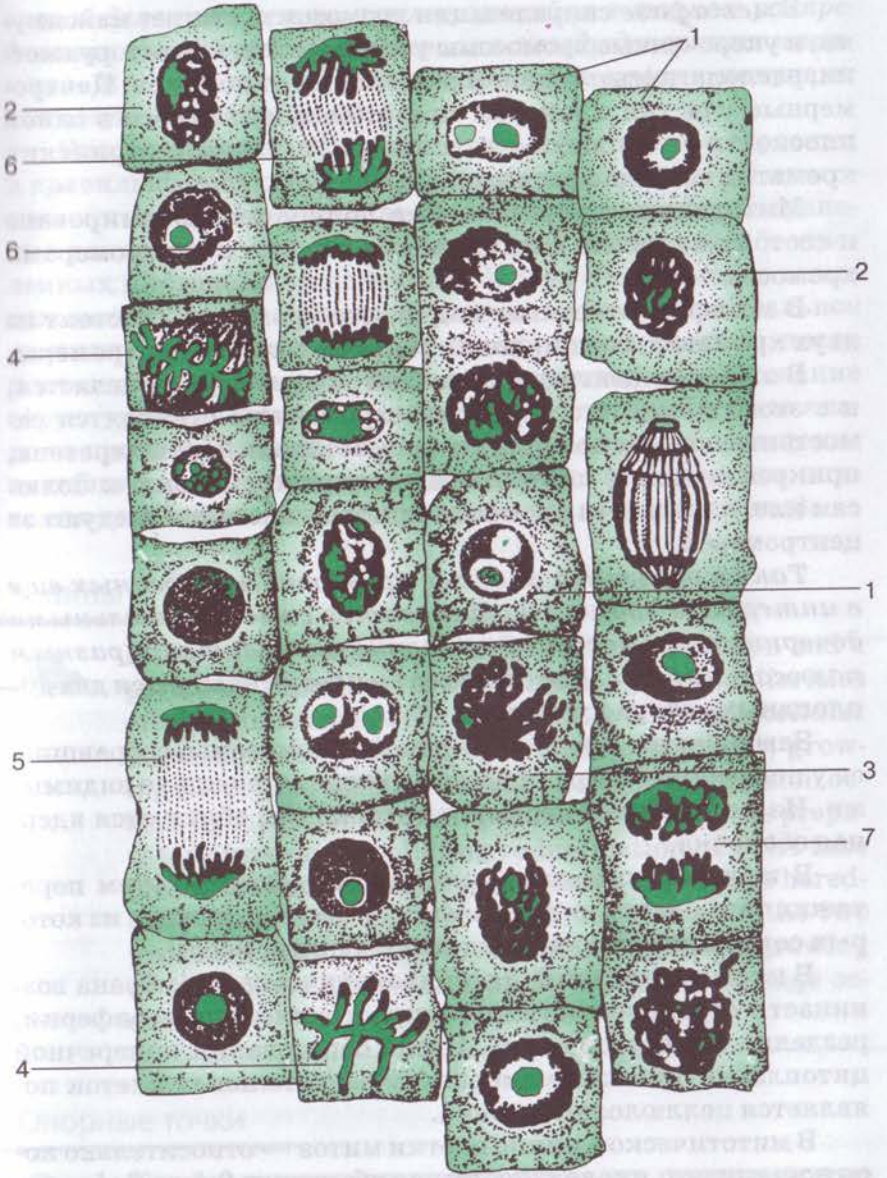


Рис. 5.21. *Стадии митоза в клетках корешка лука:*
1 — интерфаза, 2, 3 — профаза, 4 — метафаза,
5 — ахроматиновое веретено, 6 — анафаза,
7 — телофаза

В *метафазе* спирализация хромосом достигает максимума, и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов. Центромерные участки хромосом при этом лежат строго в одной плоскости — в плоскости экватора, а плечи сестринских хроматид свободно расположены в цитоплазме.

Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом.

В метафазе отчетливо видно, что хромосомы состоят из двух хроматид, соединенных только в области центромеры.

В *анафазе* центромера каждой из хромосом разделяется, и с этого момента сестринские хроматиды становятся самостоятельными дочерними хромосомами. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки, а плечи хромосом при этом пассивно следуют за центромерой.

Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных еще в интерфазе хромосом становятся самостоятельными дочерними хромосомами и точно расходятся к разным полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

Завершается митоз *телофазой*. Хромосомы, собравшиеся у полюсов, деспирализуются и становятся плохо видимыми. Из мембранных структур цитоплазмы образуется ядерная оболочка.

В клетках животных цитоплазма делится путем перетяжки тела клетки на две меньших размеров, каждая из которых содержит один диплоидный набор хромосом.

В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительных клеток появляется целлюлозная стенка.

В митотическом цикле клетки митоз — относительно короткая стадия, продолжающаяся обычно от 0,5 до 3 ч.

Начиная с первого митотического деления оплодотворенной яицеклетки — зиготы, все дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, содержат одинаковый набор хромосом и одни и те же гены. Следовательно, *митоз* — это

способ деления клеток, заключающийся в точном распределении генетического материала между дочерними клетками. В результате митоза обе дочерние клетки получают диплоидный набор хромосом.

Биологическое значение митоза. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма было бы невозможным без сохранения одинакового набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные процессы жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения (репаративная регенерация), поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования, например замещение погибших эритроцитов, слущивающихся клеток кожи, эпителия кишечника и пр. (физиологическая регенерация).

Summary



Life cycle of majority of cells includes division and a period of functional activity. Basing on peculiarities of vital activity in cells, the tissues of a multicellular organism are divided into renewing (marrow), growing (liver) and stable (nervous tissue). Cell division occurs by means of mitosis, previous to which the preparatory processes including reduplication of DNA take place. Biological meaning of mitosis is that the hereditary material is equally distributed between the two produced cells. Owing to mitotic division the growing of organism and restoration of cells after damage occurs.

Опорные точки



1. **Клетки многоклеточного организма отличаются по особенностям и продолжительности жизненного цикла.**
2. **Главным событием интерфазы является редупликация ДНК.**

3. В процессе митоза происходит точное и равномерное распределение хромосомного материала между дочерними клетками.

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое жизненный цикл клетки?
2. Дайте определение митотического цикла клетки.
3. Расскажите, как осуществляется синтез ДНК.
4. Опишите стадии митоза.
5. Дайте определение митоза и сформулируйте его биологическое значение.
6. В чем заключается биологический смысл митоза?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Дифференцировка **Differentiation**	**А.** Период подготовки клетки к делению, важнейшим событием которого является редупликация ДНК. The period when a cell is preparing to division, in which reduplication of DNA is the most important stage.
2. Жизненный цикл клетки **Life cycle of a cell**	**Б.** Совокупность процессов, протекающих в клетке с момента ее возникновения до гибели или последующего деления. A complex of processes, which are found in a cell while it is preparing to division and during mitosis.
3. Митотический цикл клетки **Mitotic cycle of a cell**	**В.** Совокупность процессов, протекающих в клетке в период ее подготовки к делению и на протяжении митоза. All the processes that take place in a cell since its appearance till death or next division.
4. Интерфаза **Interphase**	**Г.** Процесс специализации клетки на выполнении определенных функций, который заключается в приобретении соответствующего строения и синтезе конкретных белков. A process of cell specialization to particular function, when it acquires definite structural features and synthesizes certain proteins.
5. Митоз **Mitosis**	**Д.** Ткани, у которых для большей части клеток характерно совпадение жизненного цикла с митотическим. Tissues formed by the cells, which life cycle is usually not longer than mitotic cycle.
6. Обновляющиеся ткани **Renewing tissues**	**Е.** Значительная часть клеток дифференцирована, но при необходимости может дедифференцироваться и вернуться в митотический цикл. Tissues, in which the majority of cells are differentiated, although sometimes can redifferentiate and start mitotic division.
7. Растущие ткани **Growing tissues**	**Ж.** Клетки необратимо дифференцируются в эмбриональном и раннем постэмбриональном периоде и функционируют в течение всей жизни организма.

Tissues that are formed by cells, irreversibly differentiated in embryonic and early postembryonic period and function during the whole life of an organism.

8. Стабильные ткани
Stable tissues

3. Форма клеточного размножения, при которой происходит точное и равномерное распределение набора между дочерними клетками.
A type of cell division, when chromosome material is equally divided between daughter cells.

Вопросы для обсуждения

?

Как осуществляется движение хромосом в анафазе и что общего во всех двигательных реакциях живого организма?

В чем заключается биологический смысл различий течения митотического цикла клеток разных тканей многоклеточного организма?

Каковы сущность и биологическое значение размножения клеток путем митоза?

5.4. Особенности строения растительной клетки

В растительной клетке есть ядро и все органоиды, свойственные и животной клетке: эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи. Вместе с тем она характеризуется существенными особенностями строения (см. рис. 5.5), отличаясь от животной клетки следующими признаками: 1) *прочной клеточной стенкой значительной толщины*; 2) *особыми органоидами — пластидами, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных за счет энергии света*; 3) *развитой системой вакуолей, в значительной мере обусловливающих осмотические свойства клеток.*

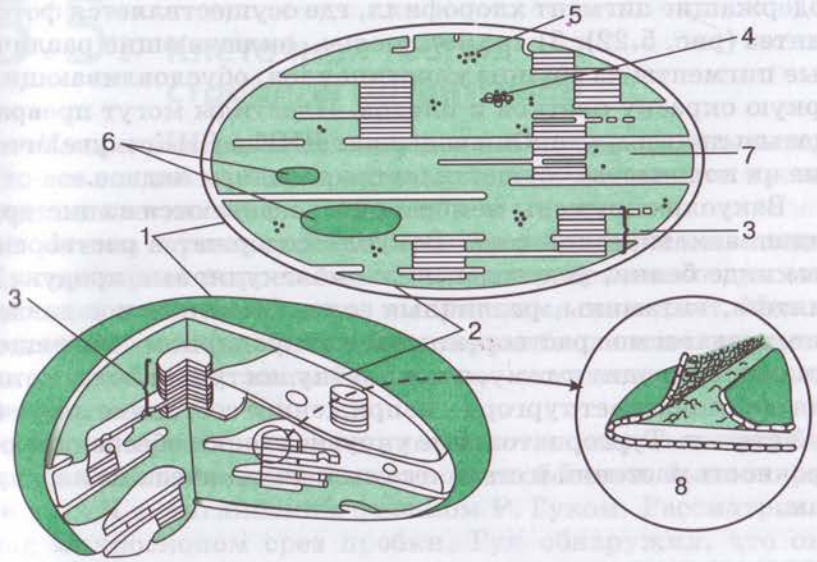


Рис. 5.22. *Схема строения хлоропласта:*
1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — граны, 4 — кольцевая молекула ДНК, 5 — рибосомы, 6 — зерна крахмала, 7 — строма, 8 — фрагмент тилакоида граны

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но, кроме нее, ограничена толстой, состоящей из целлюлозы клеточной стенкой, которой нет у животных. Клеточная стенка имеет поры, через которые каналы эндоплазматической сети соседних клеток сообщаются друг с другом.

Преобладание синтетических процессов над процессами освобождения энергии — одна из наиболее характерных особенностей обмена веществ растительных организмов. Первичный синтез углеводов из неорганических веществ осуществляется в пластидах.

Различают три вида пластид: 1) *лейкопласты* — бесцветные пластиды, в которых из моносахаридов и дисахаридов синтезируется крахмал (есть лейкопласты, запасающие белки или жиры); 2) *хлоропласты* — зеленые пластиды,

содержащие пигмент хлорофилл, где осуществляется фотосинтез (рис. 5.22); 3) *хромопласты,* включающие различные пигменты из группы каротиноидов, обусловливающих яркую окраску цветков и плодов. Пластиды могут превращаться друг в друга. Они содержат ДНК и РНК, и увеличение их количества осуществляется делением надвое.

Вакуоли окружены мембраной и развиваются из цистерн эндоплазматической сети. Вакуоли содержат в растворенном виде белки, углеводы, низкомолекулярные продукты синтеза, витамины, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое растворенными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обусловливает тургор — напряженное состояние клеточной стенки. Тургор и толстые упругие стенки обеспечивают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

Опорные точки

1. **В клетках растительного организма преобладают синтетические процессы над реакциями высвобождения энергии.**
2. **Хорошо развитая вакуолярная сеть обеспечивает явление тургора, в основе которого лежат процессы осмотического поступления воды в клетку.**
3. **Митотическое деление клеток у большинства растений протекает без участия клеточного центра.**

Вопросы для повторения и задания

1. Каково строение различных видов пластид? Приведите примеры взаимного превращения пластид.
2. В каких отделах хлоропласта осуществляется световая фаза фотосинтеза? Темновая фаза фотосинтеза?
3. Опишите реакции фотосинтеза и процесс аккумуляции энергии в виде АТФ в световой фазе.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

5.5. Клеточная теория строения организмов

Из предшествовавшего изложения можно сделать вывод, что все элементарные процессы жизнедеятельности происходят в клетке.

Клетка служит основой строения растений и животных. Для прокариот и простейших, низших грибов и некоторых водорослей понятия «клетка» и «организм» совпадают. Можно сказать, что клетка — это элементарная биологическая система, способная к самообновлению, самовоспроизведению и развитию.

Такое представление о клетке установилось в науке не сразу. Сама клетка, точнее клеточная оболочка, была открыта в XVII в. английским физиком Р. Гуком. Рассматривая под микроскопом срез пробки, Гук обнаружил, что она состоит из ячеек, разделенных перегородками. Эти ячейки он назвал клетками. Долгое время главной частью клетки считали ее оболочку. Лишь в XIX в. ученые обратили внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее клетку. В 1831 г. английский ботаник Б. Броун обнаружил в клетках ядро. Это открытие послужило важной предпосылкой для установления сходства между клетками растений и животных. Немецкий ботаник М. Шлейден доказал, что в любой растительной клетке есть ядро. В конце 30-х годов XIX в. немецкий физиолог Т. Шванн, тщательно исследовав строение живых организмов, обнаружил, что, хотя клетки животных очень разнообразны и отличаются от растительных, ядра всех клеток очень сходны.

Обобщив имевшиеся в то время данные о строении животных и растений, Шванн пришел к заключению, что клетка — главная структурная единица всех живых организмов и что образование клеток обусловливает рост и развитие тканей.

Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована Т. Шванном в 1839 г. Она сыграла огромную роль в развитии биологии. Исчезла казавшаяся непреодолимой пропасть между царством растений и царством животных. Провозглашая единство живого мира, клеточная теория по-

служила одной из предпосылок возникновения теории эволюции Ч. Дарвина.

В дальнейшем клеточная теория была развита многими учеными. Немецкий ученый и врач Р. Вирхов (1858) доказал, что вне клеток нет жизни, что главная составная часть клетки — ядро и что клетки образуются только от клеток путем их деления. Дальнейшее совершенствование микроскопической техники, создание электронного микроскопа и методы молекулярной биологии позволили глубже проникнуть в изучение клетки, познать ее сложную структуру и многообразие протекающих в ней биохимических процессов.

В настоящее время основные положения клеточной теории формулируются следующим образом: *1) клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) ядро — главная составная часть клетки; 4) клетки размножаются только делением; 5) клеточное строение организма — свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.*

Опорные точки

1. **Все живые организмы, существующие на Земле, имеют клеточное строение за исключением вирусов, являющихся паразитами на генетическом уровне.**
2. **Все клетки эукариотических организмов гомологичны, т. е. обладают единым принципом организации.**

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите историю открытия клетки.
2. Кем и когда впервые была сформулирована клеточная теория?
3. Изложите основные положения клеточной теории.
4. В чем заключается значение клеточной теории для биологии?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

5.6. Неклеточные формы жизни. Вирусы

В 1892 г. русский ученый Д. И. Ивановский описал необычные свойства возбудителя болезни табака — так называемой табачной мозаики. Этот возбудитель проходил через бактериальные фильтры. Таким образом, здоровые растения табака можно заразить бесклеточным фильтратом сока больного растения. Через несколько лет Ф. Леффлер и П. Фрош обнаружили, что возбудитель ящура — болезни, нередко встречающейся у домашнего скота, также проходит через бактериальные фильтры. Наконец, в 1917 г. канадский бактериолог Ф. де Эрелль открыл бактериофаг — вирус, поражающий бактерии.

Так были открыты вирусы растений, животных и микроорганизмов. Эти три события положили начало новой науке — **вирусологии,** изучающей неклеточные формы жизни. Вирусы играют большую роль в жизни человека. Они являются возбудителями ряда опасных заболеваний — оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др. Вирусы обитают только в клетках, это внутриклеточные паразиты. В свободно живущем, активном состоянии они не встречаются и не способны размножаться вне клетки. Если у всех клеточных организмов обязательно имеются две нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, то вирусы содержат только одну из них. На этом основании все вирусы делят на две большие группы — ДНК-содержащие и РНК-содержащие. В отличие от клеточных организмов у вирусов отсутствует собственная система, синтезирующая белки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы — вирусной ДНК или РНК — синтези-



Рис. 5.23.
Вирус табачной мозаики:
1 — белки капсулы,
2 — РНК

руется информационная РНК, которая и служит основой для синтеза вирусных белков рибосомами инфицированной клетки.

Молекула ДНК вирусов или их геном может встраиваться в геном клетки хозяина и существовать в таком виде неопределенно долгое время.

Таким образом, паразитизм вирусов носит особый характер — это паразитизм на генетическом уровне.

Химический состав вирусов. Просто организованные вирусы представляют собой нуклеопротеиды, т. е. состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК и РНК) и нескольких белков, образующих оболочку вокруг нуклеиновой кислоты. Белковая оболочка носит название **капсид** (от лат. capsa — вместилище). Примером таких вирусов является вирус табачной мозаики (рис. 5.23). Его капсид содержит всего один белок с небольшой молекулярной массой. Сложно организованные вирусы имеют дополнительную белковую или липопротеиновую оболочку. Иногда в наружных оболочках сложных вирусов помимо белков содержатся углеводы, например у возбудителей гриппа и герпеса (рис. 5.24). Их наружная оболочка является фрагментом ядерной или цитоплазматической мембраны клетки-хозяина, из которой вирус выходит во внеклеточную среду.

Геном вирусов может быть представлен как однонитчатыми, так и двунитчатыми молекулами ДНК и РНК. Так, двунитчатая ДНК встречается у вирусов оспы человека, овец, свиней, аденовирусов человека, двунитчатая РНК служит

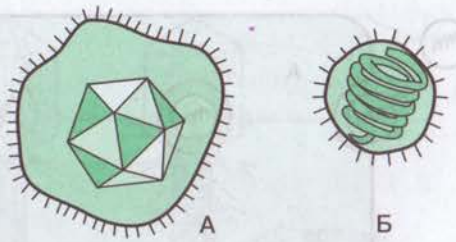


Рис. 5.24.
Вирусы:
А — *герпеса,*
Б — *гриппа*

генетической матрицей у некоторых вирусов насекомых и других животных. Широко распространены вирусы, содержащие однонитчатую РНК (вирусы энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др.).

Взаимодействие вируса с клеткой. При образовании пиноцитозных вакуолей вместе с капельками жидкости межклеточной среды случайно внутрь клетки могут попадать вирусы, циркулирующие в жидкостях организма. Однако, как правило, проникновению вируса в цитоплазму клетки предшествует связывание его с особым белком-рецептором, находящимся на клеточной поверхности. Связывание с рецептором осуществляется благодаря наличию специальных белков на поверхности вирусной частицы, которые «узнают» соответствующий рецептор на поверхности чувствительной клетки. Участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль. Вакуоль, стенка которой состоит из цитоплазматической мембраны, может сливаться с другими вакуолями или ядром (рис. 5.25). Так вирус доставляется в любой участок клетки.

Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус гепатита А или Б проникает и размножается только в клетках печени; аденовирусы и вирус гриппа — в клетках эпителия слизистой оболочки верхних дыхательных путей; вирус, вызывающий воспаление головного мозга, — в нервных клетках; вирус эпидемического паротита (свинка) — в клетках околоушных слюнных желез и т. д.

Инфекционный процесс начинается, когда проникшие в клетку вирусы приступают к размножению, т. е. происходит редупликация вирусного генома и самосборка капсида.

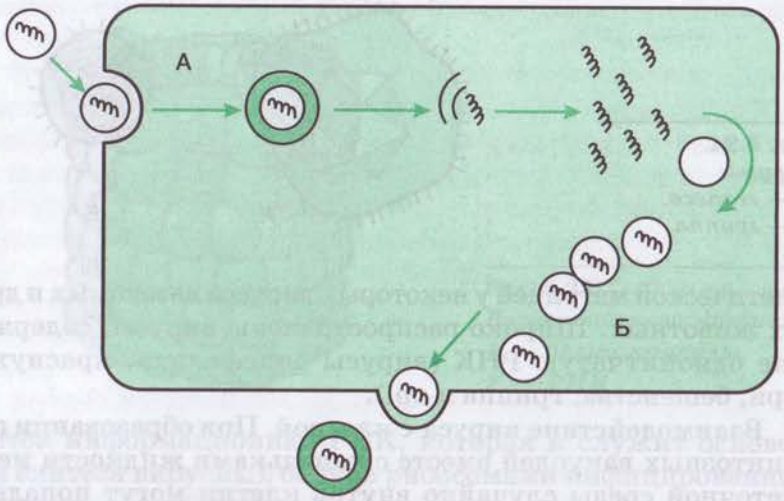


Рис. 5.25. *Схема проникновения вируса в клетку* **(А)** *и выхода из клетки вирусных частиц* **(Б)**

Для осуществления редупликации нуклеиновая кислота должна освободиться от капсида. После синтеза новой молекулы нуклеиновой кислоты она одевается синтезированными в цитоплазме клетки-хозяина вирусными белками — образуется капсид.

Накопление вирусных частиц приводит к выходу их из клетки. Для некоторых вирусов это происходит путем «взрыва», в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает. Другие вирусы выделяются способом, напоминающим почкование. В этом случае клетки организма могут долго сохранять свою жизнеспособность.

Иной путь проникновения в клетку у вирусов бактерий — бактериофагов. Толстые клеточные стенки бактерий не позволяют белку-рецептору вместе с присоединившимся к нему вирусом погружаться в цитоплазму, как это происходит при инфицировании клеток животных. Поэтому бактериофаг вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в его головке (рис. 5.26). Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а капсид остается снаружи. В цитоплазме бактериальной клетки начинается редупликация генома бактериофага, синтез его белков и формирование капсида. Через определенный промежуток времени бактериальная клетка гибнет, и зрелые фаговые частицы выходят в окружающую среду.

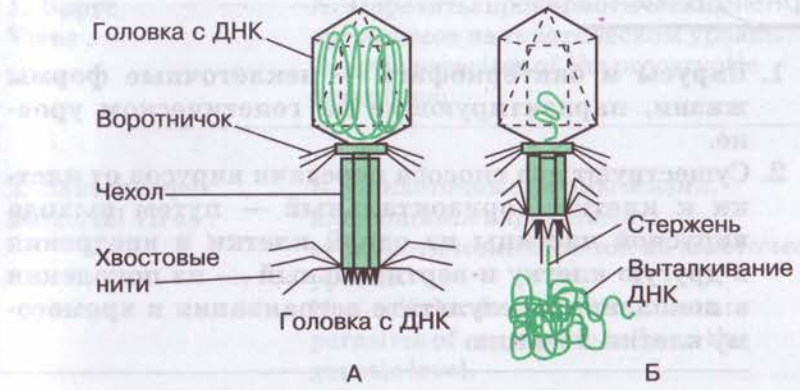


Рис. 5.26. *Модель бактериофага Т-2:*
А *— до присоединения к бактериальной клетке,*
Б *— фаг, выделяющий ДНК в клетку*

Происхождение вирусов. Вирусы представляют собой автономные генетические структуры, неспособные, однако, развиваться вне клетки. Полагают, что вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами жизни.

Summary



Main theses of the cell theory are currently considered as follows: 1) a cell is a structural and functional unit, and a unit of development in all living organisms; 2) membranes are structural compounds of cells; 3) a nucleus is the main component of a cell; 4) cells are reproduced by means of cell-division; 5) cellular structure of all organisms on the Earth is the evidence of their common origin.

Опорные точки



1. **Вирусы и бактериофаги — неклеточные формы жизни, паразитирующие на генетическом уровне.**
2. **Существуют два способа передачи вирусов от клетки к клетке: горизонтальный — путем выхода вирусной частицы из одной клетки и внедрения в другую клетку и вертикальный — из поколения в поколение в результате встраивания в хромосому клетки-хозяина.**

Вопросы для повторения и задания



1. Как устроены вирусы?
2. Чем отличаются простые вирусы от сложных?
3. Каков принцип взаимодействия вируса и клетки?
4. Как вирус проникает в клетку?
5. Укажите особенности взаимодействия бактериофага с бактериальной клеткой.
6. В чем проявляется действие вирусов на клетку?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Вирус **Virus**	**А.** Паразиты прокариотических организмов на генетическом уровне. Genetic parasites of the procaryotic organisms.
2. Бактериофаг **Bacterial virus**	**Б.** Неклеточные формы жизни, являющиеся паразитами эукариотических клеток на генетическом уровне. Non-cellular forms of life, that are parasites of eucaryotic cells on the genetic level.
3. Инфекция **Infection**	**В.** Путь передачи инфекционного агента от одного организма к другому через окружающую среду. A way of transmissing an infectional agent from one organism to another through the surroundings.
4. Горизонтальный путь передачи **Horizontal transmission**	**Г.** Путь передачи инфекционного агента с половыми клетками, в хромосомы которых встраивается наследственный материал вируса. A way of transmission, when an infectional agent is transfered to another organism with sexual cells, as its hereditary material is inserted in the host chromosomes.
5. Вертикальный путь передачи **Vertical transmission**	**Д.** Процесс взаимодействия вируса (бактерии) и организма хозяина, включающий внедрение паразита, его размножение и выделение в окружающую среду. A process of interaction between a virus (bacterium) and a host organism, which includes the intrusion of a parasite, its reproduction and coming out of the host to the surroundings.

6. Клеточная теория **Cell theory**	**Е.** Одно из наиболее важных биологических обобщений, согласно которому все организмы имеют клеточное строение. One of the most important biological generalizations that all the living organisms have cellular structure.

Вопросы для обсуждения

? Чем отличается горизонтальный путь передачи вирусной инфекции от вертикального? Приведите примеры.

Как происходит синтез вирусных белков и упаковка новых вирусных частиц?

Обзор изученного материала главы 5

Основные положения

Клетка является структурной и функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов, обитающих на Земле.

Основой организации клеток живых организмов служит биологическая мембрана.

Выделяют два уровня клеточной организации и соответственно две группы клеток: прокариотические и эукариотические.

Прокариоты — бактерии и синезеленые (цианобактерии) не имеют ограниченного оболочкой ядра; их наследственный материал представлен одной кольцевой молекулой ДНК.

К группе эукариот относятся представители царства растений, животных и грибов, в клетках которых генетический материал заключен в ограниченное оболочкой ядро.

Эукариоты имеют диплоидный набор хромосом. Из каждой пары гомологичных хромосом одна получена организмом от отца, а другая — от матери.

В клетке имеются структуры, способные к самовоспроизведению: митохондрии, пластиды, центриоли и базальные тельца жгутиков и ресничек.

Клетки размножаются только делением. Митотический цикл клетки — этап жизненного цикла, включающий период подготовки клетки к делению и митоз.

Митотическое деление клеток обеспечивает рост организма, бесполое размножение и восстановление клеточных потерь, возникающих вследствие травмы или заболевания.

Вирусы — неклеточные формы жизни, представляющие собой паразитов на клеточном уровне.

Проблемные области

Как можно объяснить длительное состояние покоя вирусного генома, включенного в хромосомы клетки-хозяина?

В чем сущность процессов регенерации в тканях с различным уровнем клеточного размножения?

Прикладные аспекты

Что лежит в основе дифференцировки клеток различных тканей многоклеточного организма?

Используя знания о путях распространения вирусных и бактериальных инфекций, предложите пути предотвращения заболевания.

Задания

Используя школьный микроскоп, рассмотрите препараты клеток одноклеточных организмов, многоклеточных растений и животных. Опишите черты различия и сходства.



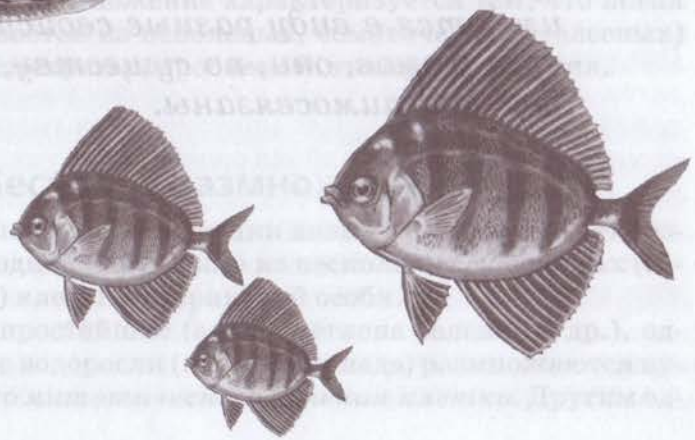
РАЗДЕЛ 3

Размножение и развитие организмов



Размножение, или самовоспроизведение, — одна из важнейших характеристик органической природы. Размножение — свойство, присущее всем без исключения живым организмам — от бактерий до млекопитающих. Существование любого вида животных и растений, бактерий и грибов, преемственность между родительскими особями и их потомством поддерживаются только благодаря размножению. Тесно связано с самовоспроизведением и другое свойство живых организмов — развитие. Оно также присуще всему живому на Земле: и мельчайшим одноклеточным организмам, и многоклеточным растениям и животным.





Глава 6

Размножение организмов

Несмотря на огромное разнообразие, формы размножения могут быть объединены в две группы: половое и бесполое.

Б. П. Токин

При характеристике свойств живого уже отмечалось, что одним из этих свойств является дискретность. Дискретность организации живой материи предполагает существование размножения — процесса воспроизведения себе подобных. Необходимое условие размножения — наследственность, т. е. способность воспроизвести свойства и признаки родителей. И хотя под словами «размножение» и «наследственность» имеются в виду разные свойства организмов, они, по существу, тесно взаимосвязаны.

Известны различные формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — **половое** и **бесполое.**

Половым размножением называют смену поколений и развитие организмов на основе специализированных — *половых* — клеток, образующихся в половых железах. В эволюции полового размножения наиболее прогрессивным оказался способ, благодаря которому новый организм развивается в результате слияния двух половых клеток, образованных разными родителями. Однако у беспозвоночных животных нередко сперматозоиды и яйцеклетки формируются в теле одного организма. Такое явление — обоеполость — называется *гермафродитизмом.*

Цветковые растения также бывают *обоеполыми.* У большинства видов покрытосеменных (цветковых) растений обоеполый цветок включает и тычинки, образующие мужские половые клетки — спермии, и пестики, содержащие яйцеклетки. Примерно у четвертой части видов мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки развиваются независимо друг от друга, т. е. цветки однополые. Примером может служить конопля. У некоторых растений — кукурузы, березы — и мужские, и женские цветки возникают на одной особи.

Известны случаи, когда новый организм не обязательно появляется в результате слияния половых клеток. У некоторых видов животных и растений наблюдается развитие из неоплодотворенной яйцеклетки. Такое размножение называется девственным или *партеногенетическим.*

Бесполое размножение характеризуется тем, что новая особь развивается из неполовых, соматических (телесных) клеток. Рассмотрим подробнее оба типа размножения.

6.1. Бесполое размножение

При бесполом размножении новый организм может возникнуть из одной клетки или из нескольких неполовых (соматических) клеток материнской особи.

Многие простейшие (амеба, эвглена зеленая и др.), одноклеточные водоросли (хламидомонада) размножаются путем обычного *митотического деления клетки.* Другим од-

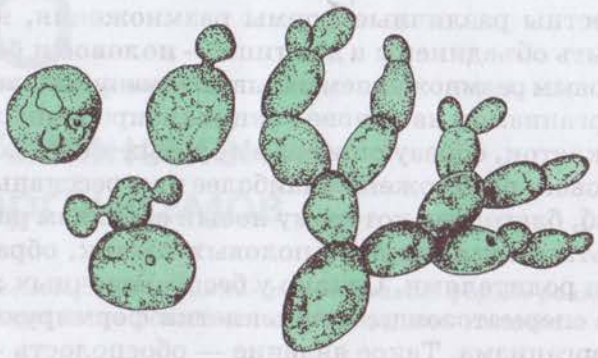


Рис. 6.1. *Почкование дрожжевых грибов*

ноклеточным — некоторым низшим грибам, водорослям (хлорелла), животным, например малярийному плазмодию (возбудителю малярии), свойственно *спорообразование*. Оно заключается в том, что клетка распадается на большое число особей, равное количеству ядер, заранее образованных в родительской клетке в результате многократного деления ее ядра. Многоклеточные организмы также способны к спорообразованию: это мхи, высшие грибы, многоклеточные водоросли, папоротникообразные и некоторые другие.

Как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также *почкование*. Например, у дрожжевых грибов (рис. 6.1) и некоторых инфузорий (сосущие инфузории) почкование заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется небольшой бугорок, содержащий ядро, — *почка*. Она растет, достигает размеров, близких к материнским, и затем отделяется, переходя к самостоятельному существованию. У многоклеточных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток обоих слоев стенки тела. Почка растет, удлиняется, на переднем ее конце появляется ротовое отверстие, окруженное щупальцами. Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая затем отделяется от материнского организма (рис. 6.2).

У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется также путем деления тела на две части (медузы, кольчатые черви) или же путем фрагментации тела на

несколько частей (плоские черви, иглокожие). Из таких частей развиваются полноценные особи.

У растений широко распространено *вегетативное размножение*, т. е. размножение частями тела: черенками, усами, клубнями (рис. 6.3).

Так, у картофеля для размножения служат видоизмененные подземные части стебля — клубни. У жасмина, ивы легко укореняются побеги — черенки. С помощью черенков размножают виноград, смородину. Длинные ползучие побеги земляники — усы — образуют почки, которые, укореняясь, дают начало новому растению. Немногие растения (бегония) могут размножаться листовыми черенками (листовая пластинка и черешок). На нижней стороне листа, в местах разветвления крупных жилок, возникают корни, на верхней — почки, а затем побеги.



Рис. 6.2.
Почкование у гидры:
1 — материнский организм,
2 — почки

Для вегетативного размножения используют также корень. В садоводстве с помощью черенков из боковых корней размножают малину, вишню, сливу, розы. Корневыми клубнями размножаются георгины. Видоизменение подземной части стебля — корневище — также образует новые растения. Например, осот за счет корневища может дать до 1800 новых особей на 1 м^2 почвы.

У животных способность к бесполому размножению, когда источником для формирования нового организма служат соматические клетки, лежит в основе явления *регенерации* — восстановления утраченных частей тела. У относительно просто устроенных животных — кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, некоторых моллюсков из фрагментов тела восстанавливается целый организм. У низших позвоночных — тритонов — способны регенерировать утраченные хвост или конечности.



Рис. 6.3. *Вегетативное размножение растений:* **А** *— ползучие побеги (усы),* **Б** *— подземные клубни,* **В** *— корневище осоки,* **Г** *— части побегов элодеи*

Бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового, — весьма эффективный процесс. С его помощью в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться.

Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Вспомните митоз. В интерфазе происходит абсолютно точное удвоение генетического материала клетки, в результате которого при делении каждая из дочерних клеток получает наследственную информацию, сходную с таковой у материнской клетки. Поскольку все соматические клетки организма возникли путем митоза, а именно из них и развивается новый организм, становится понятным, почему все особи при бесполом размножении генетически сходны — оно не сопровождается повышением генетического разнообразия. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций.

Summary

Breeding, or reproduction, is one of the main characteristics of organic world. It is habitual without exceptions to all the living beings from bacterium to mammals. Two types of reproduction are distinguished: sexual, and asexual or vegetative. Asexual reproduction take place when an organism produces another one by means of somatic cells. In this case all the offsprings of the organism are equal in hereditary information to the parental one, and hereditary diversity doesn't increase.

Опорные точки

1. **Бесполое размножение возникло в процессе эволюции раньше полового.**
2. **В основе всех форм бесполого размножения растений и животных лежит митотическое деление клеток.**
3. **Бесполое размножение характерно для растений и большинства беспозвоночных животных.**

Вопросы для повторения и задания

1. У каких организмов встречается бесполое размножение?
2. Какие формы бесполого размножения вам известны? Приведите примеры.

3. Почему при бесполом размножении потомки генетически сходны между собой и с родительской особью?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Бесполое размножение Asexual reproduction	**А.** Размножение, при котором преемственность поколений достигается за счет соматических клеток. Reproduction of organisms by means of somatic cells.
2. Половое размножение Sexual reproduction	**Б.** Способ воспроизведения себе подобных, при котором преемственность поколений обеспечивается специализированными половыми клетками. The way of reproduction by means of specialized sexual cells.
3. Спорообразование Sporification	**В.** Митотическое деление ядра, при котором цитотомия приводит к неравномерному распределению цитоплазмы между дочерними клетками. Mitotic division of a nucleus when cytotomy leads to unequal distribution of cytoplasm between the daughter cells.

4. Почкование Budding	**Г.** Форма размножения организмов частями тела материнской особи. Type of reproduction by the body parts of maternal individuals.
5. Вегетативное размножение Vegetative reproduction	**Д.** Многократное митотическое деление клетки с последующей фрагментацией цитоплазмы по количеству дочерних ядер. Multiple mitotic division of a cell with further fragmentation of cytoplasm to the number of daughter nuclei.

Вопросы для обсуждения

В каких случаях при бесполом размножении отдельные особи отличаются от родительских?

Каково биологическое значение бесполого размножения?

Почему партеногенетическое развитие нельзя считать следствием бесполого размножения организмов?

6.2. Половое размножение

Половое размножение имеет очень большие эволюционные преимущества по сравнению с бесполым. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путем комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В результате повышаются возможности организмов в приспособлении к условиям окружающей среды. Поскольку новые комбинации осуществляются в каждом поколении, то приспособленными к новым условиям существования может оказаться гораздо большее количество особей, чем при бесполом размножении. Появление новых комбинаций генов обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к меняющимся условиям обитания.

Таким образом, *сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации от двух родительских особей.*

У обоеполых животных и растений существуют приспособления, предотвращающие самооплодотворение. У плоских червей — планарий и у кольчатых — дождевых червей наблюдается спаривание между разными особями. У растений самоопыление исключается в случае их однополости. Когда же развиваются обоеполые цветки, тычинки и пестики созревают неодновременно, что и делает возможным только перекрестное опыление.

Развитие половых клеток (гаметогенез). В половых железах развиваются половые клетки — *гаметы*. Мужские — *сперматозоиды* — в семенниках и женские — *яйцеклетки* (или яйца) — в яичниках. В первом случае путь их развития называют сперматогенезом, во втором — овогенезом (от лат. ovum — яйцо).

Разделение полов имеет очевидные эволюционные преимущества. Раздельнополость создает возможность специализации родителей по строению и поведению, а возникновение нового эволюционного фактора — *полового отбора* — способствует развитию различных форм заботы о потомстве. При этом самцы могут играть большую роль в охране семьи, охоте, а также участвовать в конкуренции за самку — половом отборе.

В процессе образования половых клеток — как сперматозоидов, так и яйцеклеток — выделяют ряд стадий (рис. 6.4). Первая стадия — **период размножения**, в котором первичные половые клетки делятся путем митоза, в результате чего увеличивается их количество. При сперматогенезе размножение первичных половых клеток очень интенсивное, оно начинается с наступления половой зрелости и протекает в течение всего *репродуктивного периода*, т. е. времени, когда животное может участвовать в половом размножении, и постепенно затухает лишь к старости. Размножение женских первичных половых клеток у низших позвоночных также продолжается почти всю жизнь. У млекопитающих, в том числе и у человека, эти клетки с наибольшей интенсивностью размножаются лишь во внутриутробном периоде

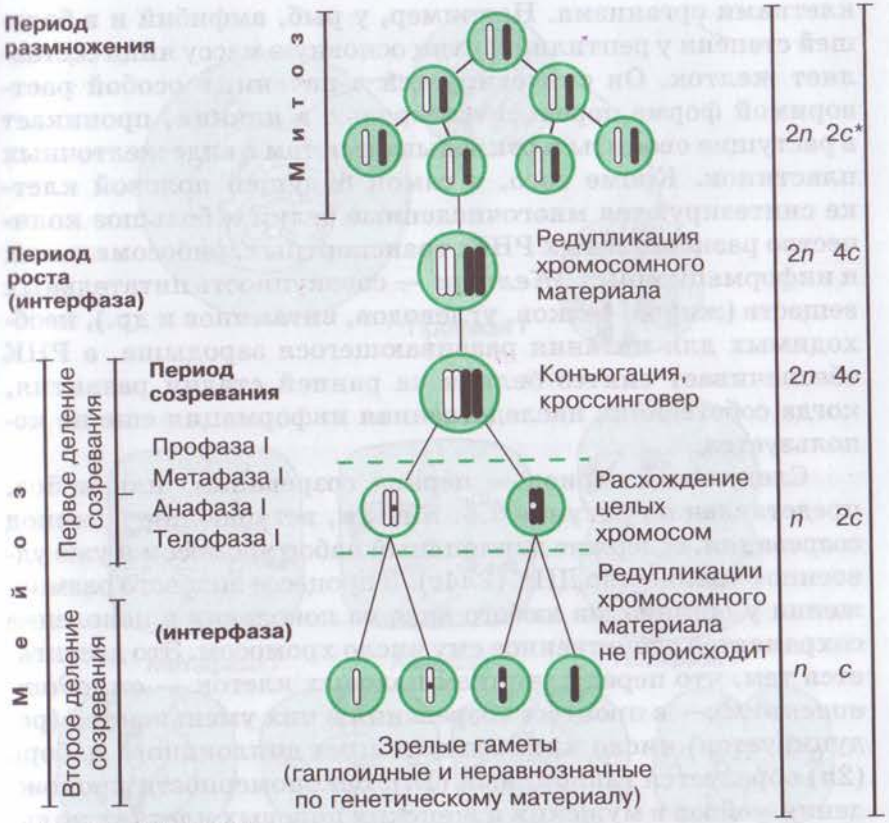


Рис. 6.4. *Схема гаметогенеза*

развития плода и сохраняются в состоянии покоя до полового созревания.

Второй период — **период роста**. У незрелых мужских гамет он выражен нерезко. Их размеры увеличиваются незначительно. Напротив, будущие яйцеклетки — *овоциты* — увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже миллионы раз. У одних животных овоциты растут очень быстро — в течение нескольких дней или недель, у других видов рост продолжается месяцы и годы. Рост овоцитов осуществляется за счет веществ, образуемых другими

клетками организма. Например, у рыб, амфибий и в большей степени у рептилий и птиц основную массу яйца составляет желток. Он синтезируется в печени, в особой растворимой форме переносится кровью в яичник, проникает в растущие овоциты и откладывается там в виде желточных пластинок. Кроме того, в самой будущей половой клетке синтезируются многочисленные белки и большое количество разнообразных РНК: транспортных, рибосомальных и информационных. *Желток* — совокупность питательных веществ (жиров, белков, углеводов, витаминов и др.), необходимых для питания развивающегося зародыша, а РНК обеспечивает синтез белков на ранней стадии развития, когда собственная наследственная информация еще не используется.

Следующий период — **период созревания,** или мейоз, представлен на рисунке 6.5. Клетки, вступающие в период созревания, содержат диплоидный набор хромосом и уже удвоенное количество ДНК ($2n4c$). В процессе полового размножения у организмов любого вида из поколения в поколение сохраняется свойственное ему число хромосом. Это достигается тем, что перед слиянием половых клеток — *оплодотворением* — в процессе созревания в них уменьшается (редуцируется) число хромосом, т. е. из диплоидного набора ($2n$) образуется гаплоидный ($1n$). Закономерности прохождения мейоза в мужских и женских половых клетках по существу одинаковы. Поэтому сначала рассмотрим общие черты этого процесса, а затем остановимся на конкретных особенностях, характерных для сперматогенеза и овогенеза.

Сущность мейоза состоит в том, что каждая половая клетка получает одинарный — гаплоидный набор хромосом. Вместе с тем, мейоз — это стадия, во время которой создаются *новые комбинации генов* путем сочетания разных материнских и отцовских хромосом. Перекомбинирование наследственных задатков возникает, кроме того, и в результате обмена участками между гомологичными хромосомами, происходящего в мейозе.

Мейоз включает два последовательных, следующих друг за другом практически без перерыва, деления. Как и при митозе, в каждом мейотическом делении выделяют четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

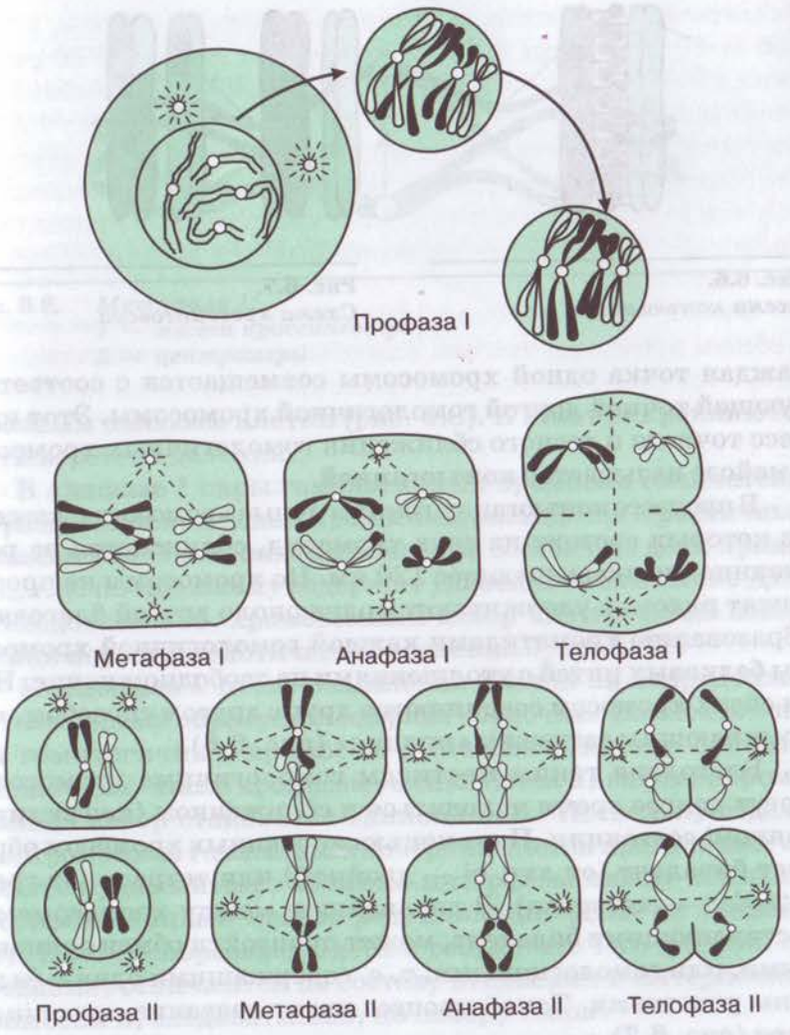


Рис. 6.5. *Основные стадии мейоза*

Первое мейотическое деление, или редукционное. Профаза I начинается спирализацией хромосом, которые видны в световой микроскоп как тонкие длинные нити. Уже на этом этапе можно различить, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных между собой в области центромеры. Затем гомологичные хромосомы сближаются,



Рис. 6.6.
Схема конъюгации

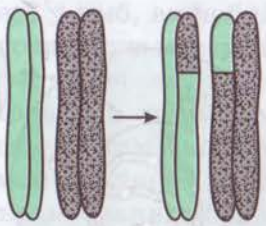


Рис. 6.7.
Схема кроссинговера

каждая точка одной хромосомы совмещается с соответствующей точкой другой гомологичной хромосомы. Этот процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом в мейозе называется **конъюгацией.**

В процессе конъюгации гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, сближаются на расстояние, не превышающее 120 нм. Но хромосомы не просто лежат рядом, а удерживаются одна около другой благодаря образованию хроматидами каждой гомологичной хромосомы белковых нитей с утолщениями на свободном конце. Нити обеих хромосом соединяются друг с другом способом, напоминающим застежку «молния» (рис. 6.6).

Благодаря таким мостикам гомологичные хромосомы могут долгое время находиться в сближенном (конъюгированном) состоянии. Пара конъюгированных хромосом образует бивалент (от лат. bi — двойной) или тетраду (от греч. tetrados — четверка). В дальнейшем между хромосомами, составляющими бивалент, может произойти обмен одинаковыми, или гомологичными, т. е. содержащими одни и те же гены участками. Такой процесс носит название *кроссинговера* (рис. 6.7).

К концу профазы между гомологичными хромосомами возникают силы отталкивания. Вначале они проявляются в области центромер, а затем в других участках. Хромосомы остаются связанными между собой только в местах кроссинговера (рис. 6.8).

В **метафазе I** спирализация хромосом достигает максимума. Конъюгированные хромосомы располагаются по экватору, причем центромеры гомологичных хромосом обращены

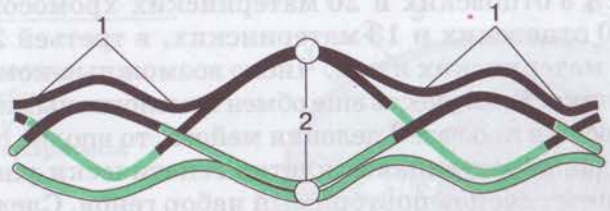


Рис. 6.8. *Метафаза I:*
1 — места кроссинговера,
2 — центромеры

к разным полюсам клетки (рис. 6.8). К ним прикрепляются нити веретена деления.

В **анафазе I** пары гомологичных хромосом окончательно разделяются, и целые хромосомы расходятся к различным полюсам. Однако каждая хромосома состоит из двух хроматид, т. е. по-прежнему содержит удвоенное количество ДНК и, следовательно, хромосомный набор клетки после завершения первого мейотического деления будет $1n2c$.

В **телофазе I** после разделения клеток на непродолжительное время образуется ядерная оболочка. Из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна. Число хромосом уменьшается в два раза, хромосомный набор становится *гаплоидным*. Поскольку отдельные хромосомы гаплоидных дочерних клеток продолжают оставаться удвоенными, во время интерфазы между первым и вторым делениями мейоза редупликации ДНК не происходит. Клетки, образовавшиеся в результате 1-го деления созревания, отличаются по составу отцовских и материнских хромосом и, следовательно, по набору генов.

Например, все клетки человека, в том числе первичные половые клетки, содержат 46 хромосом. Из них 23 получены от отца и 23 от матери. После 1-го мейотического деления в сперматоциты и овоциты попадает только по 23 хромосомы — по одной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом. Однако вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в анафазе-I образующиеся клетки получают самые разнообразные комбинации родительских хромосом. Например, в одной из них может

оказаться 3 отцовских и 20 материнских хромосом, в другой — 10 отцовских и 13 материнских, в третьей 20 отцовских и 3 материнских и т. д. Число возможных комбинаций очень велико. Если учесть еще обмен гомологичными участками хромосом в профазе-I деления мейоза, то вполне очевидно, что каждая образующаяся клетка генетически уникальна, так как несет свой неповторимый набор генов. Следовательно, *мейоз — основа комбинативной генотипической изменчивости.*

Второе мейотическое деление. Второе деление мейоза в общем протекает так же, как обычное митотическое деление, с той лишь разницей, что делящаяся клетка гаплоидна (1*n*2*c*).

В **анафазе II** центромеры, соединяющие сестринские хроматиды в каждой хромосоме, делятся, и хроматиды, как и в митозе, с этого момента становятся самостоятельными дочерними хромосомами и начинают движение к разным полюсам клетки. С завершением **телофазы II** заканчивается и весь процесс мейоза: из исходной первичной половой клетки образовались *четыре гаплоидные клетки с хромосомным набором* 1*n*1*c*.

Таким образом, сущность периода созревания состоит в том, что в половых клетках путем двукратного мейотического деления *количество хромосом уменьшается вдвое, а количество ДНК — вчетверо.*

Биологический смысл второго мейотического деления заключается в том, что количество ДНК приводится в соответствие хромосомному набору.

У особей мужского пола все четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза, в дальнейшем преобразуются в гаметы — сперматозоиды. У особей женского пола вследствие неравномерного деления цитоплазмы в мейозе лишь из одной клетки получается жизнеспособное яйцо. Три другие дочерние клетки гораздо мельче, они превращаются в так называемые направительные, или редукционные, тельца, вскоре погибающие.

Биологический смысл образования только одной яйцеклетки и гибели трех полноценных (с генетической точки зрения) направительных телец обусловлен необходимостью *сохранения в одной клетке всех запасных питательных веществ, которые понадобятся для развития будущего зародыша.*

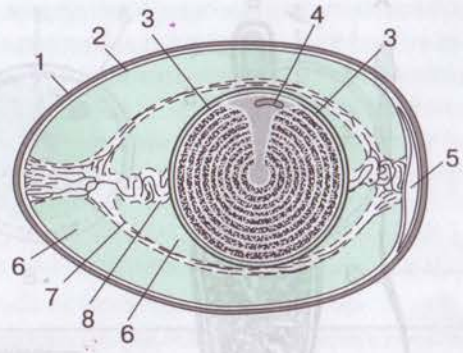


Рис. 6.9.
Схема строения куриного яйца:
1 — скорлупа,
2 — подскорлуповая оболочка,
3 — желток,
4 — зародышевый диск,
5 — воздушная камера,
6 — белковая оболочка,
7 — белковые волокна,
8 — халаза (канатик)

В зависимости от количества желтка в яйцеклетке женские гаметы подразделяют на ряд типов. У ланцетника желтка мало и он практически равномерно распределяется по всей цитоплазме, а у рептилий и птиц желтка очень много, и он сконцентрирован у одного из полюсов клетки. Этот полюс получил название *вегетативного* (питающего). Другой полюс, где желтка мало, несет ядро клетки и называется *анимальным* (от лат. animalis — животное).

Период формирования состоит в приобретении клетками определенной формы и размеров, соответствующих их специфической функции.

Женские половые клетки в процессе созревания покрываются оболочками и готовы к оплодотворению непосредственно после завершения мейоза, а часто и до полного его окончания. Во многих случаях, например у пресмыкающихся и птиц, за счет деятельности клеток, окружающих яйцеклетку, вокруг нее возникает ряд дополнительных оболочек (рис. 6.9). Их функция заключается в защите яйцеклетки и развивающегося зародыша от внешних неблагоприятных воздействий. Через наружные оболочки свободно проникает внутрь воздух, но вирусы и бактерии, в особенности через оболочки птичьих яиц, не проходят.

Функция сперматозоидов состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции ее развития. В связи с этим после завершения мейоза половая клетка подвергается глубокой перестройке. Аппарат Гольджи рас-

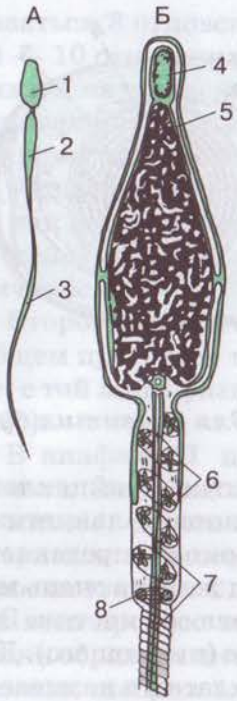


Рис. 6.10. *Строение сперматозоида млекопитающего:*
А — *общий вид,*
Б — *схема строения:*
1 — головка,
2 — шейка,
3 — хвост,
4 — аппарат Гольджи,
5 — ядро,
6 — митохондрии,
7 — жгутик,
8 — центриоль

полагается на переднем конце головки, преобразуясь в концевое тельце — *акросому,* выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца. Митохондрии компактно упаковываются вокруг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также *центриоль* (рис. 6.10).

Сперматозоиды животных, относящихся к другим классам, могут иметь иные особенности строения в отдельных деталях, однако общий принцип организации у них един.

Спермии цветковых растений, как и сперматозоиды животных, содержат очень мало цитоплазмы.

Осеменение и оплодотворение. Большинству водных животных и организмам, размножение которых неразрывно связано с водной средой, например рыбам и амфибиям, свойственно внешнее осеменение. Эти животные в период размножения выделяют половые продукты — яйцеклетки и сперматозоиды — в воду, где происходит оплодотворение. У животных, обитающих на суше, развиваются наружные

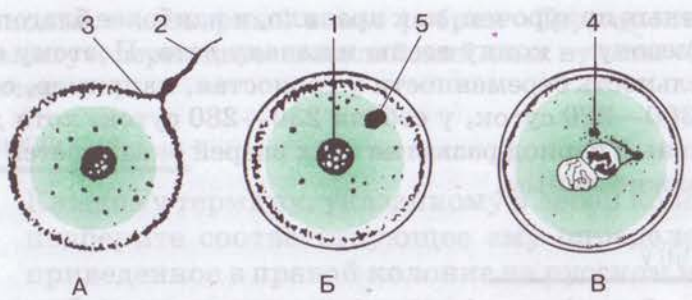


Рис. 6.11. *Схема оплодотворения:*
А — *слияние сперматозоида с яйцеклеткой,*
Б — *ядро сперматозоида в цитоплазме зиготы:*
1 — женское ядро, 2 — сперматозоид,
3 — воспринимающий бугорок, 4 — центриоль,
5 — мужское ядро,
В — *первое деление зиготы*

половые органы, обеспечивающие перенос семенной жидкости из половых путей самца в половые пути самки, где и наступает оплодотворение. Это внутреннее осеменение.

При осеменении всегда выделяется большое количество сперматозоидов. Необходимость избыточного количества сперматозоидов, участвующих в осеменении, заключается в том, что сперма создает определенную химическую среду, без которой оплодотворение становится невозможным.

Оплодотворение представляет собой процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой, в результате чего возникает первая — одноклеточная стадия развития зародыша — стадия зиготы (от греч. zygote — соединенная в пару). При этом в зиготе восстанавливается характерный для данного вида диплоидный набор хромосом. Очень часто оплодотворение наступает сразу после осеменения. Однако известны случаи, когда между этими событиями проходит значительное время. У летучих мышей при осеннем спаривании яйца не оплодотворяются и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Оплодотворение осуществляется весной, когда созревают яйцеклетки. Иногда после оплодотворения развитие зиготы быстро прекращается и возобновляется лишь через несколько месяцев. Это связано с тем, что период деторождения и воспитания молодых

животных приурочен, как правило, к наиболее благоприятному сезону — концу весны и началу лета. Поэтому общая длительность беременности у горностая, например, составляет 300—320 суток, у соболя 230—280 суток, хотя действительный период развития этих зверей оказывается менее продолжительным.

Summary



Sexual reproduction is the process, in which transference of hereditary information takes place by means of sexual cells. Due to formation of haploid cells with unpaired chromosomes during gametogenesis and their further fusion into a zygote, unique for a species set of chromosomes is restored. Thus, the caryotype of the species remains constant and new combinations of genes appear, that is important from the evolutionary point of view.

Опорные точки



1. **Половой процесс впервые в эволюции появился у одноклеточных организмов.**
2. **У многоклеточных организмов половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет.**
3. **Развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки носит название партеногенеза.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какие периоды выделяют в развитии половых клеток?
2. Опишите развитие мужских половых клеток, женских половых клеток.
3. Расскажите, как протекает период созревания (мейоз) в процессе сперматогенеза, овогенеза.
4. Укажите отличия мейоза от митоза.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Гаметы **Gametes**	**А.** Обмен гомологичными участками между конъюгированными хромосомами, при котором меняются участками рядом лежащие несестринские хроматиды. Exchange of homologous parts of conugated chromosomes, when the closest non-sisterly chromosomes change parts with each other.
2. Гаметогенез **Gametogenesis**	**Б.** Выделение семенной жидкости на кладку яиц или введение ее в половые пути самки. Secretion of sperm onto eggs or into the genital duct of a female.
3. Мейоз **Meiosis**	**В.** Слияние сперматозоида и яйцеклетки и образование зиготы. Fusion of an ovicell with a spermatozoon and formation of a zygote.
4. Конъюгация **Conjugation**	**Г.** Период гаметогенеза, в результате которого образуются гаплоидные клетки. A maturation period of gametogenesis, resulting in formation of haploid cells.

5. Кроссинговер **Crossing-over**	Д. Половые клетки, возникающие в результате гаметогенеза. Sexual cells, that appear due to gametogenesis.
6. Оплодотворение **Fertilization**	Е. Процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом в профазе первого мейотического деления. A process of accurate close rapprochement of homologous chromosomes during the prophase of the first meiotic division.
7. Осеменение **Insemination**	Ж. Процесс образования половых клеток — гамет, включающий периоды размножения, роста, созревания и формирования. Process of formation of sexual cells, i.e. gametes, including stages of reproduction, growth, maturation and forming.

Вопросы для обсуждения

? Чем половое размножение отличается от бесполого? В чем заключается биологический смысл мейоза?

Почему зрелые половые клетки одного организма несут разные комбинации генов?

В чем состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполым?

Обзор изученного материала главы 6

Основные положения

Выделяют две основные формы размножения организмов — половое и бесполое.

В основе всех форм бесполого размножения: почкования, спорообразования, вегетативного размножения и деления

клеток одноклеточных организмов лежит митотическое деление клеток.

При размножении бесполым путем увеличивается количество генетически однородных особей.

Половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет: мужских (сперматозоидов) и женских (яйцеклеток).

Главным этапом гаметогенеза является период созревания — мейоз, в результате которого образуются гаплоидные клетки.

Слияние половых клеток — оплодотворение — приводит к образованию зиготы и служит началом развития организма.

Проблемные области

Какие формы осеменения и оплодотворения вы знаете? В чем заключается биологический смысл бесполого размножения?

Что, по вашему мнению, обусловливает партеногенетическое развитие организмов?

Прикладные аспекты

Какое значение для сельскохозяйственного производства имеет способность растений к вегетативному размножению?

Задания

Рассмотрите и воспроизведите в тетради схемы мейоза и гаметогенеза в целом.

Проведите сравнительный анализ процессов, происходящих в митозе и делениях мейоза.

Глава 7

Индивидуальное развитие организмов (онтогенез)

Онтогенез, или индивидуальное развитие организмов, есть краткое и быстрое повторение филогенеза; или исторического развития вида, к которому данная особь относится.

Биогенетический закон

Независимо от способа размножения, начало новому животному или растительному организму дает одна или несколько клеток, содержащих только наследственные задатки — гены и не обладающих всеми характерными признаками и свойствами целого организма. Развитие заключается в постепенной реализации наследственной информации, полученной от родителей.

Изучением вопросов, связанных с индивидуальным развитием организмов, занимается *эмбриология* (от греч. embryon — зародыш).

7.1. Краткие исторические сведения

Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Российской Академии К. М. Бэр. В 1828 г. он опубликовал сочинение «История развития животных», в котором на основе фундаментальных наблюдений над развитием куриного зародыша и зародышами млекопитающих положил начало учению о зародышевых листках и сформулировал закон зародышевого сходства. К. М. Бэр доказал, что человек развивается по единому плану со всеми позвоночными животными.

Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит замечательным русским ученым А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову. Современными представлениями о зародышевых листках наука обязана А. О. Ковалевскому, обнаружившему эктодерму, энтодерму и мезодерму у всех групп хордовых. Благодаря работам Мечникова и Ковалевского, а также других ученых второй половины XIX в. установлены принципы развития беспозвоночных и позвоночных животных.

Эволюционная эмбриология наряду со сравнительной анатомией и палеонтологией дали важнейшие доказательства эволюции животных, выяснив историческое родство различных групп животных. Идеи Дарвина, работы Бэра, Ковалевского, Мечникова и других эмбриологов подготовили почву для создания немецкими учеными Ф. Мюллером и Э. Геккелем **биогенетического закона**, согласно которому *онтогенез, т. е. индивидуальное развитие особи, есть краткое повторение филогенеза — исторического развития вида, к которому она относится*. В первой половине XX века вопросами соотношения онто- и филогенеза особенно продуктивно занимался один из крупнейших эволюционных морфологов — академик А. Н. Северцов.

Теперь на примере некоторых хордовых животных рассмотрим процессы, характерные для онтогенеза, и результа-

ты, к которым ведут различные этапы индивидуального развития. Что же такое онтогенез? **Онтогенезом**, или **индивидуальным развитием**, называют весь период жизни особи с момента слияния сперматозоидов с яйцом и образованием зиготы до гибели организма. Онтогенез делится на два периода: 1) *эмбриональный* — от образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек; 2) *постэмбриональный* — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

Опорные точки

1. **Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Российской Академии К. М. Бэр.**
2. **Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит замечательным русским ученым А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову.**

Вопросы для повторения и задания

1. Что называют индивидуальным развитием организма?
2. На какие периоды делится индивидуальное развитие организмов?
3. Назовите российских ученых, внесших большой вклад в эмбриологию.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

7.2. Эмбриональный период развития

У большинства многоклеточных животных, независимо от сложности их организации, стадии эмбрионального развития, которые проходит зародыш, едины. В эмбриональном периоде выделяют три основных этапа: дробление, гаструляцию и первичный органогенез.

7.2.1. Дробление

Развитие организма начинается с одноклеточной стадии. Оплодотворенное яйцо — клетка и в то же время уже организм на самой ранней стадии его развития. В результате многократных делений одноклеточный организм превращается в многоклеточный. Возникшее при оплодотворении путем слияния сперматозоида и яйцеклетки ядро обычно уже через несколько минут начинает делиться, вместе с ним делится и цитоплазма. Образующиеся клетки, еще сильно отличающиеся от клеток взрослого организма, называются *бластомерами* (от греч. blastos — зародыш, meros — часть). При делении бластомеров размеры их не увеличиваются, поэтому процесс деления носит название дробления. Вдавления цитоплазмы, образующиеся при делении цитоплазмы одной клетки на две, получили название *борозд дробления*. В период дробления накапливается клеточный материал для дальнейшего развития.

Рассмотрим, как протекает дробление у наиболее просто устроенного хордового животного — ланцетника (рис. 7.1).

Первая борозда дробления проходит в меридиональной плоскости, соединяющей оба полюса — вегетативный и анимальный, и делит зиготу на две одинаковые клетки. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда также меридиональна, но перпендикулярна первой. Она разделяет оба бластомера, возникших в результате первого деления, надвое — образуются четыре сходных бластомера.

Следующая, третья, борозда дробления — широтная. Она пролегает несколько выше экватора и делит все четыре бластомера сразу на восемь клеток. В дальнейшем борозды дробления чередуются: вслед за широтными идут меридиональные, затем вновь широтные и т. д. По мере увеличения числа клеток деление их становится неодновременным. Бластомеры все дальше и дальше отходят от центра зародыша, образуя полость. В конце дробления зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщавшаяся с внешней средой через щели между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта по-

лость носит название *первичной полости тела — бластоцеля*. Завершается дробление образованием однослойного многоклеточного зародыша — *бластулы*.

В яйцеклетке лягушки желтка больше, чем у ланцетника, и он сосредоточен в основном у вегетативного полюса.

Это отражается на характере дробления. Дробление яйца лягушки полное, но неравномерное. Первые две меридиональные борозды делят яйцо на четыре одинаковых бластомера. Третья, широтная, борозда сильно смещена в сторону анимального полюса, где желтка меньше. Вследствие этого размеры образовавшихся бластомеров резко различаются (см. рис. 7.1).

В результате продолжающегося дробления клетки, меньше перегруженные желтком, делятся чаще и имеют меньшие размеры, чем клетки, содержащие основную массу желтка. Дробление у земноводных завершается образованием бластулы, несколько отличающейся от бластулы ланцетника. Стенка бластулы амфибии также однослойна, но этот слой, называемый *бластодермой*, состоит из нескольких рядов неспециализированных клеток. Первичная полость тела невелика и смещена к полюсу, клетки которого содержат мало желтка, — *анимальному полюсу*.

Иначе протекает период дробления у птиц (см. рис. 7.1). Свободная от желтка цитоплазма составляет всего 1% от общего объема яйцеклетки курицы. Если присмотреться к оплодотворенному яйцу курицы, на одном из его полюсов непосредственно на желтке можно увидеть маленькое пятнышко — *бластулу*, или *зародышевый диск*, образовавшийся в результате дробления свободного от желтка участка цитоплазмы, содержащего ядро.

Во всех разнообразных случаях — и у ланцетника, и у амфибии, и у птиц, а также у других животных — общий объем бластомеров на стадии бластулы не превышает объема зиготы. Другими словами, митотическое деление зиготы и бластомеров не сопровождается ростом образовавшихся дочерних клеток до объема материнской, и размеры бластомеров в результате последовательных делений прогрессивно уменьшаются. Эта особенность митотического деления бластомеров наблюдается при развитии оплодотворенных яиц у всех животных.

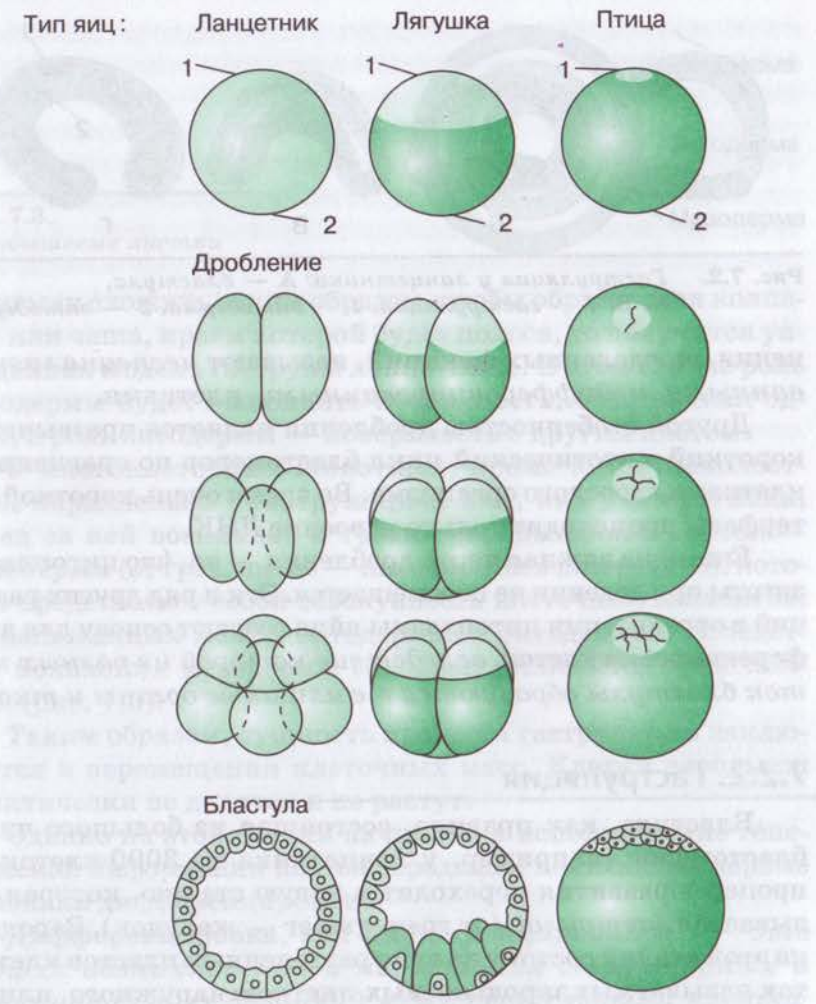


Рис. 7.1. *Дробление и типы бластул у позвоночных:*
1 — анимальный полюс,
2 — вегетативный полюс

Для дробления характерны и другие черты, свойственные всем видам животных. Например, все клетки в бластуле имеют диплоидный набор хромосом, одинаковы по строению и отличаются друг от друга главным образом по количеству содержащегося в них желтка. Такие клетки, не имеющие признаков специализации и неприспособленные для выпол-

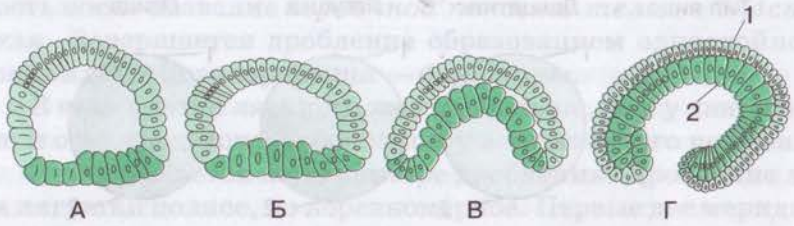


Рис. 7.2. *Гаструляция у ланцетника:* **А** *— бластула,* **Б, В, Г** *— гаструляция, 1 — эктодерма, 2 — энтодерма*

нения определенных функций, называют *неспециализированными, недифференцированными,* клетками.

Другой особенностью дробления является чрезвычайно короткий митотический цикл бластомеров по сравнению с клетками взрослого организма. Во время очень короткой интерфазы происходит только удвоение ДНК.

Еще одна важная черта дробления — то, что цитоплазма зиготы при делении не перемещается. Эти и ряд других различий в организации цитоплазмы яйца создают основу для **дифференцировки клеток,** *вследствие которой из разных клеток бластулы образуются те или иные органы и ткани.*

7.2.2. Гаструляция

Бластула, как правило, состоящая из большого числа бластомеров (например, у ланцетника из 3000 клеток), в процессе развития переходит в новую стадию, которая называется *гаструлой* (от греч. gaster — желудок). Зародыш на этой стадии состоит из явно разделенных пластов клеток, так называемых **зародышевых листков:** наружного, или *эктодермы* (от греч. ectos — находящийся снаружи), и внутреннего, или *энтодермы* (от греч. entos — находящийся внутри). Совокупность процессов, приводящих к образованию гаструлы, называется *гаструляцией.*

У ланцетника гаструляция осуществляется путем впячивания вегетативного полюса (нижней части стенки бластулы) в первичную полость тела (рис. 7.2).

Грубой моделью процесса гаструляции может быть опыт с проколотым детским мячом. Всем известны детские двуцветные резиновые мячи, разделенные по экватору полосой.

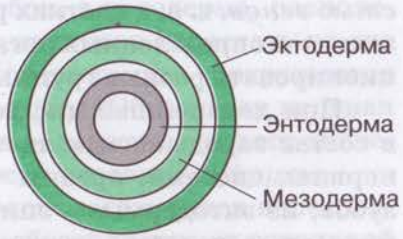


Рис. 7.3. *Зародышевые листки*

Если мяч сложить таким образом, чтобы образовался колпачок или чаша, краем которой будет полоса, то получится упрощенная модель гаструлы ланцетника. В этом случае роль эктодермы будет выполнять поверхность, окрашенная одним, а роль энтодермы — поверхность с другим цветом.

У многоклеточных животных, кроме кишечнополостных, параллельно с гаструляцией или, как у ланцетника, вслед за ней возникает и третий зародышевый листок — *мезодерма* (от греч. mesos — находящийся посередине), который представляет собой совокупность клеточных элементов, расположенных между эктодермой и энтодермой. Вследствие появления мезодермы зародыш становится трехслойным (рис. 7.3).

Таким образом, сущность процесса гаструляции заключается в перемещении клеточных масс. Клетки зародыша практически не делятся и не растут.

Однако на этой стадии начинается использование генетической информации клеток зародыша, появляются первые признаки дифференцировки.

Дифференцировка, или *дифференцирование, — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша.* С морфологической точки зрения дифференцирование выражается в том, что образуются несколько сотен типов клеток специфического строения, отличающихся друг от друга. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в синтезе определенных белков, свойственных только данному типу клеток. В коже, в клетках эпителия, синтезируется кератин, в эритроцитах — гемоглобин, в клетках островковой ткани поджелудочной железы — инсулин и т. д. Биохимическая специализация клеток обеспечивается *дифференциальной активно-*

стью генов, т. е. в клетках разных зародышевых листков — зачатков определенных органов и систем — начинают функционировать разные группы генов.

При дальнейшей дифференцировке клеток, входящих в состав зародышевых листков, из эктодермы образуются нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов; из энтодермы — эпителий средней кишки, пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа, эпителий жабр и легких; из мезодермы — мышечная ткань, соединительная ткань, кровеносная система, почки, половые железы и др.

У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Это значит, что они *гомологичны*. Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных — одно из доказательств *единства животного мира*.

7.2.3. Органогенез

После завершения гаструляции у зародыша образуется комплекс осевых органов: *нервная трубка, хорда, кишечная трубка*. У ланцетника осевые органы формируются следующим образом (рис. 7.4). Эктодерма спинной стороны зародыша под влиянием зачатка хорды прогибается по сред-

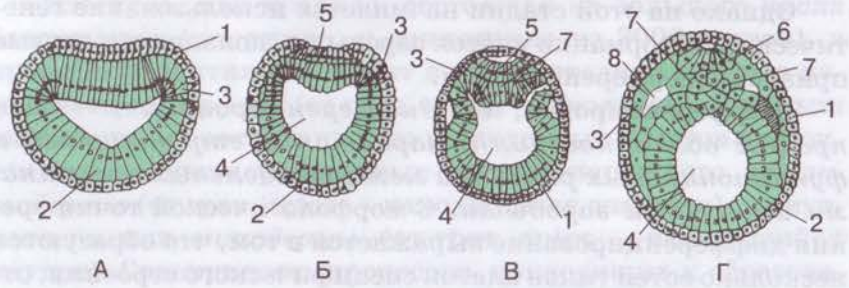


Рис. 7.4. *Образование комплекса осевых органов у ланцетника:* **А** *— гаструла,* **Б, В** *— формирование нервной трубки,* **Г** *— формирование хорды, кишечной трубки и мезодермы, 1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — зачаток мезодермы, 4 — полость кишки, 5 — нервная пластинка, 6 — нервная трубка, 7 — хорда, 8 — вторичная полость тела*

ней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от него, начинает нарастать на его края. Желобок — зачаток нервной системы — погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма — зачаток кожного эпителия. На этой стадии зародыш носит название *нейрулы*.

Спинная часть энтодермы, располагающаяся непосредственно под нервным зачатком, обособляется от остальной энтодермы и сворачивается в плотный тяж — хорду. Из оставшейся части энтодермы развивается мезодерма и эпителий кишечника. Дальнейшая дифференцировка клеток зародыша приводит к возникновению многочисленных производных зародышевых листков — органов и тканей.

Эмбриональная индукция. Наблюдения за оплодотворенной яйцеклеткой лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что строго определенные клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определенным зачаткам органов. Удалось выяснить, какие группы клеток дают начало нервной трубке, хорде, мезодерме, кожному эпителию. Действительно, в развивающемся организме (in vivo) определенные клетки дают начало определенным органам и тканям, а вот культивирование клеток зародыша вне организма (в пробирке — in vitro) не приводит к формированию типичных тканевых структур, которые могли бы образоваться из этих клеток. Чем же вызывается преобразование тех или иных клеток зародыша в конкретные ткани или органы?

Впервые выяснением этого вопроса занялся выдающийся немецкий исследователь, один из основателей экспериментальной эмбриологии Г. Шпеман. В 20—30-х годах XX в. Шпеман провел следующие эксперименты. На стадии ранней гаструлы он вырезал зачаток хорды вместе с участком зачатка мезодермы у одного зародыша амфибий и пересадил его под эктодерму, из которой должна была развиться кожа, другому зародышу (рис. 7.5). В месте контакта пересаженного участка с эктодермой из зачатка кожного эпителия у второго зародыша возникла дополнительная нервная трубка, а из чужого зачатка развивалась хорда и мезодерма. В других опытах на месте пересаженного фрагмента возни-

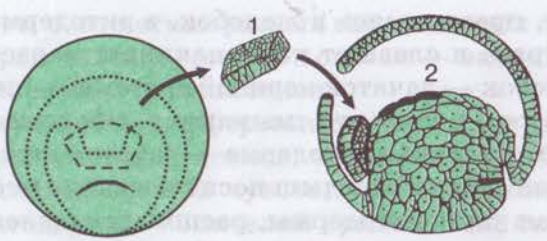


Рис. 7.5. *Схема пересадки частей зародыша на стадии ранней гаструлы: 1 — зачаток хордомезодермы, 2 — полость бластулы*

кал целый комплекс осевых органов: нервная трубка, хорда, мезодерма (рис. 7.6). Все это образуется помимо нормально развивающихся собственных образований зародыша. Такое влияние одного зачатка на другой получило название *эмбриональной индукции*.

Насколько важную роль играет эмбриональная индукция в развитии, показывает следующий опыт. Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка совсем не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме образуется нервная трубка, дифференцируется в кожный эпителий, и такой зародыш погибает.

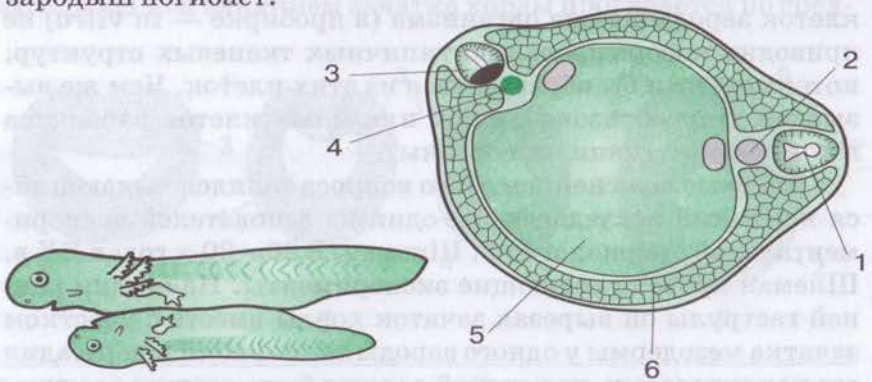


Рис. 7.6. *Первичный (сверху) и индуцированный (внизу) зародыши тритона: 1 — первичная нервная трубка, 2 — хорда, 3 — индуцированная нервная трубка, 4 — хорда, развивающаяся из пересаженного зачатка, 5 — энтодерма, 6 — мезодерма*

При дальнейшем изучении развития зародышей оказалось, что зачаток хорды не только представляет собой индуктор нервной трубки, но и сам для своей дифференцировки нуждается в индуцирующем воздействии со стороны зачатка нервной системы. Во время эмбрионального развития имеет место не односторонняя индукция, а взаимодействие частей развивающегося зародыша.

Таким образом, *эмбриональную индукцию* можно определить как *явление, при котором в процессе эмбриогенеза один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития*, и, кроме того, сам подвергается индуцирующему воздействию со стороны первого зачатка.

Summary

Every new animal or plant organism starts its development from one or several cells, which have only the genes, but not the characteristic features or properties of organism in whole. Its development includes gradual realization of information, inherited from parental individuals. Two stages are distinguished within the individual development: embryonic and postembryonic periods. In the majority of multicellular animals, in spite of the complexity level of organization, stages of embryonic development are similar.

Опорные точки

1. **С момента образования зиготы и до выхода из яйцевых оболочек или рождения продолжается зародышевый период.**
2. **В эмбриональном периоде происходит увеличение числа клеток, а затем и их дифференцировка.**
3. **Специализация клеток зародыша приводит к возникновению первых тканей и органов.**
4. **В процессе эмбрионального развития ткани зародыша оказывают влияние друг на друга.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое эмбриональное развитие животных?
2. Назовите стадии эмбрионального развития многоклеточных животных.
3. Охарактеризуйте период дробления.
4. Чем дробление отличается от митотического деления клеток взрослых животных?
5. Как образуется двуслойный зародыш?
6. Какие зародышевые листки образуются в ходе эмбрионального развития?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Онтогенез **Ontogenesis**	**А.** Период развития организма с момента образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек. A part of an organism development from formation of a zygote till delivery or hatching out of egg-covers.
2. Эмбриональный период **Embryonic period**	**Б.** Влияние в ходе эмбриогенеза одного зачатка на другой и предопределение направления его дальнейшего развития. Influence of one embryonic rudiment on another and predetermination of its further development.
3. Дробление **Blastulation**	**В.** Процесс образования двуслойного зародыша — гаструлы. The process when a two-layer embryo, i.e. gastrula, is formed.
4. Гаструляция **Gastrulation**	**Г.** Процесс образования однослойного зародыша — бластулы. Formation of a one-layer embryo, i.e. blastula.
5. Зародышевые листки **Germinal flayers**	**Д.** Возникновение, формирование и дифференцировка органов в процессе эмбрионального развития. Appearance, formation and differentiation of organs during embryonic development.
6. Органогенез **Organogenesis**	**Е.** Отдельные пласты клеток, занимающие определенное место в зародыше и дающие начало конкретным органам и тканям. Separate layers of cells located definitely within the embryo and developing into certain tissues and organs.
7. Эмбриональная индукция **Embryonic induction**	**Ж.** Совокупность процессов, протекающих в организме с момента образования зиготы до смерти. A whole complex of processes taking place in an organism since formation of a zygote till death.

Вопросы для обсуждения



Что собой представляет и в чем выражается дифференцировка клеток в процессе эмбрионального развития?

Что такое эмбриональная индукция? Как можно доказать, что зачаток одного органа влияет на другой и определяет направление его развития?

О чем свидетельствует гомология зародышевых листков?

7.3. Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек заканчивается эмбриональный и начинается *постэмбриональный период развития*. Постэмбриональное развитие может быть прямым или сопровождаться *превращением* (*метаморфозом*). При прямом развитии из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нем заложены все основные органы, свойственные взрослому животному (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Постэмбриональное развитие у этих животных сводится в основном к росту и половому созреванию.

При развитии с метаморфозом из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, со специальными личиночными органами, отсутствующими во взрослом состоянии. Личинка питается, растет и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. Следовательно, *при метаморфозе разрушаются личиночные органы и возникают органы, присущие взрослым животным.*

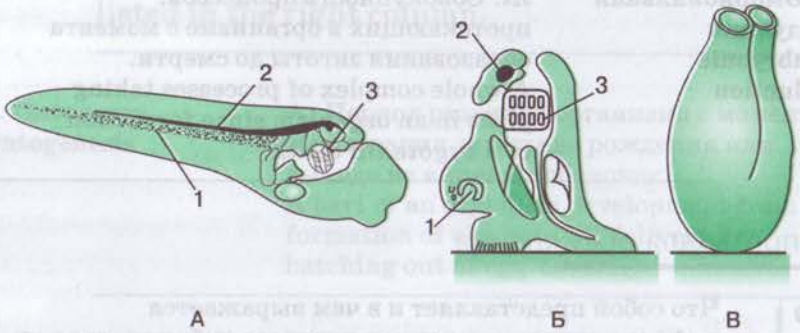


Рис. 7.7. *Метаморфоз у асцидий:*
А — *плавающая личинка,*
Б — *личинка, прикрепленная к субстрату,*
В — *взрослая асцидия:*
1 — хорда, 2 — нервная трубка, 3 — жаберные щели

Разберем несколько примеров непрямого постэмбрионального развития. У асцидий (тип хордовые, подтип личиночно-хордовые) образуется личинка, обладающая всеми основными признаками хордовых животных: хордой, нервной трубкой, жаберными щелями в глотке (рис. 7.7). Личинка свободно плавает, затем прикрепляется к какой-либо твердой поверхности на дне моря и совершает метаморфоз: хвост исчезает, хорда, мышцы, нервная трубка распадаются на отдельные клетки, большая часть которых фагоцитируется. От нервной системы личинки остается лишь группа клеток, дающая начало нервному узлу. Строение тела взрослой асцидии, ведущей прикрепленный образ жизни, нисколько не напоминает обычные черты организации хордовых животных. Только знание особенностей онтогенеза позволяет определить систематическое положение асцидий. Строение личинки указывает на происхождение их от хордовых животных, которые вели свободный образ жизни. В процессе метаморфоза асцидии переходят к сидячему образу жизни, в связи с чем упрощается их организация.

Личиночная форма амфибий — головастик, для которого характерны жаберные щели, боковая линия, двухкамерное сердце, один круг кровообращения (рис. 7.8). В процессе метаморфоза, происходящего под влиянием гормона щитовидной железы, рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения. Обращает внимание сходство ряда черт строения головастиков и рыб (боковая линия, строение сердца и кровеносной системы, жаберные щели).

Примером метаморфоза может служить также развитие насекомых. Гусеницы бабочек (рис. 7.9) или личинки стрекоз резко отличаются по строению, образу жизни и среде обитания от взрослых животных. Таким образом, *метаморфоз связан с переменой образа жизни и среды обитания.*

Значение метаморфоза заключается в том, что личинки могут самостоятельно питаться и растут, накапливая клеточный материал для формирования постоянных органов, свойственных взрослым животным. Кроме того, свободноживущие личинки прикрепленных или паразитических животных играют важную роль в расселении вида, в расширении ареала их обитания. Смена образа жизни или среды

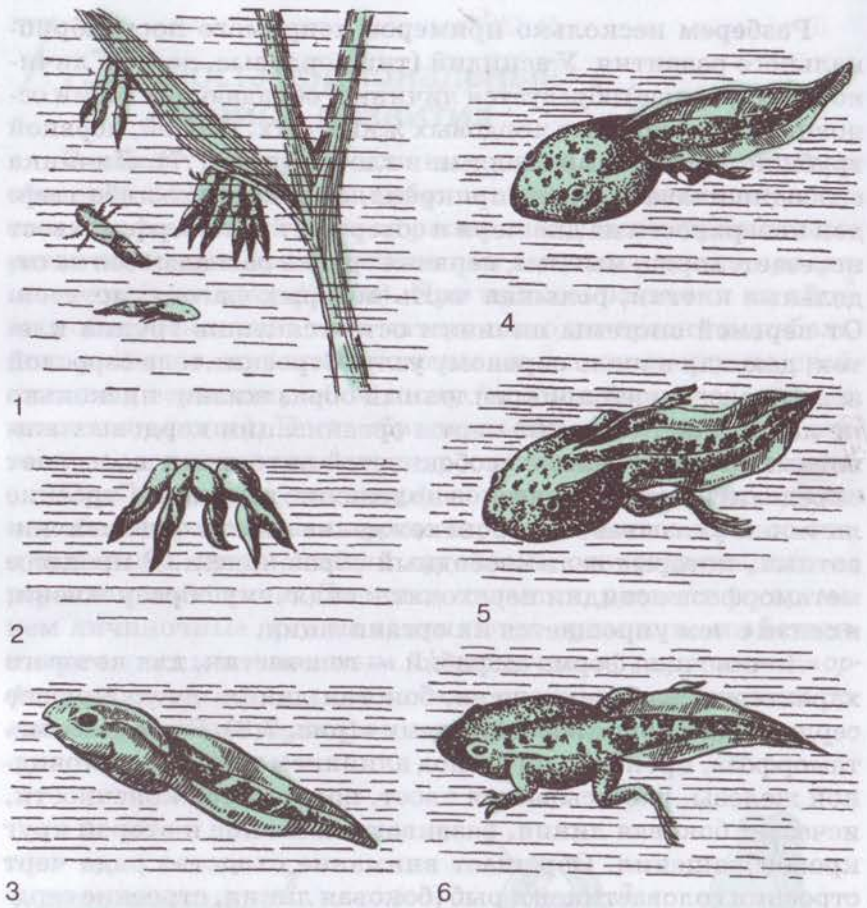


Рис. 7.8. *Последовательные стадии (1—6) метаморфоза амфибий (лягушка)*

обитания в процессе индивидуального развития в результате того, что личиночные формы некоторых животных живут в иных условиях и имеют другие источники питания, чем взрослые особи, снижает интенсивность борьбы за существование внутри вида.

Постэмбриональный период развития имеет разную продолжительность. Один из вариантов — поденки, которые в личиночном состоянии живут 2—3 года, а в половозрелом — от 2—3 часов до 2—3 дней, в зависимости от видовой принадлежности. В большинстве же случаев постэмбриональный период более продолжителен. У человека он включает дорепродуктивный период, характеризующийся интенсивным ростом и завершающийся половым созреванием, репродуктивный период (стадию зрелости) и стадию старости (пострепродуктивный период).

У млекопитающих и человека наблюдается известная зависимость продолжительности жизни от длительности полового созревания и беременности. Обычно продолжительность жизни превышает *дорепродуктивный период* онтогенеза в 5—8 раз (табл. 7.1).

Постэмбриональное развитие сопровождается ростом. Различают рост неопределенный, продолжающийся в течение всей жизни, и определенный, ограниченный каким-то сроком. Неопределенный рост наблюдается у древесных форм растений, некоторых моллюсков, из позвоночных — у рыб, крыс.

У многих животных рост прекращается вскоре после достижения полового созревания. У человека рост заканчивается к 20—25 годам. В старческом же периоде происходит некоторое уменьшение размеров тела, изменяется характер деятельности эндокринных желез, прекращается гаметогенез и ослабевают физиологические функции.

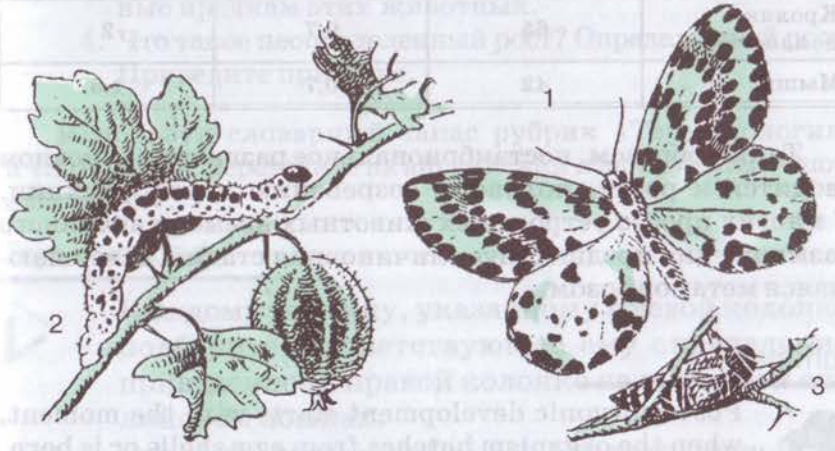


Рис. 7.9. *Метаморфоз у бабочки крыжовниковой пяденицы: 1 — взрослая особь, 2 — гусеница, 3 — куколка*

Таблица 7.1

Зависимость продолжительности жизни от длительности периода беременности и достижения половой зрелости у млекопитающих

Вид	Максимальная продолжительность жизни (мес.)	Длительность беременности (мес.)	Возраст наступления половой зрелости (мес.)
Человек	1380	9	144
Индийский слон	840	21	156
Шимпанзе	534	8	120
Домашняя собака	408	2	7
Крупный рогатый скот	360	9	6
Кошка	336	2	15
Свинья	324	4	4
Овца	240	5	7
Морская свинка	90	2	2
Кролик домашний	65	0,7	2
Мышь	42	0,7	1,5

Таким образом, постэмбриональное развитие в основном сводится к росту, половому созреванию и репродукции. У многих просто устроенных животных времени активного размножения предшествует личиночная стадия, завершающаяся метаморфозом.

Summary



Postembryonic development starts with the moment, when the organism hatches from egg-shells or is born. It can be either direct, i.e. ametobolous, or include metamorphosis. Ametobolous development takes place, when an organism, born by mother or hatched from an egg is small, but has all the organs and is similar in appearance to the adult one. During metabolous development larvae, that hatches from the egg, is usually more primitive than adult individuals. It is feeding and growing independently, storing organic material; in the following metamorphosis larval organs are interchanged with structures, typical for adult forms.

Опорные точки



1. **Постэмбриональное развитие можно разделить на три периода: дорепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный.**
2. **Дорепродуктивный период у высокоорганизованных позвоночных сводится к интенсивному росту и половому созреванию.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какое развитие называют постэмбриональным?
2. Что такое прямое и непрямое постэмбриональное развитие?
3. Приведите примеры строения личинок, свойственные предкам этих животных.
4. Что такое неопределенный рост? Определенный рост? Приведите примеры.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Постэмбриональный период **Postembryonic period**	**А.** Период онтогенеза после полового созревания, во время которого возможно самовоспроизведение. A period of ontogenesis after maturation, when reproduction of an individual is possible.
2. Дорепродуктивный период **Pre-reproduction period**	**Б.** Способ постэмбрионального развития, при котором яйцевые оболочки покидает личиночная форма. A type of postembryonic development which includes larval stage.
3. Прямое развитие **Ametabolous (direct) development**	**В.** Процесс замены личиночных органов на структуры, свойственные половозрелым особям. Alteration of larval organs with structure, typical for mature individuals.
4. Непрямое развитие **Metabolous development**	**Г.** Форма постэмбрионального развития, характеризующаяся выходом из яйцевых оболочек или тела матери организма, имеющего зачатки всех органов и систем, свойственных взрослым животным. A type of postembryonic development, when an organism, appearing from egg-covers or born, has rudiments of all the organs and systems of adult individual.
5. Метаморфоз **Metamorphosis**	**Д.** Этап развития, предшествующий репродукции; при непрямом развитии — личиночный период, а при прямом — период детства. A stage of postembryonic development previous to reproduction; in case of metabolous development — the larval period, in case of ametabolous — infancy.

6. Репродуктивный период **Reproduction period**	**Е.** Период развития с момента выхода из яйцевых оболочек, или рождения, до смерти организма. A period of development since birth or hatching from egg-covers till death of an organism.

Вопросы для обсуждения

? В чем заключается биологическое значение личиночной стадии развития?

Приведите примеры различия среды обитания и объектов питания у взрослых особей и их личинок.

7.4. Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков. Биогенетический закон

Все многоклеточные организмы развиваются из оплодотворенного яйца. Развитие зародышей у животных, относящихся к одному типу, во многом сходно. У всех хордовых животных в эмбриональном периоде закладывается осевой скелет — хорда, возникает нервная трубка, в переднем отделе глотки образуются жаберные щели. План строения хордовых животных также одинаков. На ранних стадиях развития зародыши позвоночных очень похожи (рис. 7.10). Эти факты подтверждают справедливость сформулированного К. Бэром закона зародышевого сходства: *«Эмбрионы обнаруживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа»*. Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения. В дальнейшем в строении зародышей проявляются признаки класса, рода, вида и, наконец, признаки, характерные для данной особи. Расхождение признаков зародышей в процессе развития называют *эмбриональной дивергенцией* и объясняют историей развития данного вида, отражающей эволюцию той или иной систематической группы животных.

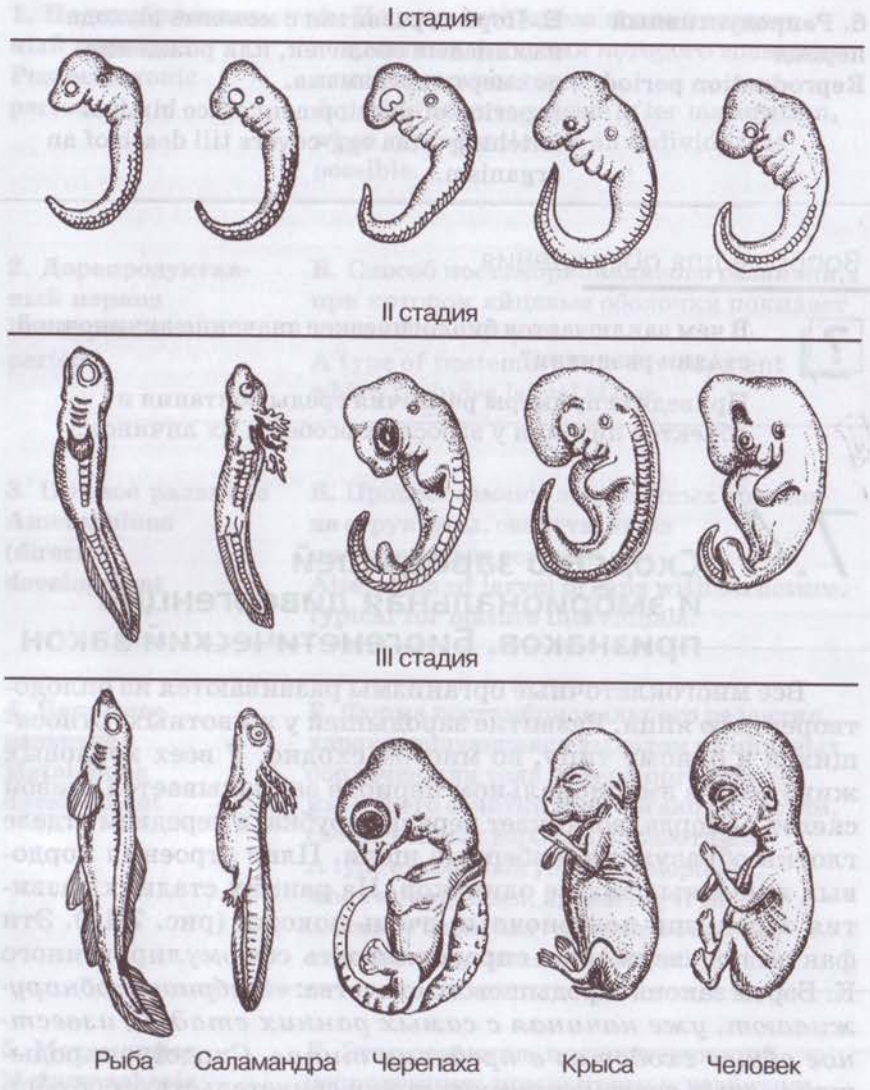


Рис. 7.10. *Зародышевое сходство у позвоночных*

Большое сходство зародышей на ранних стадиях развития и появление различий на более поздних стадиях имеют свое объяснение. Изменчивости подвержены все стадии развития. Мутационный процесс затрагивает гены, обусловливающие особенности строения и обмена веществ у самых

молодых эмбрионов. Но структуры, возникающие у ранних эмбрионов (древние признаки, свойственные далеким предкам) играют весьма важную роль в процессах дальнейшего развития. Как указывалось, зачаток хорды индуцирует образование нервной трубки, и его утрата приводит к прекращению развития. Примеры функциональной важности структур, образующихся на ранних стадиях, многочисленны. Поэтому изменения на ранних стадиях обычно приводят к недоразвитию и гибели особи. Напротив, изменения на поздних стадиях, затрагивая менее значительные признаки, могут быть благоприятны для организма и в таких случаях подхватываются естественным отбором.

Появление в эмбриональном периоде развития современных животных признаков, свойственных далеким предкам, отражает эволюционные преобразования в строении органов.

В своем развитии организм проходит одноклеточную стадию (стадия зиготы), что может рассматриваться как повторение филогенетической стадии первобытной амебы. У всех позвоночных, включая высших их представителей, закладывается хорда, которая далее замещается позвоночником, а у их предков, если судить по ланцетнику, хорда оставалась на всю жизнь. В ходе эмбрионального развития птиц и млекопитающих, включая человека, появляются жаберные щели в глотке и соответствующие им перегородки. Факт закладки жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышавших жабрами. Строение сердца человеческого зародыша в ранний период формирования напоминает строение этого органа у рыб: оно с одним предсердием и одним желудочком. У беззубых китов в эмбриональном периоде появляются зубы. Зубы эти не прорезываются, они разрушаются и рассасываются.

Приведенные здесь и многие другие примеры указывают на глубокую связь между индивидуальным развитием организмов и их историческим развитием. Эта связь нашла свое выражение в биогенетическом законе, сформулированном Ф. Мюллером и Э. Геккелем в XIX в.: *онтогенез (индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза (исторического развития) вида, к которому эта особь относится.*

Большой вклад в развитие биогенетического закона внес российский ученый академик А. Н. Северцов. Им было установлено, что в индивидуальном развитии животных *повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей*. Филогенез рассматривается теперь как исторический ряд отобранных естественным отбором онтогенезов.

Опорные точки

1. **«Зародыши проявляют известное общее сходство в пределах типа».**
2. **На различных этапах эмбрионального развития возможно появление новых признаков.**
3. **Изменения у зародышей могут носить характер перестройки, надстройки или полной замены предкового признака.**

Вопросы для повторения и задания

1. Приведите примеры сходства черт строения у зародышей разных классов позвоночных животных.
2. Что такое эмбриональная дивергенция?
3. Дайте объяснение возникновению у эмбрионов современных животных черт строения, свойственных их далеким предкам.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

7.5. Развитие организмов и окружающая среда

Организм не может жить вне среды обитания. Столь же невозможно и развитие организма вне окружающей среды, вне факторов, на него воздействующих. Хорошо известно, что куриное яйцо может развиваться только при определенной температуре: если температура окружающей среды будет ниже оптимальной, то процесс остановится. Не менее

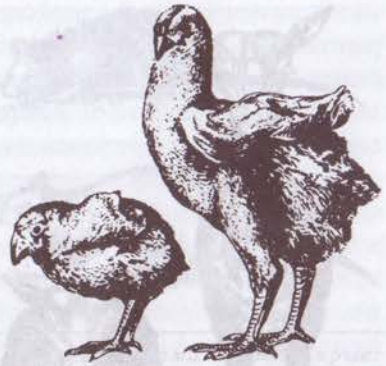


Рис. 7.11. *Влияние освещения на рост цыплят. Слева — цыпленок, не подвергавшийся солнечному облучению*

важны такие характеристики, как ионный состав воды для водных организмов. Всем видам небезразличны концентрация кислорода, содержание диоксида углерода и т. д. В отношении всех необходимых условий можно говорить о минимуме, максимуме и оптимуме, значения которых для эмбрионов разных видов далеко не одинаковы.

Далее, в развитии зародыша существуют критические периоды, когда эмбрион более чувствителен к действию агентов, в том числе повреждающих факторов. Отсюда напрашивается вывод: организм развивается в условиях, характерных для особей данного вида, и вне этих условий развитие может нарушаться или останавливаться. Например, птицы и млекопитающие для нормального развития нуждаются в витамине D. Этот витамин образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей Солнца или же должен поступать в организм с пищей. Недостаток витамина служит причиной нарушения окостенения скелета и отставания в развитии (рис. 7.11). Большую роль в регуляции процессов жизнедеятельности играют железы внутренней секреции. Например, недостаток гормона щитовидной железы влечет за собой замедление роста, недоразвитие других органов эндокринной системы (рис. 7.12). Питание продуктами, не содержащими незаменимых аминокислот, т. е. тех, которые не синтезируются в организме млекопитающих и человека, также приводит к задержке роста (рис. 7.13). Многочисленные отклонения в ходе нормального развития наблюдаются у эмбрионов, подвергнутых действию избыточной концентрации солей, ионизирующему облучению и т. д.



Рис. 7.12. *Влияние гормонов щитовидной железы на рост коз:*
А — *нормальное животное,*
Б — *животное с удаленной щитовидной железой*

У человека неблагоприятные воздействия среды в ряде случаев также обусловливают замедление роста или даже возникновение врожденных уродств. К таким воздействиям в первую очередь необходимо отнести употребление алкоголя, наркотиков, курение, а также бесконтрольное применение лекарственных препаратов. Алкоголь препятствует полноценному участию различных клеток в процессе развития и особенно тормозит функциональное созревание нервных клеток. Замедляя рост зародыша, что обусловлено влиянием диоксида и оксида углерода, снижающих поступление к тканям кислорода, курение приводит к возникновению вредных мутаций, нарушающих процессы жизнедеятельности еще неродившегося организма. Содержащийся в табачном дыме никотин отравляет нервные клетки и служит причиной возникновения различного рода функциональных расстройств. Следует помнить, что здоровье будущего организма зависит от образа жизни его родителей.

В юношеском и молодом организме употребление алкоголя и курение могут оказать крайне неблагоприятное воздействие на гаметы. У лиц, склонных к употреблению алкоголя, гораздо чаще, чем у людей, ведущих трезвый образ жизни, рождаются дети с врожденными уродствами. В медицинской

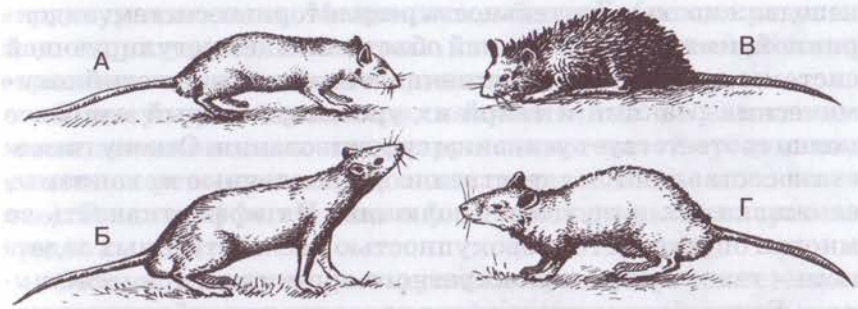


Рис. 7.13. *Влияние питания неполноценными белками на рост крыс:*
А — *крыса на диете без аминокислоты лизина,*
Б — *та же крыса после добавления в рацион лизина,*
В — *крыса на диете без аминокислоты валина,*
Г — *та же крыса после введения в рацион валина*

практике этот факт нашел отражение в специальном термине «субботний ребенок», т. е. ребенок, зачатый родителями в состоянии опьянения.

Однако не следует думать, что трезвость необходима только в момент зачатия. В повседневной деятельности место человека в обществе, его социальная значимость, удовлетворение от работы, взаимоотношения с товарищами и в семье во многом зависят от его трезвости или склонности к алкоголю. Алкоголь препятствует полному выявлению способностей человека, гасит их в период, наиболее благоприятный для творчества.

Таким образом, воздействия неблагоприятных факторов на организм не одномоментны, а продолжаются длительное время и в большинстве случаев сказываются на развитии потомства.

Следует иметь в виду, что, несмотря на постоянные изменения условий внешней среды, живые организмы, как правило, сохраняют постоянство своего строения, показателей функциональной активности органов и тканей, физико-химических параметров клеток, тканевой жидкости, крови.

Свойство живых систем поддерживать постоянство своей внутренней среды, а также основные черты присущей им организации, несмотря на непрерывную изменчивость параметров окружающей среды, называют *гомеостазом* (от греч. homoios — подобный, одинаковый и stasis — стояние,

неподвижность). Деятельность регуляторных систем: эндокринной, иммунной и высшей объединяющей регулирующей системы — нервной — обеспечивает согласованность биохимических реакций и такой их уровень, который наиболее полно соответствует условиям существования. Основу гомеостаза составляют наследственно закрепленные механизмы, сложившиеся в процессе эволюции. Их эффективность во многом определяется совокупностью наследственных задатков — генов каждого конкретного организма, т. е. *генотипом*. Разнообразие генотипов в пределах вида объясняет индивидуальные различия реакции особей на одни и те же воздействия окружающей среды.

Примером общей реакции организма на необычные по силе или продолжительности влияния со стороны среды служит состояние *стресса* (напряжения). *Стресс — это реакция, развивающаяся при неблагоприятных условиях, отрицательно влияющих на жизнедеятельность, при возникновении угрозы нарушения гомеостаза.* При этом усиливается деятельность большинства систем организма (нервной, мышечной, дыхательной, сердечно-сосудистой, эндокринной). Функциональные изменения указанных систем направлены на повышение сопротивляемости особи по отношению к неблагоприятным факторам. Мобилизация всех защитных сил организма, усиление обменных процессов, перераспределение энергии для обеспечения наиболее неотложных нужд — все эти реакции, сопровождающие состояние стресса, способствуют решению таких жизненно важных задач, как спасение бегством или отражение нападения врага.

Тяжелая физическая работа, особенно в суровых климатических условиях, психические перегрузки также вызывают стрессовую реакцию. У некоторых людей (с высокой выносливостью) длительное напряжение истощает регуляторные системы и может перейти в заболевание. Вот почему необходимо соблюдать санитарно-гигиенические нормы труда и отдыха. Для предотвращения нарушения защитных сил организма врачами разработаны методы, позволяющие определить пригодность человека к тому или иному виду трудовой деятельности в определенных условиях среды.

Любая функция может осуществляться только в том случае, если для ее выполнения имеется соответствующая структурная основа. Механизмы, обеспечивающие регуляцию структурного гомеостаза, поддерживают постоянство строения клеток, тканей и органов.

Совокупность процессов, направленных на восстановление изнашиваемых или разрушенных частей организма, называют *регенерацией* (от лат. regeneratio — восполнение). Различают регенерацию физиологическую и репаративную.

Физиологическая регенерация обеспечивает восстановление числа клеток или их частей, утраченных в результате выполнения ими своей функции. Обновление органоидов клетки (митохондрий, пластид и др.) называют внутриклеточной регенерацией. Физиологическая регенерация свойственна всем живым организмам, однако у разных животных и растений она протекает неодинаково.

У членистоногих физиологическая регенерация связана с ростом. Например, у ракообразных и личинок насекомых в период линьки сбрасывается наружный скелет — хитиновый покров, ставший тесным, а затем, после кратковременного роста, образуется вновь. У млекопитающих и человека постоянно слущивается кожный эпителий, целиком обновляющийся в течение нескольких дней. Клетки кишечного эпителия полностью заменяются за 1,5—2 дня. Быстро происходит смена эритроцитов, продолжительность жизни которых не превышает четырех месяцев.

В природе живые организмы часто сталкиваются с повреждающими факторами, нарушающими их целостность. Восстановление клеточных потерь или нарушения целостности организма, возникающих в результате травмы, называют *репаративной регенерацией* (от лат. reparatio — возмещение, восстановление).

У относительно просто устроенных животных — кишечнополостных, червей и некоторых других — способность восстанавливать утраченное очень высока. Например, у гидры целостный организм может сформироваться примерно из $^1/_{200}$ ее части. Хорошо известна способность кольчатых червей (дождевого червя) к регенерации из отдельных фрагментов тела. У морской звезды (тип Иглокожие) восстанавливаются не только отломанные лучи, но и полноценный организм может вырасти из отдельного луча (рис. 7.14).

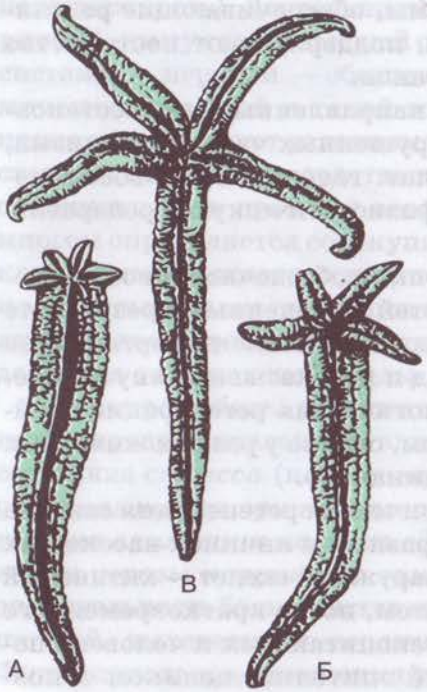


Рис. 7.14. *Регенерация морской звезды из одного луча:* **А, Б, В** — *последовательные стадии регенерации*

Восстановление целых органов после их утраты известно и у позвоночных. Ящерица, преследуемая врагом, отбрасывает хвост, вместо которого вскоре отрастает новый. Приспособительный, закрепленный отбором характер этого явления виден из того, что хвост ящерицы обламывается в определенном месте. Некоторые хвостовые позвонки имеют специальные «места разрыва» — щель, разделяющую позвонок на две части. Они соединены между собой хрящевыми перемычками, легко разрывающимися при резком сокращении хвостовых мышц. У хвостатых амфибий — тритонов — на месте ампутированной конечности развивается новая, в значительной мере сходная с прежней.

Высокоорганизованные животные — млекопитающие и в том числе человек — утратили способность к новообразованию наружных органов. Регенерация после травмы у них протекает главным образом путем заживления ран. Во внутренних органах — печени, почках, легких — при повреждении усиливается клеточное размножение, благодаря чему

восстанавливается их масса. Кроме этого, внутриклеточные процессы приводят к увеличению числа органоидов, что повышает функциональные возможности клеток этих органов. Последний путь становится основным для поддержания определенной интенсивности функций при том или ином механическом или химическом повреждении тех органов и тканей, клетки которых утратили способность делиться во взрослом организме (нервная и мышечная ткани).

Повреждения у человека и животных могут возникать не только в результате механических травм, но и вследствие отравления химическими веществами или при различных заболеваниях. Вирус инфекционной желтухи (болезнь Боткина) разрушает клетки печени. Во время выздоровления протекают репаративные процессы, направленные на возмещение погибших клеток. Гибель клеток печени вызывает и алкоголь. Длительное употребление алкоголя, особенно при перенесенном ранее вирусном гепатите, приводит к развитию на месте разрушенных печеночных клеток соединительной ткани. Функция печени нарушается, возникает тяжелое заболевание — *цирроз печени*.

Регенерация известна и у растений. При вспашке поля корневища осота и других сорняков оказываются разорванными, но каждый отрезок способен дать начало целому растению. Полноценное растение образуется у бегонии из одного листа.

Таким образом, регенерация способствует поддержанию структурной целостности и, следовательно, выживанию животных и растений в процессе непрерывного взаимодействия с факторами окружающей среды и другими организмами.

Знание закономерностей восстановления органов и тканей после их повреждения чрезвычайно важно для практической медицины. Например, недостаток в пище витамина А нарушает процессы клеточного обновления в тканях. Добавление этого витамина в рацион приводит к нормализации структуры и функционирования тканей. Врачи широко используют природные и искусственные препараты, ускоряющие регенерацию, для лечения больных, перенесших инфекционные заболевания или травму. Сроки выздоровления людей при этом значительно сокращаются. Так изучение биологического явления — регенерации — помогает бороться за здоровье человека.

Summary



All multicellular organisms develop from a fertilized egg. Stages of embryonic growth are similar in animals and partly in plants, belonging to the same large taxon. Regulatory mechanisms, that determine embryonic and postembryonic development of animals and plants are rather sensitive to various external influences. Even slight changes in the environment may affect negatively the process of ontogenesis and cause essential defects of individual development.

Опорные точки



1. **Развитие организма протекает нормально лишь в привычных для вида условиях.**
2. **Внешние воздействия, нарушающие гомеостаз, могут привести к нарушению развития.**
3. **Компенсаторные возможности организма достаточно велики и позволяют восстановить естественную убыль клеточных структур и целых клеток, а также восполнить клеточные потери, возникающие вследствие травмы или заболевания.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какие факторы внешней среды влияют на развитие зародышей?
2. В чем заключается вредное влияние алкоголя и курения на развитие зародышей человека?
3. Деятельность каких систем организма обеспечивает постоянство его внутренней среды?
4. Какие изменения в деятельности органов и систем органов возникают при действии на них неблагоприятных факторов внешней среды?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Сходство зародышей Similarity of embryos	**А.** Историческое развитие определенной систематической группы живых организмов. Historic development of a definite taxonomic group of living organisms.
2. Филогенез Phylogenesis	**Б.** Явление, свидетельствующее о родстве представителей разных классов в пределах типа. A phenomenon that proves relationship of representatives from different Classes within the Type.
3. Физиологическая регенерация Physiological regeneration	**В.** Восполнение клеточных потерь, возникающих в результате травмы или вследствие заболевания. Restoration of cells after damage, injuries, or desease.
4. Репаративная регенерация Reparative regeneration	**Г.** Восстановление или увеличение числа внутриклеточных структур, направленное на компенсацию сниженной функциональной активности ткани. Restoration or increase in intracellular structures as the compensatory process caused by decline in functional activity of tissue.
5. Внутриклеточная регенерация Intracellular regeneration	**Д.** Пересадка ткани или органа у растений и животных, в том числе и у человека. Transference of tissues or organs from one organism to another, made in plants, animals, and people as well.

6. Трансплантация **Transplantation**	**Е.** Восполнение клеточных потерь, возникающих в процессе выполнения тканями своих функций. Restoration of cells, lost during functional activities of tissues.

Вопросы для обсуждения

? Чем объясняется неодинаковая реакция разных организмов на один и тот же фактор внешней среды?

Что такое регенерация? Какие формы регенерации вам известны?

Обзор изученного материала главы 7

Основные положения

Основателем современной эмбриологии по праву считается К. М. Бэр, который в 1828 г. на основе фундаментальных наблюдений над развитием зародышей некоторых животных положил начало научной эмбриологии.

Онтогенез подразделяют на два крупных периода: эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный период начинается с момента образования зиготы в результате слияния сперматозоида с яйцеклеткой и завершается выходом организма из яйцевых оболочек или рождением.

В процессе эмбриогенеза организм проходит ряд стадий: дробление — образование однослойного зародыша, гаструляцию — формирование двуслойного зародыша и органогенез — появление осевых и других органов и тканей.

Зародышевые листки — это отдельные пласты клеток зародыша, дающие начало определенным органам; зародышевые листки гомологичны.

Регуляция эмбрионального развития осуществляется путем индукции. Эмбриональной индукцией называют явление, при котором один зачаток зародыша влияет на другой и определяет путь его дальнейшего развития.

На более поздних стадиях онтогенеза в регуляцию развития включаются эндокринная и нервная системы.

Постэмбриональное развитие начинается с момента рождения или выхода из яйцевых оболочек и заканчивается смертью организма. Можно выделить дорепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный периоды постэмбрионального развития.

На основании изучения онтогенеза Ф. Мюллер и Э. Геккель сформулировали биогенетический закон: «Онтогенез каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза вида, к которому эта особь относится».

Развитие организмов тесно связано с факторами окружающей среды. Изменения окружающей среды и неблагоприятные воздействия приводят к нарушению развития организма и его гибели.

Проблемные области

Чем обусловлена и каким образом осуществляется инициация деятельности различных групп генов в разных клетках зародыша?

Каковы особенности регуляции развития организма на этапах онтогенеза?

Какие природные механизмы обеспечивают снижение интенсивности влияния неблагоприятных воздействий на ранние стадии развития организма?

Прикладные аспекты

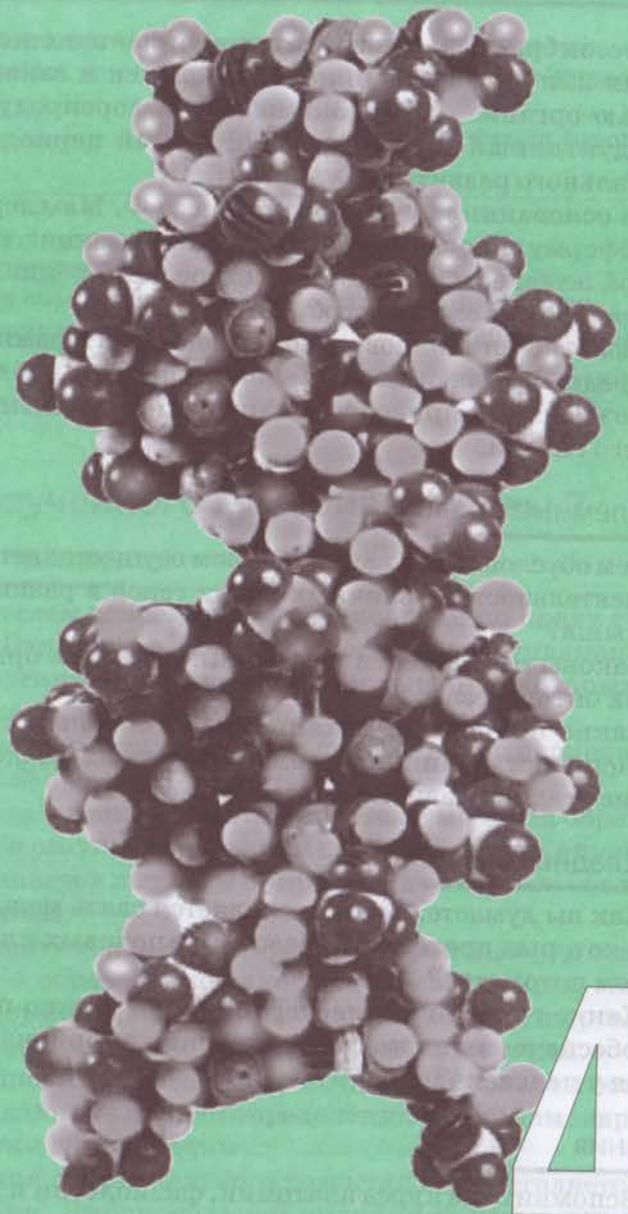
Как вы думаете, в чем проявляется связь между условиями, в которых протекает образование половых клеток, и развитием потомства?

Какие гигиенические мероприятия можно предложить для обеспечения нормального течения эмбрионального развития у человека?

Задания

Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека особенности развития человеческого организма.

Охарактеризуйте режим жизнедеятельности женщины во время беременности и ребенка в раннем детском возрасте.



РАЗДЕЛ 4



Основы генетики и селекции

Генетика — относительно молодая наука, ровесница нашего века. Датой ее рождения считается 1900 г., когда были заново открыты установленные Г. Менделем в 1865 г. закономерности наследования признаков. С этого момента начинаются широкие исследования, в ходе которых были сформулированы представления о мутациях, популяциях и чистых линиях организмов, хромосомная теория наследственности, открыт закон гомологических рядов наследственной изменчивости и др.

Новый этап развития генетики связан с усовершенствованием техники научных исследований. Сложные современные приборы позволили установить строение нуклеиновых кислот, вскрыть их значение в явлениях наследственности и расшифровать генетический код, выявить этапы биосинтеза белка.

Без учета достижений генетики в настоящее время немыслима полноценная деятельность человека во многих сферах науки и производства: в биологии, медицине, сельском хозяйстве.

Знание генетики помогает понять возникновение и развитие жизни на Земле, открывает материальную основу эволюционных преобразований. Обнаружение связей между строением генов и белков привело к созданию молекулярной генетики. Интенсивно развивается иммуногенетика, изучающая генетические основы иммунных реакций организма. Выявлена генетическая основа многих заболеваний человека или предрасположенности к ним. Такие сведения помогают специалистам в области медицинской генетики установить точную причину заболевания и разработать меры профилактики и лечения людей. На знании генетики основана вся селекционная работа в сельском хозяйстве, разработаны и активно внедряются в практику новые методы биотехнологии и генетической инженерии.



Глава 8

Основные понятия генетики

Гены слишком малы, чтобы разглядеть каждый отдельно, но на определенных стадиях вдоль многих хромосом обнаруживаются узелки, утолщения или диски, которые указывают на подразделение хромосом на отдельные гены.

Ш. Ауэрбах

В этой главе вы узнаете, что такое генетика, в чем сущность тех основных свойств живых организмов, которые данная наука считает предметом своего изучения — наследственности и изменчивости. Вы познакомитесь с основными терминами, используемыми генетиками: узнаете, что такое признаки и свойства, гены, генотип и фенотип, генофонд и др. Эти термины помогут вам в дальнейшем изучении генетики.

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов — **наследственность** и **изменчивость**. Обычно *наследственность* определяется как *свойство родителей передавать свои признаки, свойства и особенности развития следующему поколению*. Благодаря этому каждый вид животных или растений сохраняет на протяжении поколений характерные для него черты. Обеспечение преемственности свойств — лишь одна из сторон наследственности; вторая сторона — точная передача специфического для каждого организма типа развития, т. е. становления в ходе онтогенеза определенных признаков и свойств и присущего только этому типу организмов обмена веществ.

Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений, — специализированные половые при *половом размножении* и клетки тела (соматические) при *бесполом* — несут в себе не сами признаки и свойства будущих организмов, а только задатки их развития. Эти задатки получили название генов. *Ген — участок молекулы ДНК (или участок хромосомы), определяющий возможность развития отдельного элементарного признака, или синтез одной белковой молекулы.*

Из этого положения следует, что признак, обусловленный каким-либо определенным геном, может и не развиваться. Действительно, возможность проявления генов в виде признаков в значительной степени зависит от других генов, а также от условий внешней среды. Следовательно, предмет генетики составляет и изучение условий проявления генов. У всех организмов одного и того же вида каждый конкретный ген располагается в одном и том же месте, или *локусе*, строго определенной хромосомы. В гаплоидном наборе хромосом (например, у прокариот или в гаметах эукариотических организмов) имеется только один ген, ответственный за развитие данного признака. В диплоидном наборе хромосом (в соматических клетках у эукариот) содержатся две гомологичные хромосомы и соответственно два гена, определяющие развитие одного какого-то признака. *Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и ответственные за развитие одного признака, называют* **аллельными** (от греч. allelon — друг друга, взаимно). Для генов приняты буквенные обозначения. Если два ал-

лельных гена полностью тождественны по структуре, т. е. имеют одинаковую последовательность нуклеотидов, их можно обозначить так: АА. Но в результате *мутации* может произойти замена одного нуклеотида в молекуле ДНК на другой. Признак, обусловленный этим геном, тоже несколько изменится. Генотип, включающий исходный и мутантный гены, будет обозначаться так: $АА^1$.

Мутация, вызывающая изменение структуры гена, т. е. появление варианта исходного гена, приводит и к появлению варианта признака. Ген может мутировать неоднократно. В результате возникает несколько аллельных генов. Совокупность таких аллельных генов, определяющих многообразие вариантов признака, называют *серией аллельных генов*. Возникновение такой серии вследствие неоднократного мутирования одного гена называют **множественным аллелизмом** или **множественным аллеломорфизмом**.

Совокупность всех генов одного организма называют генотипом. Однако генотип — не механическая сумма генов. Возможность проявления гена и форма его проявления зависят, как будет показано дальше, от условий среды. В понятие среды входят не только условия, окружающие клетку, но и другие гены. Гены взаимодействуют друг с другом и, оказавшись в одном генотипе, могут сильно влиять на проявление действия соседних генов. Таким образом, для каждого отдельно взятого гена существует генотипическая среда. В связи с этим известный российский генетик М. Е. Лобашев определил *генотип* как систему *взаимодействующих генов*.

В пределах одного вида все организмы не похожи друг на друга. Эта изменчивость хорошо видна, например, в пределах вида Человек разумный, каждый представитель которого имеет свои индивидуальные особенности. Подобная индивидуальная изменчивость существует у организмов любого вида животных и растений.

Таким образом, изменчивость — это свойство организмов, как бы противоположное наследственности. *Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков — генов и, как следствие, в изменении их проявления в процессе развития организмов*. Существуют разные типы изменчивости. Изучением причин, форм изменчивости

и ее значения для эволюции также занимается генетика. При этом исследователи имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявления — *признаками* или *свойствами*. Поэтому закономерности наследственности и изменчивости изучают, наблюдая в ряду поколений за признаками организмов.

Совокупность всех признаков организма называют фенотипом. Сюда относятся не только внешние, видимые признаки (цвет глаз, волос, форма уха или носа, окраска цветков), но и биохимические (форма молекулы структурного белка или фермента, активность фермента, концентрации глюкозы или мочевины в крови и т. д.), гистологические (форма и размеры клеток, строение тканей и органов), анатомические (строение тела и взаимное расположение органов) и т. д. Другими словами, **признаком** *может быть названа любая особенность строения организма, на каждом из уровней организации, за исключением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Под* **свойством** *понимают любую функциональную особенность организма, в основе которой лежит определенный структурный признак или группа элементарных признаков*. Следует, конечно, помнить, что подавляющее большинство «простых» признаков есть не что иное, как условное обозначение отличительных черт организмов: карие глаза или голубые, рост высокий или низкий, волосы прямые или курчавые и т. д. Признаки, как бы внешне они ни казались простыми, определяются многочисленными и сложными биохимическими процессами, каждый из которых обусловлен белком-ферментом — элементарным (т. е. по существу простым) признаком.

Таким образом, генетика — это наука о закономерностях наследственности и изменчивости — двух противоположных и вместе с тем неразрывно связанных между собой процессов, свойственных всему живому на Земле.

Summary



Genetics is a science studying two most important characteristics of living organisms — heredity and variability. Heredity is defined as ability to pass signs and characteristics from generation to generation, and

variability — as ability to acquire new signs and characteristics during the process of development. In the basis of heredity and variability there is a concept of gene as a part of DNA molecule or chromosome keeping information about possibility of developing an elementary sign.

Опорные точки



1. **Генетика изучает два фундаментальных свойства живого — наследственность и изменчивость.**
2. **Ген — участок молекулы ДНК или хромосомы, обусловливающий возможность проявления определенного признака.**
3. **Признак — особенность строения на любом уровне организации.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое наследственность? Что такое гены?
2. В результате какого процесса возникают аллельные гены?
3. Что такое множественный аллеломорфизм?
4. Приведите определение понятия «изменчивость».
5. Дайте определение понятиям «генотип», «фенотип».

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Наследственность Heredity	**А.** Способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. An ability of organisms to acquire new signs and properties.
2. Изменчивость Variability	**Б.** Особенность строения на молекулярном, цитологическом, гистологическом и анатомическом уровнях организации. The peculiarity of molecular, citological and anatomic structures.
3. Ген Gene	**В.** Совокупность взаимодействующих генов данного конкретного организма. A system of interacting genes in the organism.
4. Признак Sign	**Г.** Совокупность всех признаков и свойств организма. The whole complex of signs and properties of an organism.
5. Свойство Property	**Д.** Любая функциональная особенность, в основе которой лежит один или несколько признаков. Any functional peculiarity of which one or some signs being in the basis.
6. Генотип Genotype	**Е.** Участок молекулы ДНК, или хромосомы, определяющий развитие определенного признака. The part of DNA molecule or chromosome determining development of a definite sign.
7. Фенотип Phenotype	**Ж.** Способность живых организмов передавать свои признаки и свойства, а также особенности развития из поколения в поколение. An ability of living organisms to transfer their properties and features from one generation to another.

Вопросы для обсуждения

Приведите примеры свойств человеческого организма и поясните, какие признаки или комплексы признаков на различных уровнях организации лежат в их основе.

Что дает изучение признаков и свойств организма для формирования представлений о его генотипе?

Обзор изученного материала главы 8

Основные положения

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых систем — наследственность и изменчивость, т. е. способность живых организмов передавать свои признаки и свойства из поколения в поколение, а также приобретать новые качества.

Наследственность создает непрерывную преемственность признаков, свойств и особенностей развития в ряду поколений.

Изменчивость обеспечивает материал для естественного отбора, создавая как новые варианты признаков, так и бесчисленное множество комбинаций прежде существовавших и новых признаков и свойств живых организмов.

Проявления жизнедеятельности во многом зависят от совокупности взаимодействующих генов организма — генотипа.

Фенотип — совокупность всех признаков и свойств организма — представляет собой результат взаимодействия генотипа и окружающей среды.

Проблемные области

Каковы критерии выделения отдельных — элементарных признаков?

В чем принципиальные отличия свойств живых систем и признаков от неживых?

С какой целью генетики используют качественную характеристику кариотипа?

Прикладные аспекты

Какое значение для развития биологических наук имеет знание генетики?

Как на молекулярно-генетическом уровне осуществляются механизмы проявления признака?

Задания

Охарактеризуйте признаки и свойства человека и других животных, а также растений на различных уровнях организации.

Сравните сущность признака и свойств, им определяемых. Сформулируйте определение понятий ген, генотип, фенотип.

Глава 9

Закономерности наследования признаков

Воспроизведение жизни это и есть наследственность, в ней проявляется инвариантная сторона жизненных явлений, принцип сохранения жизни.

Академик Н. П. Дубинин

В этой главе вы познакомитесь с закономерностями наследования признаков, расположенных как в гомологичных, так и в негомологичных хромосомах. Вы узнаете, как происходит сочетание генов родителей у потомков и какова вероятность появления того или иного родительского признака у гибридов; поймете, почему некоторые признаки и свойства проявляются через одно или несколько поколений.

Первые попытки экспериментального решения проблем, связанных с передачей признаков из поколения в поколение, предпринимались уже в XVIII в. Ученые, скрещивая между собой различающиеся особи и получая помесное потомство, стремились узнать, как наследуются родительские свойства. Однако неверный методический подход — одновременное изучение большого количества признаков — приводил к невозможности выявить какие-либо закономерности.

9.1. Гибридологический метод изучения наследования признаков (метод Г. Менделя)

Многие ботаники путем скрещивания родителей с разными вариантами одного и того же признака пытались выявить механизмы наследования, однако честь открытия количественных закономерностей наследования признаков принадлежит чешскому ботанику-любителю Грегору Менделю. Первое, на что обратил внимание ученый, — это выбор объекта исследования. Для своих опытов Мендель взял горох. Основанием для такого выбора было то, что эти растения относительно просто разводить и они имеют короткий период развития. Кроме того, в распоряжении Менделя были сорта, четко отличавшиеся друг от друга по целому ряду признаков. Одним из самых существенных моментов во всей работе было определение числа признаков, по которым должны различаться скрещиваемые растения. Мендель впервые осознал, что, начав с самого простого случая — различия родителей по одному-единственному признаку и постепенно усложняя задачу, можно надеяться распутать весь клубок закономерностей наследования признаков. Здесь с особой силой выявилась строгая математичность его мышления. Именно такой подход к постановке опытов позволил Менделю четко планировать дальнейшее усложнение экспериментов. В этом заключались особенности организации работы Менделя.

Другой важной особенностью его исследований было то, что он выбрал для экспериментов организмы, относящиеся к чистым линиям, т. е. таким растениям, в ряду поколений

которых при самоопылении не наблюдалось расщепления по изучаемому признаку. Не менее важно и то, что он наблюдал за наследованием *альтернативных*, т. е. взаимоисключающих, контрастных признаков. Например, цветки у одного растения были пурпурными, у другого белыми, рост растения высокий или низкий и т. д.

Таблица 9.1

Признаки гороха, наследование которых изучено Г. Менделем

Признак	Вариант проявления	
	Доминантный	Рецессивный
Форма семян	Гладкая	Морщинистая
Окраска семян	Желтые семена	Зеленые семена
Окраска цветка	Красные цветки	Белые цветки
Положение цветков	Пазушные цветки	Верхушечные цветки
Длина стебля	Длинные стебли	Короткие стебли
Форма плода	Простые бобы	Членистые бобы
Окраска плода	Зеленые бобы	Желтые бобы

Сравнивая результаты опытов и теоретические расчеты, Мендель особенно подчеркивал среднестатистический характер открытых им закономерностей, т. е. чем большее число потомков образовывалось в результате скрещивания, тем ближе у них соотношение различных родительских признаков в эксперименте к расчетному — теоретическому. Перечисленные и некоторые другие приемы явились новым методом изучения наследственности, открывшим целую эпоху в биологии. Метод Менделя получил название *гибридологического*.

Опорные точки

1. **Г. Мендель использовал для скрещивания особи, относящиеся к чистым линиям.**
2. **Строгий математический анализ позволил выявить закономерности наследования альтернативных признаков.**
3. **В настоящее время закономерности наследования признаков, выявленные Г. Менделем, возведены в ранг законов, носящих его имя.**

Вопросы для повторения и задания

1. Кто был первооткрывателем закономерностей наследования признаков?
2. На каких растениях проводил опыты Г. Мендель?
3. Благодаря каким приемам Г. Менделю удалось вскрыть законы наследования признаков?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Вопросы для обсуждения

Какие особенности растений гороха позволили Г. Менделю отнести организмы, взятые им для гибридизации, к чистым линиям?

В чем сущность гибридологического метода, разработанного Г. Менделем?

9.2. Законы Менделя

Закономерности наследования признаков, выявленные Менделем и описанные им в работе «Опыты над растительными гибридами», в настоящее время принято формулировать в виде законов, носящих его имя. После переоткрытия законов Менделя в 1900 г. независимо друг от друга нидерландским генетиком Г. де Фризом, немецким ботаником К. Коррен-

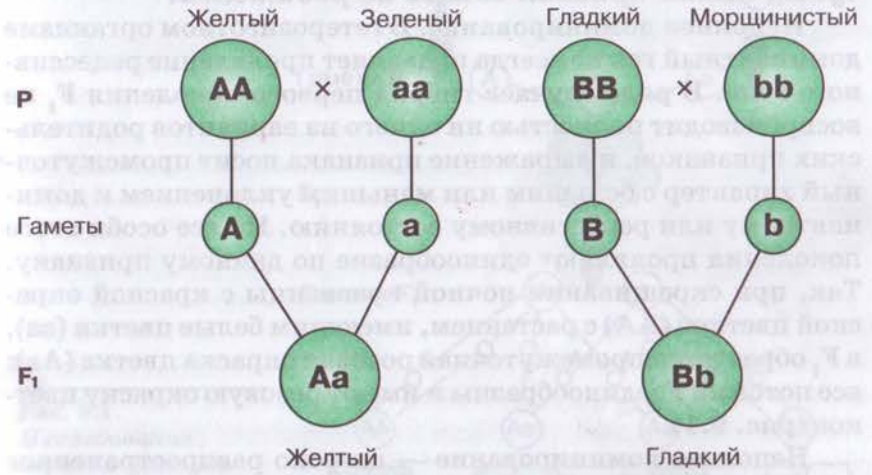
сом и австрийским генетиком Э. Чермаком и признания приоритета чешского ученого началось стремительное развитие генетики — науки о закономерностях наследственности и изменчивости. Было установлено, что законы Менделя имеют всеобщий характер и справедливы для аллельных генов, расположенных в разных гомологичных хромосомах.

9.2.1. Первый закон Менделя — закон единообразия первого поколения гибридов

Для иллюстрации первого закона Менделя — закона единообразия первого поколения — воспроизведем опыты ученого по моногибридному скрещиванию растений гороха. Скрещивание двух организмов называют *гибридизацией*; потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью называют *гибридным*, а отдельную особь — *гибридом*. **Моногибридным** называют скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков. Следовательно, при таком скрещивании прослеживаются закономерности наследования только двух вариантов одного признака, развитие которого обусловлено парой аллельных генов. Например, признак — цвет семян, взаимоисключающие варианты — желтый или зеленый. Все остальные признаки, свойственные данным организмам, во внимание не принимаются и в расчетах не учитываются.

Если скрестить растения гороха с желтыми и зелеными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания потомков — гибридов — семена будут желтыми. Такая же картина наблюдается при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую форму семян, а именно у гибридов семена будут гладкими.

Следовательно, у гибрида первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один. Второй признак как бы исчезает, не развивается. Преобладание у гибрида признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием*. Признак, проявляющийся у гибрида первого поколения и подавляющий развитие другого признака, был назван **доминантным** (от лат. dominantis — господствующий); противоположный, т. е. подавляемый, признак — **рецессивным** (от лат. recessus — отступление, удаление). Доминантный признак принято обозначать прописной буквой, например «А». Рецессивный — строчной буквой («а»).



Как уже говорилось, Г. Мендель использовал в опытах растения, относящиеся к разным *чистым линиям*, потомки которых в длинном ряду поколений были сходны с родительскими формами. Следовательно, у этих растений оба аллельных гена одинаковы.

Теперь можно сделать вывод: если в генотипе организма (зиготы) есть два одинаковых аллельных гена, т. е. два абсолютно идентичных по последовательности нуклеотидов гена, такой организм называют *гомозиготным*. Организм может быть гомозиготным по доминантным (АА или ВВ) или по рецессивным генам (аа или bb). Если же аллельные гены отличаются друг от друга по последовательности нуклеотидов, например один из них доминантный, а другой рецессивный (Аа, Bb), такой организм носит название *гетерозиготного*.

Закон единообразия гибридов первого поколения — первый закон Менделя — называют также *законом доминирования*, так как все особи первого поколения имеют одинаковое проявление признака. Сформулировать его можно следующим образом: ***при скрещивании двух организмов,***

относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей.

Неполное доминирование. В гетерозиготном организме доминантный ген не всегда подавляет проявление рецессивного гена. В ряде случаев гибрид первого поколения F_1 не воспроизводит полностью ни одного из вариантов родительских признаков, и выражение признака носит промежуточный характер с большим или меньшим уклонением к доминантному или рецессивному состоянию. Но все особи этого поколения проявляют единообразие по данному признаку. Так, при скрещивании ночной красавицы с красной окраской цветков (АА) с растением, имеющим белые цветки (аа), в F_1 образуется промежуточная розовая окраска цветка (Аа): все потомки F_1 единообразны и имеют розовую окраску цветков (рис. 9.1).

Неполное доминирование — широко распространенное явление. Оно обнаружено при изучении наследования окраски цветка у львиного зева, строения перьев у птиц, окраски шерсти у крупного рогатого скота и овец, биохимических признаков у человека и т. д.

Множественный аллелизм. До сих пор разбирались примеры, в которых один и тот же ген был представлен двумя аллелями — доминантной (А) и рецессивной (а). Эти два состояния гена возникают в процессе мутирования.

Однако *мутация* (замена или утрата части нуклеотидов в молекуле ДНК) может возникать в разных участках одного и того же гена как в разных половых клетках одного организма, так и в гаметах различных особей. Таким путем образуются несколько аллелей одного гена и соответственно несколько вариантов одного признака. Ген А может мутировать в состояние a_1, a_2, a_3, ..., a_n; ген В, находящийся в другом локусе, — в состояние b_1, b_2, b_3, ..., b_n и т. д. Приведем несколько примеров. У мухи дрозофилы известна серия аллелей по гену окраски глаз, состоящая из 12 членов: красная, коралловая, вишневая, абрикосовая и т. д. до белой, определяемой рецессивным геном. У кроликов существует серия множественных аллелей по окраске шерсти. Это обу-

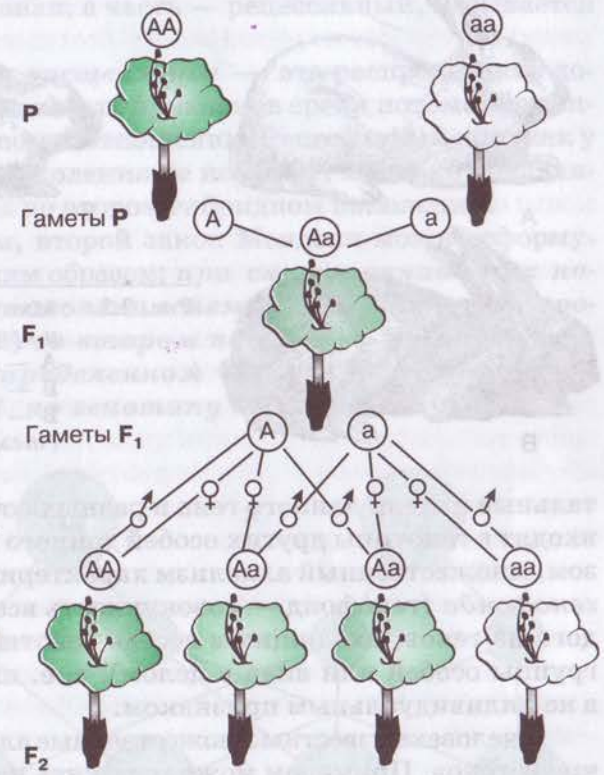


Рис. 9.1. *Наследование окраски цветков у ночной красавицы при неполном доминировании: АА — красная, Аа — розовая, аа — белая*

словливает развитие сплошной (шиншилла), гималайской (горностаевой) окраски или отсутствие пигментации шерсти (альбинизм). Гималайские кролики на фоне общей белой окраски шерсти имеют черные кончики ушей, лап, хвоста и морды. Альбиносы полностью лишены пигмента (рис. 9.2). Члены одной серии аллелей могут находиться в разных доминантно-рецессивных отношениях друг с другом. Так, ген сплошной окраски является доминантным по отношению ко всем членам серии. Ген гималайской окраски доминантен по отношению к гену белой, но рецессивен по отношению к гену шиншилловой окраски. Развитие всех этих трех типов окраски обусловлено тремя разными аллелями, локализованными в одном и том же локусе.

Следует помнить, что в генотипе диплоидных организмов могут находится только два гена из серии аллелей. Ос-

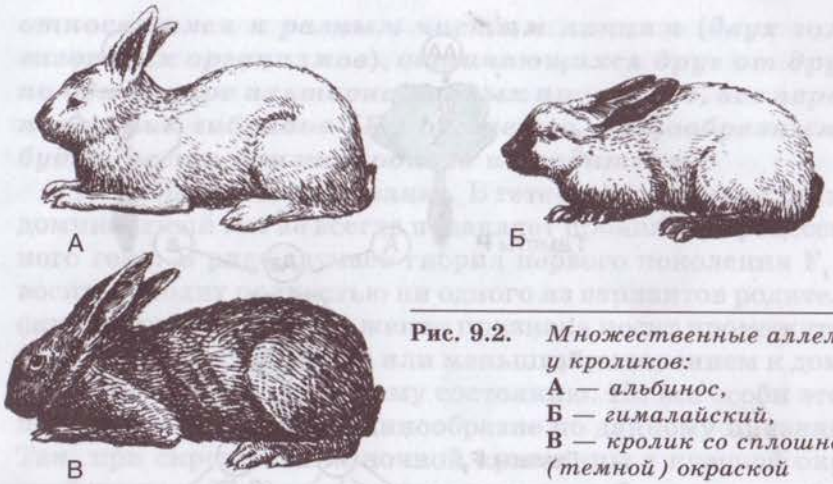


Рис. 9.2. *Множественные аллели у кроликов:*
А — *альбинос,*
Б — *гималайский,*
В — *кролик со сплошной (темной) окраской*

тальные аллели данного гена в разных сочетаниях попарно входят в генотипы других особей данного вида. Таким образом, множественный аллелизм характеризует разнообразие *генофонда* (генофонд — совокупность всех вариантов каждого из генов, входящих в состав генотипов определенной группы особей или вида в целом), т. е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

У человека известны множественные аллели для большого числа генов. Примером может служить наследование групп крови в системе АВО. Описаны варианты различных ферментов, антигенов и других белков. Наличие в генофонде многих аллелей одних и тех же генов определяет и подчеркивает наследственную уникальность каждого индивида.

9.2.2. Второй закон Менделя (закон расщепления)

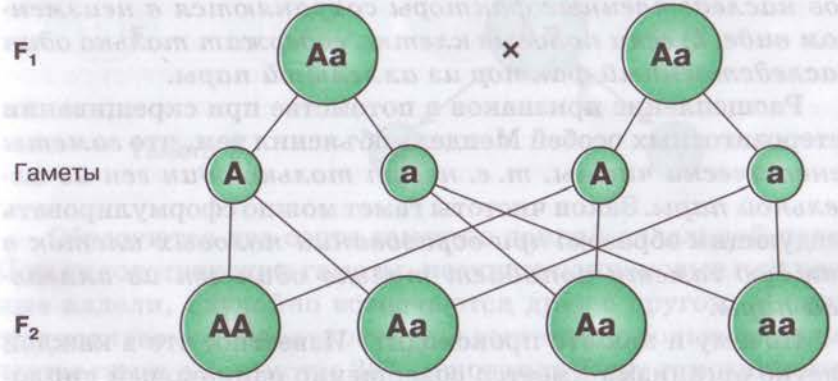
Если потомков первого поколения, одинаковых по изучаемому признаку, скрестить между собой, то во втором поколении признаки обоих родителей появляются в определенном числовом соотношении: $^3/_4$ особей будут иметь доминантный признак, $^1/_4$ — рецессивный.

Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несет

доминантный признак, а часть — рецессивный, называется расщеплением.

Следовательно, *расщепление* — это распределение доминантных и рецессивных признаков среди потомства в определенном числовом соотношении. Рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а только подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

Таким образом, второй закон Менделя можно сформулировать следующим образом: ***при скрещивании двух потомков первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1.***



25% гомозиготных доминантных; 50% гетерозиготных; 25% гомозиготных рецессивных.

При неполном доминировании в потомстве гибридов (F_2) расщепление по генотипу и фенотипу совпадает (1:2:1).

9.2.3. Закон чистоты гамет

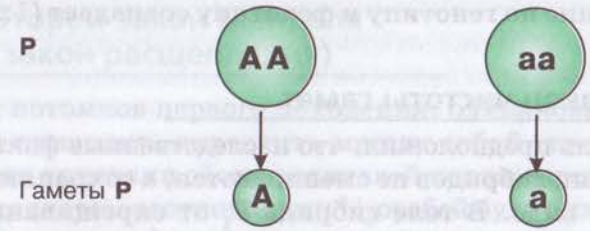
Мендель предположил, что наследственные факторы при образовании гибридов не смешиваются, а сохраняются в неизменном виде. В теле гибрида F_1 от скрещивания родителей, различающихся по альтернативным признакам, присутствуют оба фактора — доминантный и рецессивный. В виде признака проявляется доминантный наследственный

фактор, рецессивный же подавляется. Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки — гаметы. Следовательно, необходимо допустить, что каждая гамета несет только один фактор из пары. Тогда при оплодотворении — слиянии двух гамет, каждая из которых несет рецессивный наследственный фактор, происходит образование организма с рецессивным признаком, проявляющимся фенотипически. Слияние же гамет, несущих по доминантному фактору, или же двух гамет, одна из которых содержит доминантный, а другая рецессивный фактор, будет приводить к развитию организма с доминантным признаком. Таким образом, появление во втором поколении (F_2) рецессивного признака одного из родителей (P) может иметь место только при соблюдении двух условий: 1) *если у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде*, 2) *если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары.*

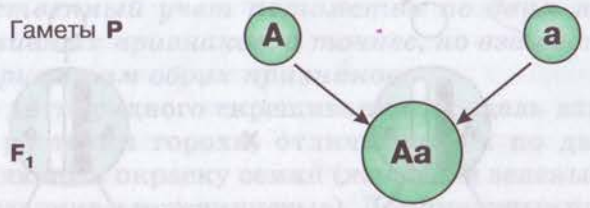
Расщепление признаков в потомстве при скрещивании гетерозиготных особей Мендель объяснил тем, что *гаметы генетически чисты, т. е. несут только один ген из аллельной пары.* Закон чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: *при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары.*

Почему и как это происходит? Известно, что в каждой клетке организма имеется совершенно одинаковый диплоидный набор хромосом. Две гомологичные хромосомы содержат два одинаковых аллельных гена.

Образование генетически «чистых» гамет показано на схеме:

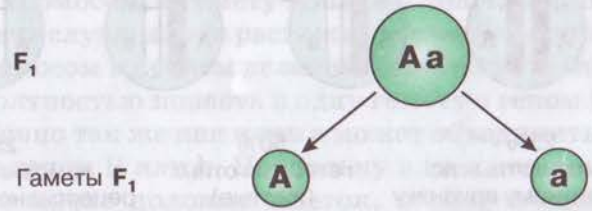


При слиянии мужских и женских гамет образуется гибрид F_1, имеющий диплоидный набор хромосом:



Как видно из схемы, половину хромосом зигота получает от отцовского организма, половину — от материнского.

В процессе образования гамет у гибрида гомологичные хромосомы во время первого мейотического деления также попадают в разные клетки:

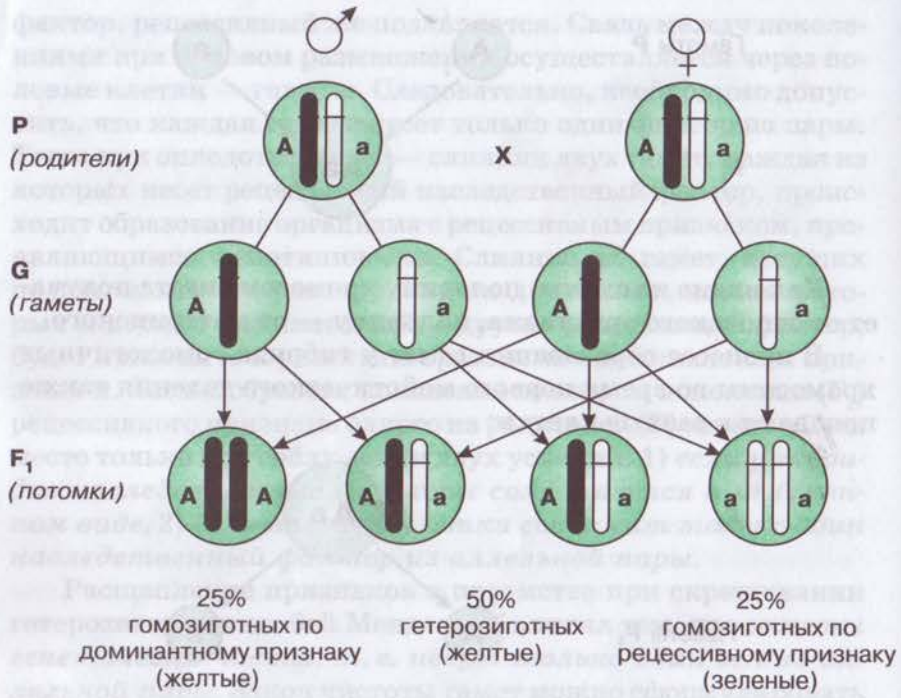


Образуются два сорта гамет по данной аллельной паре. При оплодотворении гаметы, несущие одинаковые или разные аллели, случайно встречаются друг с другом. В силу статистической вероятности при достаточно большом количестве гамет в потомстве 25% генотипов будут гомозиготными по доминантному признаку, 50% — гетерозиготными, 25% — гомозиготными по рецессивному признаку, т. е. устанавливается соотношение: 1AA:2Aa:1aa.

Соответственно по фенотипу потомство второго поколения при моногибридном скрещивании распределяется в отношении $^3/_4$ особей с доминантным признаком, $^1/_4$ особей с рецессивным признаком (3:1).

Распределение фенотипов и генотипов в потомстве при скрещивании двух гетерозиготных организмов изображено на схеме на с. 272.

Таким образом, цитологической основой расщепления признаков у потомства при моногибридном скрещивании является расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе.



9.2.4. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования

Изучение наследования одной пары аллелей позволило Менделю установить ряд важных генетических закономерностей: доминирование, неизменность рецессивных аллелей у гибридов, расщепление потомства гибридов по изучаемому признаку в отношении 3:1. Явление расщепления позволило предположить, что гаметы генетически чисты, т. е. содержат только один ген из аллельной пары.

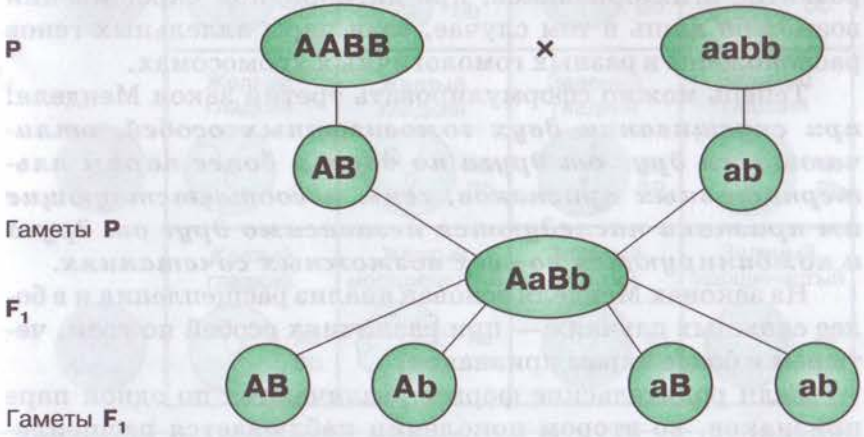
Однако организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Установить закономерности наследования двух и более пар альтернативных признаков, гены которых находятся в разных парах гомологичных хромосом, можно путем дигибридного или полигибридного скрещивания.

Дигибридным *называют скрещивание, при котором рассматривается наследование и производится точный*

количественный учет потомства по двум парам альтернативных признаков, а точнее, по взаимоисключающим вариантам обоих признаков.

Для дигибридного скрещивания Мендель взял гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум генам, определяющим окраску семян (желтые и зеленые) и форму семян (гладкие и морщинистые). Доминантные признаки — желтая окраска (А) и гладкая форма (В) семян. Каждое растение образует один сорт гамет по изучаемым аллелям. При слиянии этих гамет все потомство будет единообразным.

При образовании гамет у дигибрида из каждой пары аллельных генов, расположенных в различных парах гомологичных хромосом, в гамету попадает только один, при этом вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в первом делении мейоза ген А может с равной вероятностью попасть в одну гамету с геном В или с геном b. Точно так же как и ген а может объединиться в одной гамете с геном В или b. Поскольку в каждом организме образуется много половых клеток, в силу статистических закономерностей у гибрида — дигетерозиготного организма, образуются четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25%): AB, Ab, aB, ab.



Во время оплодотворения каждая из четырех типов гамет одного организма случайно встречается с любой из гамет

другого организма. Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно легко установить с помощью *решетки Пеннета*. Над решеткой по горизонтали выписывают гаметы одного родителя, а по левому краю решетки по вертикали — гаметы другого родителя. В квадратики же вписывают генотипы зигот, образующихся при слиянии гамет (рис. 9.3). Легко подсчитать, что по фенотипу потомство делится на четыре группы в следующем соотношении: 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 желтая морщинистая. Если учитывать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что соотношение числа желтых семян к числу зеленых и соотношение числа гладких к числу морщинистых для каждой пары равно 3:1. Таким образом, в дигибридном скрещивании каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании, т. е. независимо от другой пары признаков.

При оплодотворении гаметы соединяются по правилам случайных сочетаний, но с равной вероятностью для каждой. В образующихся зиготах возникают различные комбинации генов.

Независимое распределение признаков в потомстве и возникновение различных комбинаций генов, определяющее развитие этих признаков, при дигибридном скрещивании возможно лишь в том случае, если пары аллельных генов расположены в разных гомологичных хромосомах.

Теперь можно сформулировать третий закон Менделя: ***при скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.***

На законах Менделя основан анализ расщепления и в более сложных случаях — при различиях особей по трем, четырем и более парам признаков.

Если родительские формы различаются по одной паре признаков, во втором поколении наблюдается расщепление 3:1, для дигибридного скрещивания это будет 9:3:3:1. Можно рассчитать также число сортов гамет, образующихся у гибридов, используя специальную формулу.

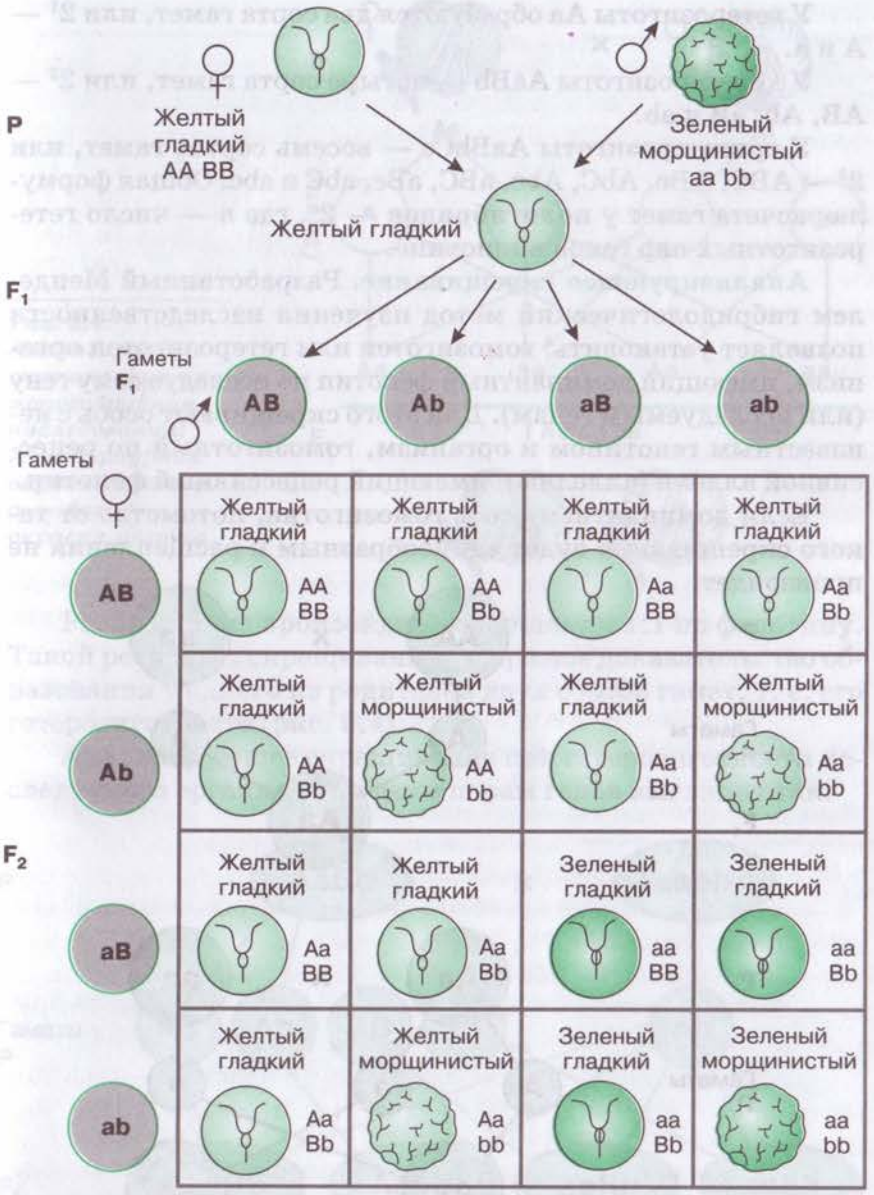


Рис. 9.3. *Наследование окраски и формы семян у гороха:*
A *— желтая окраска,* a *— зеленая окраска,*
B *— гладкая форма семян,* b *— морщинистая форма семян*

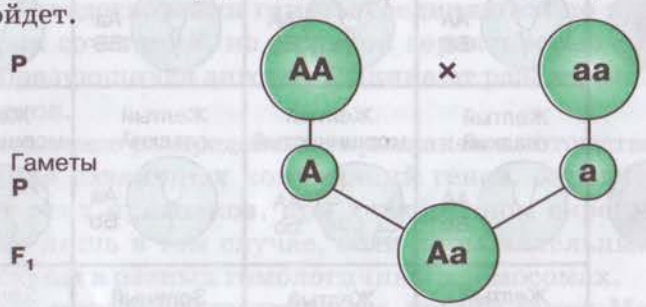
У гетерозиготы Aa образуются два сорта гамет, или 2^1 — A и a.

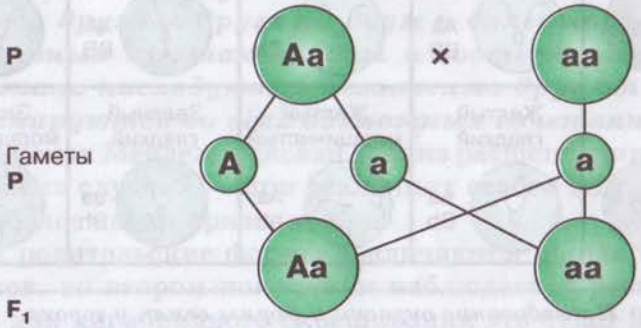
У дигетерозиготы AaBb — четыре сорта гамет, или 2^2 — AB, Ab, aB и ab.

У тригетерозиготы AaBbCc — восемь сортов гамет, или 2^3 — ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC и abc. Общая формула расчета гамет у **полигибридов** — 2^n, где n — число гетерозиготных пар генов в генотипе.

Анализирующее скрещивание. Разработанный Менделем гибридологический метод изучения наследственности позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм, имеющий доминантный фенотип по исследуемому гену (или исследуемым генам). Для этого скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивной аллели (аллелям), имеющий рецессивный фенотип.

Если доминантная особь гомозиготна, потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепления не произойдет.





Иная картина получится, если исследуемый организм гетерозиготен.

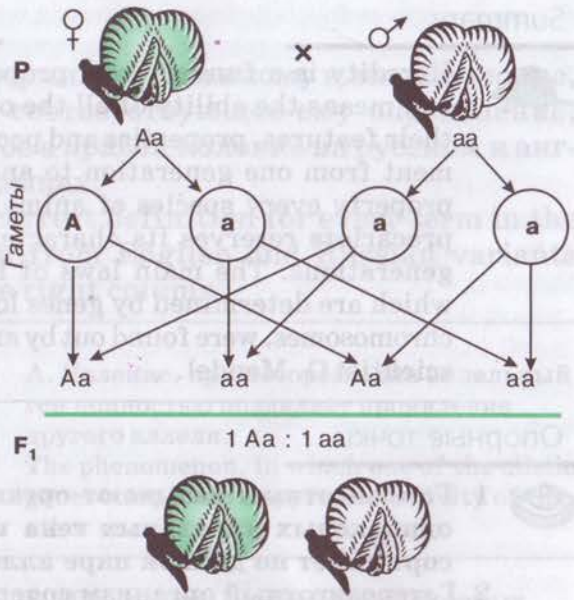
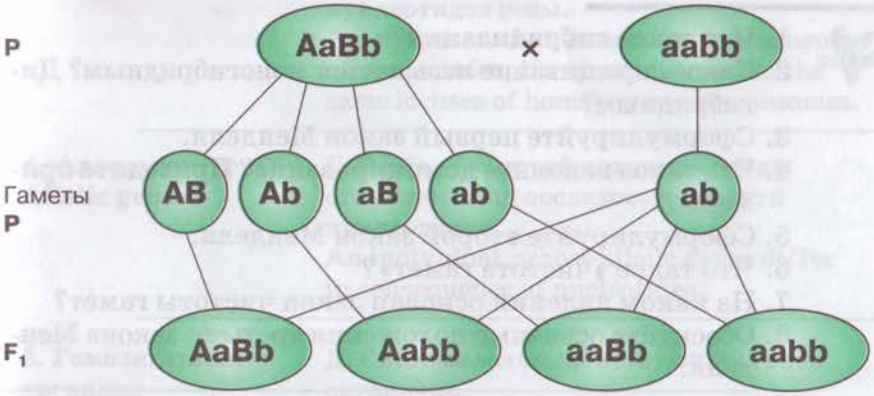


Рис. 9.4. *Анализирующее скрещивание при моногибридном наследовании: A — пурпурная окраска цветка, a — белая окраска цветка*

Расщепление произойдет в отношении 1:1 по фенотипу. Такой результат скрещивания — прямое доказательство образования у одного из родителей двух сортов гамет, т. е. его гетерозиготности (рис. 9.4).

Анализирующее скрещивание при гетерозиготности исследуемого организма по двум парам генов выглядит так:



В потомстве образуются четыре группы фенотипов F_1 в отношении 1:1:1:1.

Summary



Heredity is a fundamental property of living beings and means the ability of all the organisms to transfer their features, properties and peculiarities of development from one generation to another. Owing to this property every species of animals, plants, fungi and procariots reserves its characteristic signs in many generations. The main laws of heredity of features, which are determined by genes located in homologous chromosomes, were found out by an extraordinary Czech scientist G. Mendel.

Опорные точки



1. **Гомозиготным называют организм, имеющий два одинаковых аллельных гена и образующий один сорт гамет по данной паре аллелей.**
2. **Гетерозиготный организм содержит два различных варианта одной и той же аллели и образует два сорта гамет.**
3. **Доминантный ген проявляется фенотипически как в гомо-, так и в гетерозиготном организме; рецессивный — только в гомозиготном.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что такое гибридизация?
2. Какое скрещивание называется моногибридным? Дигибридным?
3. Сформулируйте первый закон Менделя.
4. Что такое неполное доминирование? Приведите примеры.
5. Сформулируйте второй закон Менделя.
6. Что такое «чистота гамет»?
7. На каком явлении основан закон чистоты гамет?
8. Обоснуйте основные положения третьего закона Менделя.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Наследственность Heredity	**А.** Явление, при котором один аллельный ген полностью подавляет проявление другого аллеля. The phenomenon, in which one of the allelic genes completely suppresses activity of the other one.
2. Генотип Genotype	**Б.** Проявление в потомстве различных вариантов одного и того же признака. Different development of one feature in posterity of an organism.
3. Фенотип Phenotype	**В.** Организм, у которого в одних и тех же локусах гомологичных хромосом лежат одинаковые по последовательности нуклеотидов гены. An organism, that has similar consequences of nucleotides, i.e. similar genes, in the same locuses of homologous chromosomes.
4. Аллельные гены Allelic genes	**Г.** Особь, у которой аллельные гены отличаются по последовательности нуклеотидов. An individual, whose allelic genes differ in consequence of nucleotides.
5. Гомозиготный организм Homozygous organism	**Д.** Система взаимодействующих генов организма. A system of interacting genes in an organism.

6. Гетерозиготный организм **Heterozygous organism**	**Е.** Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и отвечающие за развитие одного признака. Genes, that are placed in the same locuses of homologous chromosomes and determine development of the same feature.
7. Расщепление **Splitting**	**Ж.** Совокупность всех признаков и свойств данного организма. The whole complex of signs and properties of the organism.
8. Доминирование **Dominance**	**З.** Способность живых организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. An ability of living organisms to transfer their properties and features from one generation to another.

Вопросы для обсуждения

? Расскажите об опытах Менделя по моногибридному и дигибридному скрещиванию растений гороха.

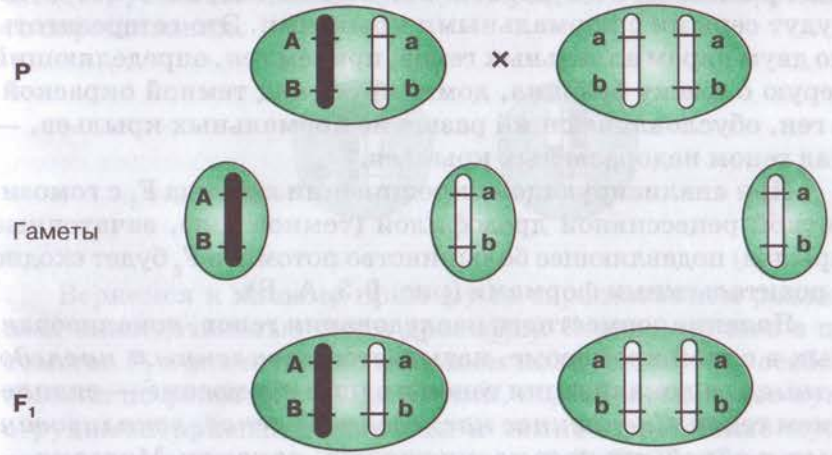
Что такое анализирующее скрещивание? Каким образом его можно использовать при анализе наследования признаков?

9.3. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование генов

Мендель проследил наследование только семи пар признаков у душистого горошка. В дальнейшем многие исследователи, изучая наследование разных пар признаков у различных видов организмов, подтвердили законы Менделя. Было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако позже было замечено, что у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков не дают независимого распределения в потомстве: потомки остались похожими на родителей. Постепенно таких исключений из третьего закона Менделя накапливалось все больше. Стало ясно, что принцип независимого распределения в потомстве и свободного комбинирования распространяется не на все гены. В самом деле, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико. Следовательно, в каждой хромосоме должно находиться много генов. Каковы же закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме? Этот вопрос был изучен выдающимся американским генетиком Т. Морганом.

Предположим, что два гена — A и B находятся в одной хромосоме, и организм, взятый для скрещивания, гетерозиготен по этим генам.

В анафазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы расходятся в разные клетки и образуются два сорта гамет вместо четырех, как должно было бы быть при дигибридном скрещивании в соответствии с третьим законом Менделя. При скрещивании с гомозиготным организмом, рецессивным по обоим генам — aa и bb, получается расщепление 1:1 вместо ожидаемого при дигибридном анализирующем скрещивании 1:1:1:1.



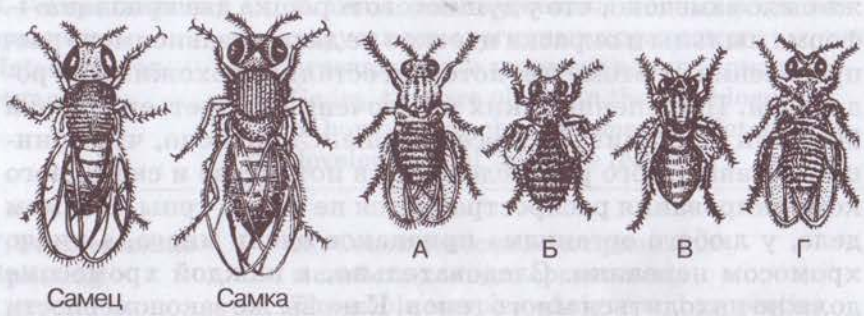


Рис. 9.5. *Различные наследственные формы дрозофилы:*
А *— серое тело, нормальные крылья,*
Б *— темное тело, рудиментарные крылья,*
В *— серое тело, рудиментарные крылья,*
Г *— темное тело, нормальные крылья.*
Две последние формы — результат перекомбинации признаков родительских форм вследствие перекреста хромосом в мейозе

Такое отклонение от независимого распределения означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно.

Рассмотрим конкретный пример. Если скрестить мушку дрозофилу, имеющую серое тело и нормальные крылья, с мушкой, обладающей темной окраской тела и зачаточными крыльями, то в первом поколении гибридов все мухи будут серыми с нормальными крыльями. Это гетерозиготы по двум парам аллельных генов, причем ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над темной окраской, а ген, обусловливающий развитие нормальных крыльев, — над геном недоразвитых крыльев.

При анализирующем скрещивании гибрида F_1 с гомозиготной рецессивной дрозофилой (темное тело, зачаточные крылья) подавляющее большинство потомков F_2 будет сходно с родительскими формами (рис. 9.5, А, Б).

Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называется *сцепленным наследованием*, а локализация генов в одной хромосоме — **сцеплением генов**. *Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.*

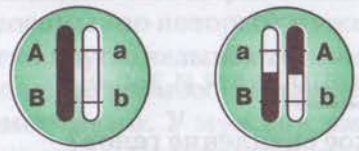
Таким образом, третий закон Менделя применим лишь к наследованию аллельных пар, находящихся в негомологичных хромосомах.

Все гены, входящие в одну хромосому, передаются по наследству совместно и составляют *группу сцепления*. Поскольку в гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, группу сцепления образуют две гомологичные хромосомы. Число групп сцепления соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 46 хромосом — 23 группы сцепления. У дрозофилы 8 хромосом — 4 группы сцепления, у гороха 14 хромосом — 7 групп сцепления.

Однако при анализе наследования сцепленных генов было обнаружено, что в некотором проценте случаев, строго определенном для каждой пары генов, *сцепление* может нарушаться.

Вспомним мейоз. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют. В этот момент между ними может произойти обмен участками (см. рис. 6.7), сопровождающийся перекомбинацией генов в хромосомах.

Однако, если в результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами А и В, появляются гаметы Ab и aB, и в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Различие заключается в том, что числовое отношение фенотипов не соответствует отношению 1:1:1:1, установленному для дигибридного анализирующего скрещивания.



Вернемся к нашему примеру со скрещиванием различных наследственных форм дрозофил. В ряде случаев в потомстве F_1 в значительно меньшем количестве, чем особей, схожих по фенотипу с родителями, появляются серые мухи с рудиментарными крыльями и темноокрашенные мухи с нормальными крыльями (см. рис. 9.5, В, Г). Появление

в незначительном количестве таких особей (по 8,5% каждого типа) обусловлено нарушением сцепления генов.

Таким образом, сцепление генов может быть **полным** и **неполным**. Причиной нарушения сцепления служит кроссинговер — перекрест хромосом в профазе 1-го мейотического деления. Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекреста между ними и тем больше процент гамет с перекомбинированными генами, а следовательно, и больший процент особей, отличных от родителей. В генетике принято расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме, определять в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла перекомбинация генов в гомологичных хромосомах.

За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера. Такая единица в честь Т. Моргана получила название *морганиды*.

Опорные точки

1. **Т. Морган выявил закономерности наследования признаков, гены которых находятся в одной хромосоме.**
2. **Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно.**
3. **Кроссинговер — процесс, приводящий к возникновению новых комбинаций генов.**

Вопросы для повторения и задания

1. Что такое сцепление генов?
2. Что собой представляет группа сцепления? Какие хромосомы включают в одну группу сцепления?
3. Какие процессы могут нарушать сцепление генов?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

9.4. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом

Проблема происхождения половых различий, механизмов определения пола и поддержания определенного соотношения полов в группах животных организмов очень важна и для теоретической биологии, и для практики. Достаточно сказать, что возможность искусственного регулирования пола животных была бы исключительно полезна для сельского хозяйства.

Пол у животных чаще всего определяется в момент оплодотворения. В этом случае важнейшая роль в генетическом определении пола принадлежит хромосомному набору зиготы.

Вспомним, что в наборе хромосом зиготы содержатся парные (гомологичные хромосомы), одинаковые по форме, размерам и содержащие одинаковые гены. На рисунке 5.16 изображен хромосомный набор человека — женщины и мужчины. В женском кариотипе все хромосомы парные. В мужском кариотипе всегда имеется одна крупная равноплечая непарная хромосома, не имеющая гомолога, и маленькая палочковидная хромосома, встречающаяся только в кариотипе мужчин. Таким образом, кариотип человека содержит 22 пары хромосом, одинаковых у мужского и женского организма, и одну пару хромосом, по которой различаются оба пола. Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют *аутосомами*. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называют *половыми* или *гетерохромосомами*. Половые хромосомы у женщин одинаковы, их называют Х-хромосомами. У мужчин имеется Х-хромосома и одна Y-хромосома. При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом. При этом все яйцеклетки имеют по одной Х-хромосоме. Пол, который образуют гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют *гомогаметным* и обозначается ХХ.

При сперматогенезе получаются гаметы двух сортов: половина несет Х-хромосому, половина — Y-хромосому.

Пол, который формирует гаметы, неодинаковые по половой хромосоме, называют *гетерогаметным* и обозначают как XY.

У человека, дрозофилы и ряда других организмов гомогаметен женский пол; у бабочек, пресмыкающихся, птиц — мужской. Кариотип петуха обозначают как XX, а кариотип курицы — XY.

У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, развивается женский организм. Следовательно, женщины имеют одну X-хромосому от отца и одну X-хромосому от матери. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим Y-хромосому, развивается мужской организм. Мужчина (XY) получает X-хромосому только от матери. Этим обусловлена особенность наследования генов, расположенных в половых хромосомах. Наследование признаков, гены которых находятся в X- или Y-хромосомах, называют *наследованием, сцепленным с полом*. Таким образом, сцеплением генов с полом называют локализацию генов в половой хромосоме. Распределение этих генов в потомстве должно соответствовать распределению половых хромосом в мейозе и их сочетанию при оплодотворении. Рассмотрим наследование генов, расположенных в X-хромосоме. Следует иметь в виду, что в половых хромосомах могут находиться и гены, не участвующие в развитии половых признаков. Так, X-хромосома дрозофилы включает ген, от которого зависит окраска глаз. X-хромосома человека содержит ген, определяющий свертываемость крови (H). Его рецессивная аллель (h) вызывает тяжелое заболевание — гемофилию. В этой же хромосоме находятся гены, обусловливающие слепоту к красному и зеленому цвету (дальтонизм), форму и размер зубов, синтез ряда ферментов и т. д.

В отличие от генов, локализованных в аутосомах, при сцеплении с полом может проявиться и рецессивный ген, имеющийся в генотипе в единственном числе. Это происходит в тех случаях, когда рецессивный ген, сцепленный с X-хромосомой, попадает в гетерогаметный организм. При кариотипе XY рецессивный ген в X-хромосоме проявляется фенотипически, поскольку Y-хромосома негомологична X-хромосоме и не содержит доминантной аллели. Наследование

сцепленного с полом гена дальтонизма изображено в схеме (на рисунке не показаны аутосомы, поскольку по ним нет различий между мужским и женским организмом).

P	X^DX^d	x	X^DY		
Гаметы	X^D	X^d	X^D	Y	
F	X^DX^D	X^DY	X^DX^d	X^dY	

Наследование гемофилии представлено на следующей схеме на примере брака женщины — носительницы гена гемофилии (X^HX^h) со здоровым мужчиной.

P	X^HX^h	x	X^HY		
Гаметы	X^H	X^h	X^H	Y	
F	X^HX^H	X^HY	X^HX^h	X^hY	

H — нормальная свертываемость, h — гемофилия. Половина мальчиков от такого брака будет страдать гемофилией.

При локализации гена в Y-хромосоме признаки передаются только от отца к сыну.

В настоящее время изучено наследование многих нормальных и патологических (греч. pathos — болезнь) признаков у человека. В таблице 9.2 приведены некоторые из них.

Таблица 9.2

Наследование признаков у человека

Признаки	Доминантные	Рецессивные	Сцепленные с полом
Размер глаз	Большие	Маленькие	
Форма волос	Курчавые	Прямые	
Оволосение	Раннее облысение	Норма	

Окончание таблицы

Признаки	Доминантные	Рецессивные	Сцепленные с полом
Цвет волос	Не рыжие	Рыжие	
Цвет глаз	Карие	Голубые или серые	
Пигментирование кожи лица	Веснушки	ООтсутствие веснушек	
Рост	Карликовость	Нормальный рост	
Количество пальцев	Полидактилия (лишние пальцы)	Нормальное число пальцев	
Зубы	Отсутствие зубов	Норма	
Свертываемость крови	Нормальная свертываемость	Гемофилия	Х-хромосома
Ногти на пальцах	Отсутствие ногтей	Норма	
Острота зрения	Близорукость	Норма	
Длина ресниц	Длинные	Короткие	
Сумеречное зрение	Куриная слепота	Нормальное зрение	
Цветовое зрение	Нормальное цветовое зрение	Цветовая слепота	Х-хромосома
Длина подбородка	Длинный	Короткий	
Геморрагический диатез	Кровоточивость	Норма	Х-хромосома Y-хромосома
Судорожные расстройства	Судороги	Норма	Х-хромосома Y-хромосома
Тембр голоса	Бас (у мужчин) Сопрано (у женщин)	Тенор (у мужчин) Контральто (у женщин)	

Summary

The laws of heredity for the features, which are determined by genes, placed in one chromosome, were clarified by American geneticist T. Morgan. He was also the founder of the chromosome theory of heredity, main thesis of which are the following. Genes are located in chromosomes, they are placed in turn, one by one, and are inherited jointly. Changes in cohesion of genes occur due to crossing-over, which results in the appearance of new genetic combinations.

Опорные точки

1. **Кариотип подавляющего большинства видов живых организмов включает аутосомы — хромосомы, одинаковые у представителей обоих полов, и гетерохромосомы, по которым оба пола отличаются друг от друга.**
2. **В половых хромосомах помимо генов, определяющих половую принадлежность, содержатся гены, не имеющие отношения к признакам того или иного пола.**
3. **Аллельные гены в Х- и Y-хромосомах наследуются в соответствии с законами Менделя.**

Вопросы для повторения и задания

1. Какие хромосомы называют половыми?
2. Какой пол называют гомогаметным и какой — гетерогаметным? Приведите примеры.
3. Что такое сцепление генов с полом?
4. Приведите примеры наследования гена, сцепленного с полом.
5. Почему проявляются в виде признака рецессивные гены, локализованные в Х-хромосоме человека?
6. Приведите примеры доминантных и рецессивных признаков у человека.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Сцепленные гены **Linked genes**	**А.** Гаметы, при образовании которых имел место кроссинговер, носят название кроссоверных. Those gametes, during which formation crossing-over happened, are called crossover ones.
2. Группа сцепления **Linkage group**	**Б.** Признаки, гены которых локализованы в половых хромосомах, называют сцепленными с полом. The phenomenon when features are determined by genes, located in sexual chromosomes, is called sex linkage.
3. Кроссоверные гаметы **Crossover gametes**	**В.** Половые хромосомы, отличающиеся у представителей разных полов. Sexual chromosomes, that are not similar in representatives of different sexes.
4. Гетерохромосомы **Heterochromosomes**	**Г.** Гомологичные хромосомы, несущие аллельные гены, составляют группу сцепления. Количество групп сцепления в генотипе соответствует гаплоидному набору хромосом. Homologous chromosomes, carrying allelic genes, form linkage group. The number of linkage groups is equal to the haploid number of chromosomes.

5. Сцепление с полом **Sex linkage**	**Д.** Гены, расположенные в одной хромосоме, называют сцепленными. Genes located in one chromosome are called linked.

Вопросы для обсуждения

Какой пол является гомогаметным и гетерогаметным у представителей различных групп животных (млекопитающих, пресмыкающихся, птиц)?

Каким образом происходит определение пола будущего организма?

Вспомните, какие гены, не имеющие отношения к полу, расположены в половых хромосомах.

9.5. Генотип как целостная система. Взаимодействие генов

Гены представляют собой структурные и функциональные единицы наследственности. В перечисленных выше примерах гены ведут себя действительно как отдельные единицы, т. е. каждый из них определяет развитие одного какого-то признака, независимого от других. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип — механическая совокупность генов, а фенотип — мозаика отдельных признаков. На самом деле это не так. Если и отдельная клетка, и организм являются целостными системами, где все биохимические и физиологические процессы строго согласованы и взаимосвязаны, то прежде всего потому, что *генотип — это система взаимодействующих генов.*

Взаимодействуют друг с другом как аллельные, так и неаллельные гены, расположенные в различных локусах одних и тех же и разных хромосом.

9.5.1. Взаимодействие аллельных генов

Аллельные гены вступают в отношения типа доминантности-рецессивности; различают полное и неполное доминирование. Встречаются также и иные формы взаимоотношений

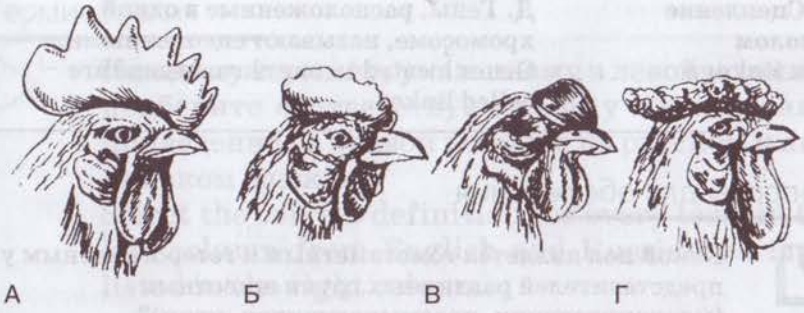


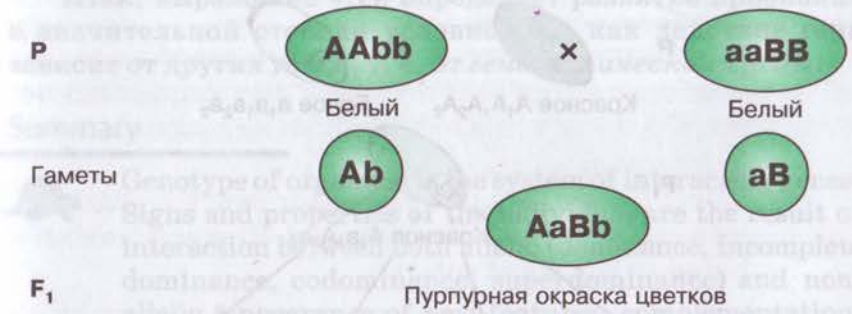
Рис. 9.6. *Форма гребня у петухов:*
А — *простой (aabb),*
Б — *гороховидный (aaBB или aaBb),*
В — *ореховидный (AABB или AaBb),*
Г — *розовидный (AAbb или Aabb)*

аллельных генов между собой. Одна из них допускает проявление сразу двух аллельных генов (кодоминирование) и наблюдается при наследовании групп крови у человека в системах АВО и MN. Другая — сверхдоминирование — большая степень выраженности признака у гетерозиготных организмов, служит основой *гетерозиса* — явления гибридной силы.

9.5.2. Взаимодействие неаллельных генов

Известно много примеров, когда гены влияют на характер проявления определенного неаллельного гена или на саму возможность проявления этого гена. Пример взаимодействия двух пар генов — наследование формы гребня у кур некоторых пород. В результате различных комбинаций этих генов возникают четыре варианта формы гребня (рис.9.6).

У душистого горошка есть ген А, обусловливающий синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента. Ген В определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом aaBB и AAbb имеют белый цвет: в первом случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором — есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент. Проведем скрещивание двух растений душистого горошка с белыми цветками:



У дигетерозиготных растений есть и пропигмент (А), и фермент (В), участвующие в образовании пурпурного пигмента. Формирование такого, казалось бы, элементарного признака, как окраска цветков, зависит от взаимодействия по крайней мере двух неаллельных генов, продукты которых взаимно дополняют друг друга. Такая форма взаимодействия генов разных аллельных пар носит название *комплементарности* (взаимодополнения).

Пример другой формы взаимодействия генов — *эпистаза* — развитие окраски плодов у тыквы. Окрашенными плоды тыквы будут только в том случае, если в генотипе растений отсутствует доминантный ген В из другой аллельной пары. Этот ген подавляет развитие окраски у плодов тыквы, а его рецессивная аллель b не мешает окраске развиваться.

Такие формы взаимодействия неаллельных генов, как взаимодополняемость их действия или подавление одним геном неаллельного ему гена, касаются *качественных* признаков. Но многие свойства организмов — масса, рост животных, яйценоскость кур, жирность молока и его количество у скота, содержание витаминов в растениях и т. п. — не являются альтернативными. Такие признаки называют количественными. Они определяются неаллельными генами, действующими на один и тот же признак или свойство. Чем больше в генотипе доминантных генов, обусловливающих какой-либо признак, тем ярче этот признак выражается. У пшеницы красный цвет зерен определяется двумя генами: A_1, A_2. Неаллельные гены обозначены здесь одной буквой А(а), потому что определяют развитие одного признака. При генотипе $A_1A_1A_2A_2$ окраска зерен наиболее

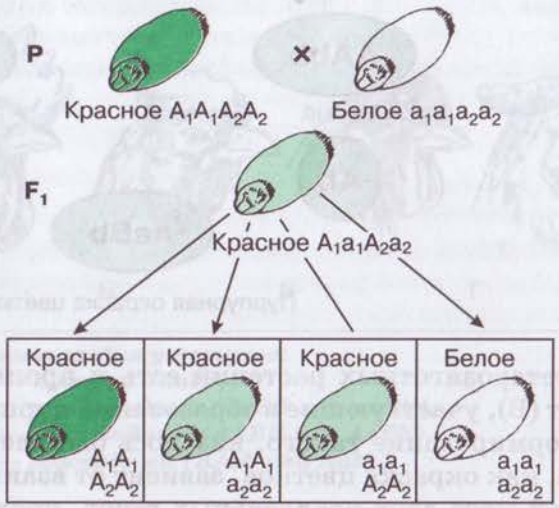


Рис. 9.7. *Наследование окраски зерна у пшеницы (полимерия)*

интенсивная, при генотипе $a_1a_1a_2a_2$ они имеют белый цвет. В зависимости от числа доминантных генов в генотипе можно получить все переходы между интенсивно красной и белой окраской (рис. 9.7).

Количество пигмента в коже человека также зависит от числа доминантных неаллельных генов, действующих в одном направлении. По типу такого взаимодействия наследуются многие хозяйственно ценные признаки животных и растений: содержание сахара в корнеплодах, длина колоса, длина початка кукурузы, плодовитость животных и др.

Таким образом, многие признаки развиваются при взаимодействии нескольких пар генов — полимерных, действующих в одном направлении.

Часто встречаются и ситуации, когда один ген определяет развитие нескольких признаков и свойств организмов. Такое явление получило название *плейотропии* (от греч. pleion — многочисленный, tropos — направление). Так, например, у человека известен ген, определяющий одновременно развитие дефекта ногтей и коленной чашечки. У мышей встречается мутантный ген, вызывающий недоразвитие всех костей, и т. д. В основе плейотропного действия генов лежит его раннее проявление в онтогенезе.

Итак, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов, т. е. от *генотипической среды*.

Summary

Genotype of organism is the system of interacting genes. Signs and properties of the individual are the result of interaction between both allelic (dominance, incomplete dominance, codominance, superdominance) and non-allelic (appearance of new features, complementation, epistasis and polymery) genes. Besides, some complexes of features can be the result of activity of one gene.

Опорные точки

1. **Генотип представляет собой систему взаимодействующих генов организма.**
2. **Аллельные гены взаимодействуют между собой по принципу полного и неполного доминирования, а также другими способами.**
3. **Некоторые гены могут оказывать влияние на проявление многих признаков, проявляя плейотропное действие.**

Вопросы для повторения и задания

1. Какие из исследованных Г. Менделем признаков гороха наследуются как доминантные?
2. Приведите примеры влияния генов на проявление других, неаллельных генов.
3. Как взаимодействуют между собой различные варианты генов, входящие в серию множественных аллелей?
4. Охарактеризуйте формы взаимодействия неаллельных генов.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Неполное доминирование Incomplete dominance	**А.** Явление, при котором один ген препятствует проявлению генов другой аллельной пары. The phenomenon, when one gene suppresses the display of genes from the other allelic pair.
2. Кодоминирование Codominance	**Б.** Совместное действие нескольких пар аллельных генов в определении развития одного признака или свойства. Combined action of several pairs of allelic genes in determination of development of one sign or property.
3. Комплементарность Complementation	**В.** Воздействие одного гена на проявление нескольких признаков. Influence of a gene on the development of several features.
4. Эпистаз Epistasis	**Г.** Дополнение одним геном действия другого неаллельного гена. Additional influence of one gene on activity of another non-allelic gene.
5. Полимерия Polymery	**Д.** Явление совместного и полного проявления двух аллельных генов в гетерозиготном организме. A phenomenon of complete activity of both allelic genes in heterozygotic organism.

6. Плейотропия Pleiotropy	**Е.** Форма взаимодействия аллельных генов, при которой доминантный ген не полностью подавляет проявление рецессивного гена. The type of interaction between allelic genes, when the dominant gene is incompletely suppressing activity of recessive one.

Вопросы для обсуждения

От чего зависит разнообразие генофонда вида? Приведите примеры взаимодействия аллельных генов в сериях множественных аллелей.

Как сказывается на структурно-функциональной организации время вступления гена в действие в ходе онтогенеза?

Каким образом определяется наследование количественных признаков у живых организмов?

Обзор изученного материала главы 9

Основные положения

Первые попытки экспериментального решения проблем, связанных с передачей признаков из поколения в поколение, предпринимались уже в XVIII в.

Честь открытия количественных закономерностей наследования признаков принадлежит чешскому ученому Грегору Менделю. Метод Менделя получил название гибридологического.

Скрещивание двух организмов называют гибридизацией; потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью называют гибридным, а отдельную особь — гибридом.

При скрещивании двух организмов, относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных

признаков, все первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей (первый закон Менделя).

Множественный аллелизм характеризует разнообразие генофонда (генофонд — совокупность всех вариантов каждого из генов, входящих в состав генотипов определенной группы особей или вида в целом), т. е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

При скрещивании двух потомков первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1 (второй закон Менделя).

Закон чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из каждой аллельной пары.

При скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях (третий закон Менделя).

Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.

У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, развивается женский организм. Если же в яйцеклетку проникает сперматозоид, содержащий Y-хромосому, развивается мужской организм.

Генотип — это система взаимодействующих генов. Взаимодействуют друг с другом как аллельные, так и неаллельные гены, расположенные в различных локусах одних и тех же и разных хромосом.

Проблемные области

Чем можно объяснить явление кодоминирования при наследовании групп крови у человека?

Каким образом сверхдоминирование определяет явление гибридной силы у гетерозигот — гетерозиса?

Прикладные аспекты

Как можно использовать в практической деятельности явление гетерозиса?

Каким образом знание о полимерном действии генов возможно применить в малом производственном сельском хозяйстве?

Задания

Составьте родословную собственной семьи, отмечая признаки и свойства, наиболее характерные для ваших родственников.

Проанализируйте признаки и свойства растений на вашем приусадебном участке и ваших домашних животных, выявите доминантные и рецессивные признаки и свойства.

Глава 10

Закономерности изменчивости

Когда мы сравниваем между собой... разновидности... наиболее древних наших домашних животных или культурных растений, — нас прежде всего поражает то обстоятельство, что они различаются между собой более, чем представители одного и того же вида в естественном состоянии.

Ч. Дарвин

В этой главе рассказывается об изменчивости — одном из важнейших свойств живых организмов, качестве, благодаря которому отдельные организмы не похожи друг на друга. Изменчивость, в частности наследственная, является основой для естественного отбора и эволюции организмов. Вы узнаете свойства мутационной и комбинативной изменчивости, познакомитесь со значением модификаций. Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость отражает взаимосвязь организма с внешней средой. Различают наследственную, или генотипическую, и ненаследственную, или модификационную, изменчивость.

10.1. Наследственная (генотипическая) изменчивость

К наследственной изменчивости относят такие изменения признаков организма, которые определяются генотипом и сохраняются в ряду поколений. Иногда это крупные, хорошо заметные изменения, например коротконогость у овец (рис. 10.1), отсутствие оперения у кур (рис. 10.2, 10.3), раздвоенные пальцы у кошек, отсутствие пигмента (альбинизм), короткопалость у человека (рис. 10.4). Вследствие внезапных изменений, стойко передающихся по наследству, возникли карликовый сорт душистого горошка, растения с махровыми цветками. Чаще же это мелкие, едва заметные уклонения от нормы. Наследственные изменения генетического материала называют *мутациями*.

Дарвин называл наследственную изменчивость *неопределенной, индивидуальной* изменчивостью, подчеркивая тем самым ее случайный, ненаправленный характер и относительную редкость возникновения.

Мутационная изменчивость. Мутации возникают вследствие изменения структуры гена (т. е. последовательности нуклеотидов в ДНК) или хромосом и служат единственным источником генетического разнообразия внутри вида. Благодаря постоянному мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие *резерв наследствен-*



Рис. 10.1. *Анконская мутация у овец. Справа и в центре — коротконогие баран и овца, слева — овца с нормальными ногами*



Рис. 10.2.
Нормальный цыпленок **(А)** *и мутантный, лишенный оперения* **(Б)**

Рис. 10.3.
Доминантная мутация — отсутствие оперения на шее у петуха

ной изменчивости. Однако бесконечное разнообразие живых организмов, уникальность каждого генотипа обусловлена *комбинативной* изменчивостью — перегруппировкой хромосом в процессе полового размножения и участков хромосом в процессе кроссинговера. При этом типе изменчивости структура самих генов и хромосом остается такой же, но меняются сочетания наследственных задатков и характер их взаимодействия в генотипе.

Классификация мутаций. Мутации можно объединять в группы — классифицировать по характеру проявления, по месту или по уровню их возникновения. Принципиальной разницы между мутациями, отнесенными к той или иной группе, нет, так как их объединяют исходя из соображений удобства.

Мутации по характеру проявления бывают *доминантными* и *рецессивными* (рис. 10.3). Большинство из них рецессивны и не проявляются у гетерозигот. Это обстоятельство очень важно для существования вида. Мутации оказываются, как правило, вредными, поскольку вносят нарушения в тонко сбалансированную систему биохимических превращений. Обладатели вредных доминантных мутаций,

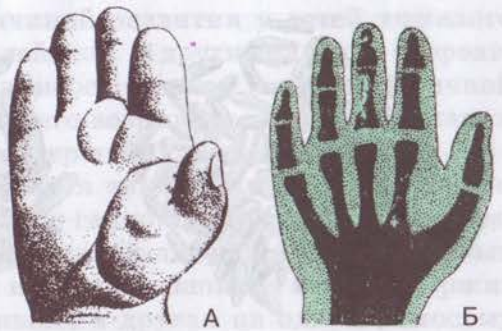


Рис. 10.4.
Брахидактилия у человека:
А *— внешний вид руки,*
Б *— рентгенограмма, показывающая, что короткопалость обусловлена слиянием двух фаланг пальцев*

сразу же проявляющихся в гомо- и гетерозиготном организме, часто оказываются нежизнеспособными и погибают на самых ранних этапах онтогенеза.

При изменении условий внешней среды, в новой обстановке, некоторые ранее вредные рецессивные мутации, составляющие резерв наследственной изменчивости, могут оказаться полезными, и носители таких мутаций получают преимущество в процессе естественного отбора.

Мутации нередко понижают жизнеспособность (рис. 10.5) или плодовитость. Мутации, резко снижающие жизнеспособность, частично или полностью останавливающие развитие, называют *полулетальными,* а несовместимые с жизнью — *летальными.* У человека к таким мутациям относится рецессивный ген гемофилии, причем у мужчин он носит полулетальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными.

Мутации подразделяют по месту их возникновения. Мутация, возникшая в половых клетках, не влияет на признаки данного организма, а проявляется только в следующем



Рис. 10.5.
Пример вредного действия мутаций. «Ползающие» куры, гетерозиготные по мутантному гену, испытывают трудности при передвижении



Рис. 10.6. *Семена ржи. Слева — диплоидный сорт (2n=14), справа — тетраплоидный сорт (4n=28)*

поколении. Такие мутации называют *генеративными*. Если изменяются гены в соматических клетках, такие мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении. Но при бесполом размножении, если организм развивается из клетки или группы клеток, имеющих изменившийся — мутировавший — ген, мутации могут передаваться потомству. Такие мутации называют *соматическими*. В растениеводстве соматические мутации используются для выведения новых сортов культурных растений. Пример соматической мутации у млекопитающих — изредка встречающееся черное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец.

Мутации классифицируют и по уровню их возникновения

1. Изменения, обусловленные заменой одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена, называют *генными* или *точковыми* мутациями. Они влекут за собой изменения структуры строения белков, заключающиеся в появлении новой последовательности аминокислот в полипептидной цепи, и, как следствие, изменения функциональной активности белковой молекулы.

2. Изменения структуры хромосом называют *хромосомными* мутациями. Эти мутации могут возникать вследствие утраты части хромосомы. Если в утраченный участок входят жизненно важные гены, то такая мутация может привести организм к гибели. Потеря небольшой части 21-й хромосомы

у человека служит причиной развития у детей тяжелого заболевания — острого лейкоза. В других случаях оторвавшийся участок может присоединиться к негомологичной хромосоме, в результате чего возникает новая комбинация генов, изменяющая характер их взаимодействия.

3. К мутациям относятся также изменения кариотипа, кратные или некратные гаплоидному числу хромосом. Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая на одну хромосому больше, чем в нормальном гаплоидном наборе — *анэуплоидия*. Слияние с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида. В таких случаях нарушение генного баланса сопровождается нарушением развития. Известный пример — болезнь Дауна у человека, причина которой — присутствие в кариотипе трех хромосом 21-й пары.

У простейших и у растений часто наблюдается увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору. Такое изменение хромосомного набора носит название *полиплоидии*. Степень ее бывает различной. У простейших число хромосом может увеличиваться в несколько сотен раз. Широко распространена полиплоидия у высших растений. С увеличением числа хромосомных наборов в кариотипе возрастает надежность генетической системы, уменьшается опасность снижения жизнеспособности в случае мутации. Полиплоидия нередко повышает жизнеспособность, плодовитость и другие жизненные свойства. В растениеводстве этим пользуются, искусственно получая полиплоидные сорта культурных растений, которые отличаются высокой продуктивностью (рис. 10.6). У высших животных, например у млекопитающих, полиплоидия встречается лишь в некоторых тканях, например в клетках печени.

Свойства мутаций

1. Мутации возникают внезапно, скачкообразно.

2. Мутации наследственны, т. е. стойко передаются из поколения в поколение.

3. Мутации случайны и ненаправленны — мутировать может любой ген, вызывая изменение как незначительных, так и жизненно важных признаков.

4. Одни и те же мутации могут возникать повторно.

5. По своему проявлению мутации могут быть полезными и вредными, доминантными и рецессивными.

Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, но в большинстве случаев эти причины неизвестны. Мутации связаны с изменениями во внешней среде. Это убедительно доказывается тем, что путем воздействия внешними факторами удается резко повысить их число.

Впервые в опыте резкое повышение частоты наследственных изменений было получено с помощью рентгеновских лучей. Под их влиянием число возникающих мутаций удалось повысить более чем в 150 раз. Экспериментально мутации вызваны у самых разных организмов: от бактерий и вирусов до цветковых растений и млекопитающих. Кроме лучей рентгена и других форм ионизирующей радиации мутации могут быть обусловлены химическими и физическими воздействиями: температурой, изменением газового режима, влажности и т. п. Влияния, затрагивающие процессы обмена веществ, особенно синтез ДНК, оказывают действие и на мутационный процесс. Экспериментально вызываемые наследственные уклонения носят ненаправленный характер так же, как и естественные мутации. Получение мутаций имеет и практическое значение, так как повышает генетическое разнообразие внутри популяции или вида, создавая материал для искусственного отбора.

Комбинативная изменчивость. Изменчивость может быть обусловлена не только мутациями, но и сочетаниями отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определенных признаков и свойств организма. Такой тип изменчивости называют *комбинативной* наследственной изменчивостью.

Комбинативная изменчивость — источник бесконечно большого наследственного разнообразия, наблюдаемого у представителей любой систематической группы живых организмов. В основе возникновения различных комбинаций генов в генотипах организмов лежит половое размножение,

вследствие которого возникает огромное разнообразие форм организмов.

Когда же и как возникают новые комбинации генов?

Вспомним мейоз — процесс созревания при образовании половых клеток. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы обмениваются участками. Это первый уровень появления новых сочетаний генов при перекомбинации генов в группах сцепления вследствие кроссинговера. Впоследствии во время независимого расхождения гомологичных хромосом в первом и дочерних хромосом во втором делениях мейоза наблюдается фантастическое число комбинаций. Для человека, имеющего 46 хромосом, оно составляет 246 вариантов при учете только одной пары аллельных генов в каждой из двух гомологичных хромосом. Последний уровень проявления вновь образованных комбинаций можно наблюдать при слиянии половых клеток, принадлежащих разным организмам.

Все эти преобразования генома, не изменяя самих генов и хромосом, меняют характер взаимодействия генов, создавая бесчисленное множество уникальных генотипов.

Из анализа расщепления, независимого комбинирования генов, а также их взаимодействия видно, что в результате этих процессов могут возникать новые наследственные признаки, играющие существенную роль в эволюционном процессе, как механизм, обеспечивающий сочетание наиболее приспособительных признаков и свойств для выживания организмов.

Используется комбинативная изменчивость и в селекционной практике (см. главу 11).

Summary



Variation is a common property of all living systems and means, the ability of organisms to acquire new signs and qualities. Inherited variation is the appearance of features due to changes in the structure of hereditary material, i.e. mutations, or to recombinations of genes. Owing to inherited variation the genetic diversity of organisms is developed within the species, producing the material for natural selection.

Опорные точки

1. **Изменчивость представляет собой всеобщее свойство живых организмов приобретать новые признаки и свойства.**
2. **Мутациями называют изменения структуры наследственного материала на разных уровнях его организации.**
3. **Комбинативная изменчивость приводит к образованию уникальных генотипов.**

Вопросы для повторения и задания

1. Какие формы изменчивости вам известны?
2. Приведите классификацию мутаций по уровню изменений наследственного материала.
3. Что такое полиплоидия и каково ее значение?
4. Перечислите свойства мутаций.
5. На каких уровнях возникают новые комбинации генов?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Изменчивость **Variability**	А. Изменения струтуры ДНК в пределах гена. Changes of DNA structure within a gene.

2. Наследственная изменчивость **Hereditary variability**	Б. Возникновение новой комбинации генов в генотипе. Appearance of new combinations of genes in a genotype.
3. Генные мутации **Gene mutations**	В. Изменения структуры хромосом. Changes of chromosome structure.
4. Хромосомные мутации **Chromosome mutations**	Г. Способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. The ability of living organisms to acquire new signs and properties.
5. Геномные мутации **Genome mutations**	Д. Приобретение новых признаков и свойств на основе изменения наследственного материала. Acquisition of new features and properties on the basis of changes in hereditary material.
6. Комбинативная изменчивость **Combinative variation**	Е. Изменения числа хромосом в кариотипе. Changes in the number of chromosomes in a caryotype.

Вопросы для обсуждения

Как вы понимаете формирование резерва наследственной изменчивости?

С помощью каких воздействий можно повысить частоту мутаций?

Приведите примеры комбинативной изменчивости, вытекающие из закономерностей наследования признаков, выявленных Г. Менделем.

10.2. Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость)

На проявление гена значительное влияние оказывают другие гены, т. е. выражение гена в виде признака зависит от генотипической среды. На развитие признака влияют и регуляторные системы организма, в первую очередь эндокринная. Такие признаки у петухов, как яркое оперение, большой гребень, характер пения и тембр голоса, обусловлены действием мужского полового гормона. Введение же петухам женских половых гормонов включает гены, обусловливающие синтез в печени белков, входящих в состав желтка яйцеклетки. В норме эти гены «работают» только у кур. Следовательно, внутренняя среда организма также оказывает сильное влияние на проявление генов в форме признака.

Каждый организм развивается и обитает в определенных внешних условиях, испытывая на себе действие факторов внешней среды — колебаний температуры, освещенности, влажности, количества и качества пищи, а также вступает во взаимоотношения с другими организмами. Все эти

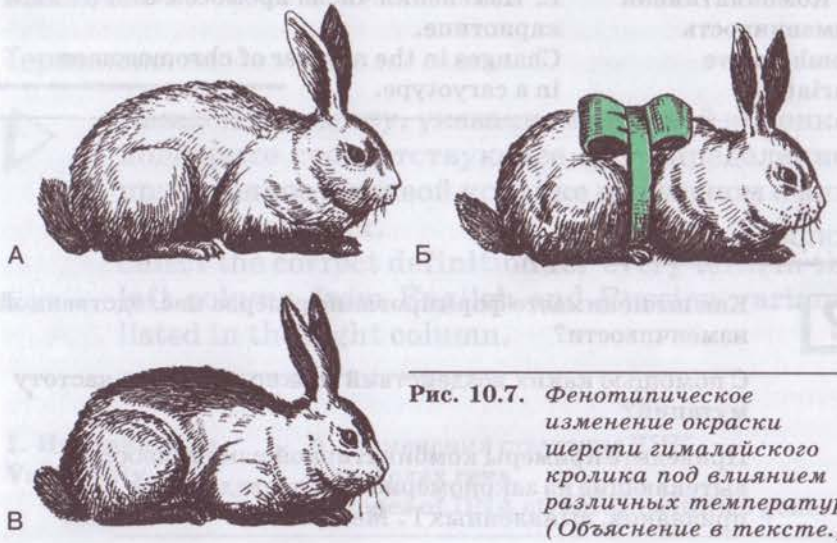


Рис. 10.7. *Фенотипическое изменение окраски шерсти гималайского кролика под влиянием различных температур. (Объяснение в тексте.)*

факторы могут изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т. е. их фенотип. В этом параграфе будет рассмотрена изменчивость признаков, вызванная действием внешних по отношению к организму условий среды.

Если у гималайского кролика (рис. 10.7, А) на спине выщипать белую шерсть и поместить его в холод (или наложить холодную повязку) (рис. 10.7, Б), на этом месте вырастет черная шерсть (рис. 10.7, В). Если черную шерсть удалить и наложить теплую повязку, вырастет белая шерсть. При выращивании гималайского кролика при температуре 30 °С вся шерсть у него будет белая. У потомства двух таких белых кроликов, выращенного в нормальных условиях, будет обычное распределение пигмента.

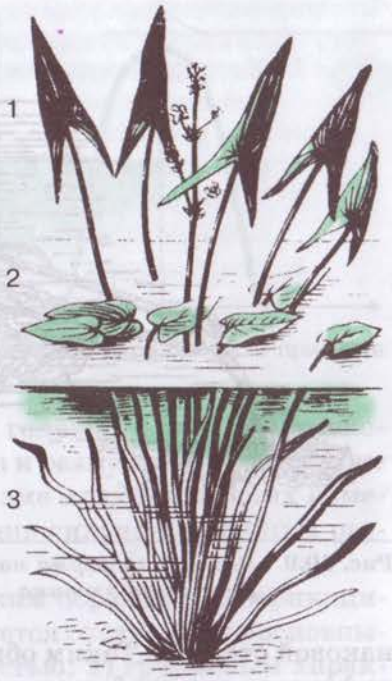


Рис. 10.8. *Стрелолист образует разные по форме листья при развитии в воздушной среде (1), на поверхности воды (2) и в воде (3)*

Таким образом, *изменения признаков, вызванные действием факторов внешней среды, не наследуются.*

Отметим еще одну особенность изменчивости, вызванную факторами внешней среды. Листья растения стрелолиста (рис. 10.8) или водяного лютика (рис. 10.9) имеют разную форму в зависимости от того, находятся ли они в воде или в воздушной среде. У всех стрелолистов в воде будут длинные тонкие листья, а у всех лютиков — изрезанные. Точно так же под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар — накопление в коже гранул пигмента меланина, хотя и в неоди-

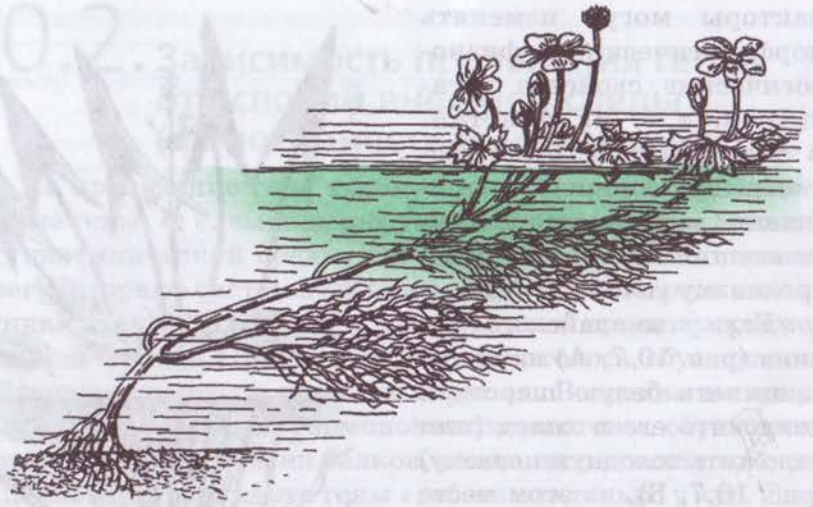


Рис. 10.9. *Различная форма надводных и подводных листьев у водяного лютика*

наковой степени. Таким образом, на действие определенного фактора внешней среды каждый вид организмов реагирует специфически, и реакция (в форме изменения признака) оказывается сходной у всех особей данного вида. Это обстоятельство позволило Ч. Дарвину назвать ненаследственную изменчивость *групповой* или *определенной*. Вместе с тем изменчивость признака под влиянием условий внешней среды не беспредельна.

Если рассмотреть проявление какого-либо признака в группе организмов, то можно заметить, что степень его выраженности различна у разных организмов. Однако бóльшая часть особей будет обладать средними значениями изучаемого признака или свойства и, чем дальше отклонения от средней нормы, тем меньшее число особей будет обладать такими отличиями. Степень варьирования признака или, другими словами, пределы модификационной изменчивости, называют *нормой реакции* (рис. 10.10). Широта нормы реакции обусловлена генотипом и зависит от важности признака в жизнедеятельности организма — в конечном счете от естественного отбора. Узкая норма реакции свойственна таким при-



Рис. 10.10. *Кривая нормы реакции: а—б — пределы модификационной изменчивости, в — средняя норма*

знакам, как размеры сердца или головного мозга; у насекомоопыляемых растений — форма и размеры цветка. В то же время количество жира в организме млекопитающих изменяется в широких пределах, очень сильно изменчивы размеры листьев растений.

Свойства модификаций. Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: 1) ненаследуемостью; 2) групповым характером изменений; 3) соотнесением изменений действию определенного фактора среды; 4) обусловленностью пределов изменчивости генотипом (это означает, что хотя направленность изменений одинакова, степень изменений у разных организмов различна).

Summary

Acquisition of new signs and properties under the immediate influence of environmental factors is called phenotypic or environmental variation. They are usually observed in a group of organisms, affected by similar environmental factors, are not inherited, and their scales depend on the genetically determined limits of variation. Due to phenotypic variation the pressure of natural selection in the population decreases and the organisms have an opportunity to adapt to changing environmental conditions.

Опорные точки

1. **Модификационная изменчивость представляет собой способность организмов приобретать признаки под непосредственным воздействием факторов окружающей среды.**
2. **Модификации не затрагивают структуру наследственного материала.**
3. **Возможность изменений того или иного признака под действием фактора среды определяется генотипом организма.**

Вопросы для повторения и задания

1. Приведите примеры влияния среды на проявление признака.
2. Приведите примеры, доказывающие ненаследуемость изменений признака, вызванных действием условий внешней среды.
3. Почему ненаследственную изменчивость называют групповой или определенной?
4. Что такое норма реакции?
5. Укажите свойства модификаций.
6. Сравните свойства мутаций и модификаций.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология

Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Модификационная изменчивость **Environmental variation**	**А.** Графическое выражение изменчивости признака, отражающее размах вариаций и частоту встречаемости отдельных вариантов. A graphic image of variation for a feature, showing the limits of variability and frequency distribution of separate variants.
2. Вариационный ряд **Variation row**	**Б.** Пределы модификационной изменчивости; крайние значения вариационной кривой. The limits of environmental variation, i.e. the extreme meanings of the variation curve.
3. Вариационная кривая **Variation curve**	**В.** Приобретение новых признаков и свойств в результате непосредственного воздействия факторов среды на развитие признака, не затрагивающего генотип. Acquisition of new signs and properties under the direct environmental influence, that is not connected with changes in genotype.
4. Норма реакции **Reaction norm**	**Г.** Ряд измечивости конкретного признака, слагающийся из отдельных вариант, расположенных в порядке нарастания или убывания выраженности признака. A row of different types of development for a certain feature, that is combined from separate variants in decreasing or increasing order.

Вопросы для обсуждения

? Как отражается влияние факторов окружающей среды на проявлении качественных и количественных признаков?

В чем может заключаться биологическое значение преобразования фенотипа под действием факторов среды без изменений генотипа?

Как широта нормы реакции может влиять на приспособление к конкретным условиям обитания?

Обзор изученного материала главы 10

Основные положения

Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость отражает взаимосвязь организма с внешней средой.

Различают наследственную, или генотипическую, и ненаследственную, или модификационную, изменчивость.

Мутационная изменчивость заключается в нарушениях структуры генов, хромосом или в изменении числа хромосом в кариотипе.

Благодаря постоянному мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие резерв наследственной изменчивости.

Мутации случайны и ненаправленны, бывают генеративными и соматическими; по характеру проявления различают доминантные и рецессивные, а по значению — полезные и вредные мутации.

Комбинативной наследственной изменчивостью называют сочетания отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определенных признаков и свойств организма.

Комбинативная изменчивость обусловливает появление новых наследственных признаков, играющих существенную роль в эволюционном процессе.

Изменения признаков и свойств организмов, происходящие под непосредственным влиянием факторов среды и не затрагивающие генотип, называются модификациями. Такие изменения признаков не наследуются.

Степень варьирования признака — пределы модификационной изменчивости — называют нормой реакции.

Модификационная изменчивость характеризуется: ненаследуемостью, групповым характером изменений, соотнесением изменений действию определенного фактора среды, обусловленностью пределов изменчивости генотипов.

Проблемные области

В чем заключаются различия в наследовании соматических и генеративных мутаций? Каково их значение для отдельного организма и целого вида?

Какие механизмы могут лежать в основе появления мутаций у живых организмов?

В чем заключаются принципы классификации наследственной изменчивости?

Прикладные аспекты

Как индуцированные мутации, вызываемые в лабораторных условиях, можно использовать для получения нужных человеку признаков у микроорганизмов?

Какие факторы окружающей среды могут активизировать мутационный процесс у живых организмов, обитающих в природных условиях?

Каким образом могут быть закреплены вновь возникшие в результате комбинативной изменчивости ценные признаки и свойства?

Задания

Приведите примеры генных, хромосомных и геномных мутаций у животных и растений.

Приведите примеры признаков, характеризующихся широкой и узкой нормой реакции. Объясните, как они влияют на приспособление организмов к среде обитания.

Глава 11

Основы селекции

Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм других видов и родов.

Академик Н. И. Вавилов

Практическое воплощение законов наследственности и изменчивости нашло отражение в селекции животных, растений и микроорганизмов как способа выведения полезных для человека пород и сортов организмов. В этой главе вы познакомитесь с методами селекционной практики и некоторыми результатами работы ученых, узнаете о приемах, используемых в биотехнологии.

Селекция (от лат. selectio — отбор) представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений. Вместе с тем под селекцией понимают и сам процесс изменения живых организмов, осуществляемый человеком для своих потребностей.

В процессе становления человека как вида ему пришлось не только защищаться от диких зверей, устраивать убежища и т. п., но и обеспечивать себя пищей. Поиск съедобных растений и охота — не очень надежные источники пищи, и голод был постоянным спутником первобытных людей. Естественный отбор на интеллект и развитие общественных отношений в первобытном людском стаде создали возможность организации искусственной среды обитания для человека, уменьшающей его зависимость от природных условий. Одним из крупнейших достижений человека на заре его развития стало создание постоянного источника продуктов питания путем одомашнивания диких животных и возделывания растений.

11.1. Создание пород животных и сортов растений

Возникновение новых пород домашних животных и сортов культурных растений стало возможно вследствие существования у диких видов комбинативной наследственной изменчивости как результата полового размножения и отбора, применяемого человеком. Животные и растения, выведенные человеком, имеют общие черты, резко отличающие их от диких видов. У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для существования в естественных условиях, но полезные для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 и более яиц в год лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не может насиживать. Можно привести множество подобных примеров, относящихся не только к хозяйственно полезным признакам, но и к декоративным — у голубей, бойцовых петухов, некоторых пород собак.

11.1.1. Разнообразие и продуктивность культурных растений

Все современные домашние животные и возделываемые человеком растительные культуры произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*. Оно началось, по-видимому, со случайного выращивания молодняка диких животных. Некоторые оказались способными существовать в контакте с человеком и начали размножаться в созданных для них условиях. Этот процесс широко известен уже 6—8 тыс. лет. Именно в это время человек вовлек в культуру большинство животных и растений, используемых и поныне.

Размеры и продуктивность культурных растений выше, чем у родственных диких видов, но вместе с тем они лишены средств защиты от поедания: горьких или ядовитых веществ, шипов, колючек. Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей человека создаются все новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами. Разработка теории и методов создания и совершенствования пород животных и сортов растений представляет предмет селекции. Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и возделываемых растений, происходящей под направляющим влиянием человека.

11.1.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений

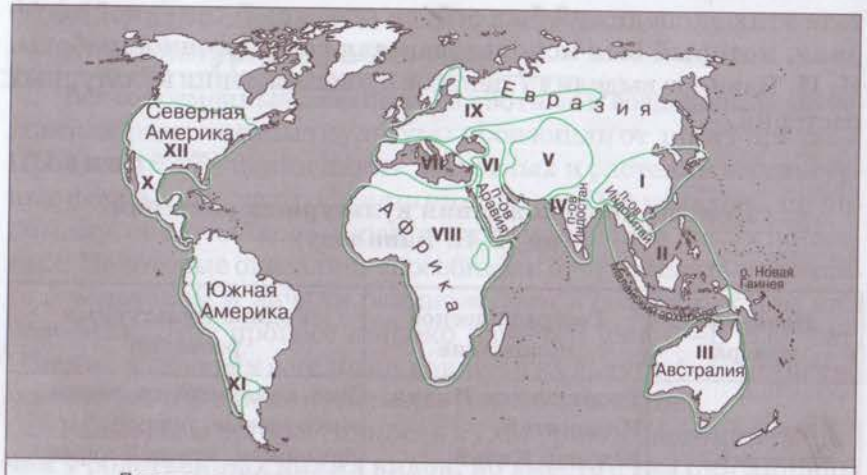
Успех селекционной работы зависит главным образом от генетического разнообразия исходной группы растений или животных. Между тем генофонд существующих пород животных или сортов растений, естественно, менее разнообразен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому при выведении новых сортов растений и пород животных очень важны поиски и выявление полезных признаков у диких предков.

С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений Н. И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как в пределах территории нашей страны, так и во многие зарубежные страны. В результате этих экспедиций был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Н. И. Вавилов выделил 7 центров происхождения культурных растений.

Таблица 11.1

Центры происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову)

Название центра	Географическое положение	Родина культурных растений
Южно-азиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, черный перец и др. (50% культурных растений)
Восточно-азиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня, редька и др. (20% культурных растений)
Юго-западно-азиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, чеснок, виноград, абрикос, груша и др. (14% культурных растений)
Средиземно-морский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, клевер, чечевица, кормовые травы (11% культурных растений)
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, длинноволокнистый хлопчатник, какао, тыква, табак
Южно-американский	Южная Америка вдоль западного побережья	Картофель, ананас, хинное дерево



Первичные центры происхождения культурных видов растений:

I — Китайско-Японский
II — Индонезийско-Индокитайский
III — Австралийский
IV — Индостанский
V — Среднеазиатский
VI — Переднеазиатский
VII — Средиземноморский
VIII — Африканский
IX — Европейско-Сибирский
X — Центральноамериканский
XI — Южно-Американский
XII — Северо-Американский

Рис. 11.1. *Первичные центры происхождения культурных видов растений*

Начатая Н. И. Вавиловым работа была продолжена другими ботаниками; после ряда уточнений в настоящее время насчитывается 12 первичных центров происхождения культурных растений (рис. 11.1).

Центры происхождения культурных растений, как показывают археологические исследования, тесно связаны с районами одомашнивания животных. Такие регионы получили название *центров доместикации* (от лат. domesticus — домашний). Многочисленные зоологические исследования подтвердили, что для каждого вида домашних животных, несмотря на обилие пород, существует, как правило, один дикий предок.

11.1.3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

На основе изучения богатейшего коллекционного материала Н. И. Вавиловым были сделаны важные обобщения, послужившие крупным вкладом в теорию селекции.

Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: *«Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство»*.

На примере семейства злаковых Н. И. Вавилов показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, черная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других за исключением овса, проса и пырея, удлиненная форма зерна — у всех изученных видов. У животных также наблюдаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Некоторые наследственные заболевания и уродства, встречающиеся у человека, отмечены и у некоторых животных. Животных с такими болезнями используют в качестве модели для изучения дефектов у человека. Например, катаракта глаза бывает у мышей, крыс, собак, лошадей; гемофилия — у мыши и кошки; диабет у крысы; врожденная глухота — у морской свинки, мыши, собаки и т. д. То, что сходные, наследственно обусловленные нарушения жизнедеятельности встречаются у представителей разных видов одного и того же класса — класса млекопитающих, убедительно подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Появление сходных мутаций объясняется общно-

стью происхождения генотипов. В процессе возникновения новых видов от одного предка различия между ними устанавливаются только по части генов, обусловливающих успешное существование в конкретных условиях. Многие гены у видов, имеющих общее происхождение, остаются неизменными и при мутировании дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида дает основание для поисков сходных мутаций у родственных видов растений или животных.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости успешно используется в селекционной практике. Работа по созданию семенных коллекций сортов культурных растений и их дикорастущих предков, начало которой положил Н. И. Вавилов, в наше время продолжается. В нашей стране в настоящее время коллекция включает более 320 тыс. образцов, относящихся к 1041 виду растений. Сюда входят дикие виды, сородичи культурных растений, старые местные сорта, все лучшее и новое, что создано за последнее время усилиями селекционеров всех стран мира. Из мирового генофонда ученые выделяют генетические источники хозяйственно ценных признаков: урожайности, скороспелости, устойчивости к болезням и вредителям, засухоустойчивости, устойчивости к полеганию и др. Современные генетические методы дают возможность добиваться в селекции растений очень крупных успехов. Так, использование ценных генов дикого эфиопского ячменя позволило создать выдающийся по продуктивности сорт ярового ячменя Одесский 100.

Опорные точки

1. **Богатейший коллекционный материал собран Н. И. Вавиловым в различных районах мира. Его изучение позволило выявить родину и диких предков многих культурных растений.**
2. **Развитие идей Н. И. Вавилова позволило выделить 12 центров происхождения культурных растений.**

Вопросы для повторения и задания

1. Чем отличаются одомашненные и культурные организмы от диких?
2. Какое значение для селекции имеет знание центров происхождения культурных растений?
3. Изложите сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

11.2. Методы селекции растений и животных

Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

Породой и *сортом* (*чистой линией*) называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности. Каждой породе или сорту свойственна присущая ему норма реакции. Так, куры породы белый леггорн отличаются высокой яйценоскостью. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса практически не меняется. Фенотип (в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определенных условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приемами и т. д. необходимо иметь свои сорта и породы.

Все эти факторы необходимо учитывать при интенсивном сельскохозяйственном производстве, цель которого — максимальное производство продуктов питания при минимальных затратах средств на единицу продукции. Интенсификация сельского хозяйства стала актуальной задачей на-

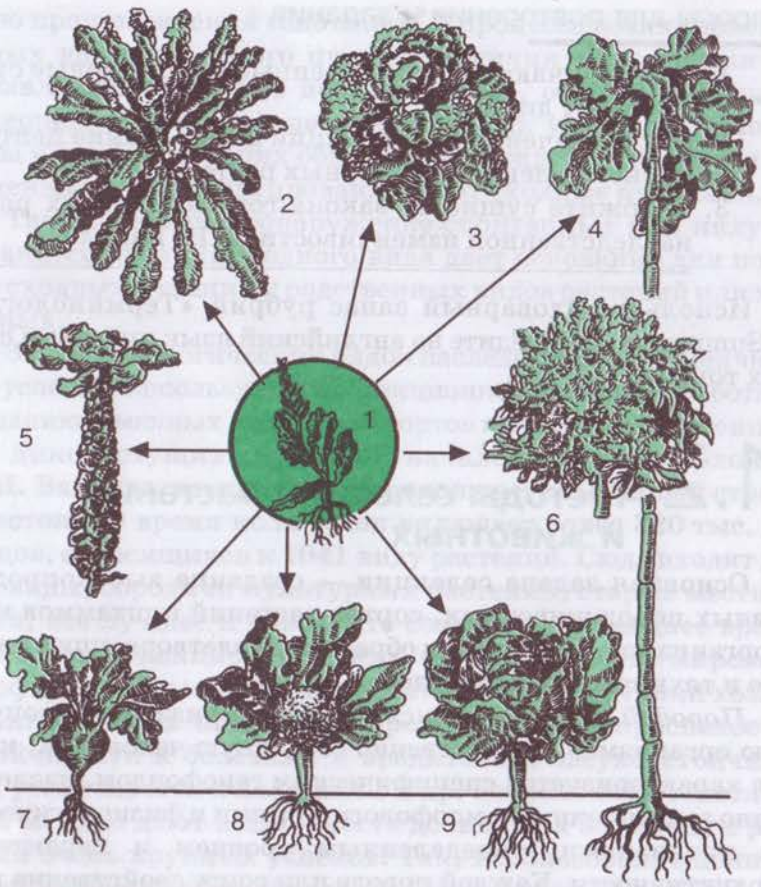


Рис. 11.2. *Культурные разновидности капусты и их дикий предок:*
1 — дикая однолетняя, 2 — лиственная, 3 — савойская, 4 — кормовая, 5 — брюссельская, 6 — брокколи, 7 — кольраби, 8 — цветная, 9 — кочанная

шего времени в связи с острой нехваткой продуктов питания в целых регионах мира. Особенно большое значение имеет дефицит ничем не заменимого белка, без которого невозможно нормальное развитие. Решается эта проблема разными способами, включающими совершенствование агротехники, подбор пород животных и сортов культурных растений, наиболее продуктивных в данных условиях, производство кормового белка для животных из нетрадиционных источников и т. д. К числу таких способов относится и широкое использование современных методов селекции.

11.2.1. Отбор и гибридизация

Основными методами селекции являются *отбор* и *гибридизация*. В растениеводстве по отношению к перекрестно опыляющимся растениям нередко применяется массовый отбор. При таком отборе в посеве сохраняют растения только с желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определенными признаками. Так были выведены сорта ржи (например, сорт Вятка). Сорт, получаемый этим способом, не является генетически однородным, и отбор время от времени приходится повторять.

Индивидуальный отбор сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Индивидуальный отбор приводит к выделению чистой линии — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов. Путем отбора были выведены многие ценные сорта культурных растений (рис. 11.2, 11.3).

Для внесения в генофонд создаваемого сорта растений или породы животных ценных генов и получения оптимальных комбинаций признаков применяют *гибридизацию* с последующим *отбором*. Так, некий сорт пшеницы может иметь прочный стебель и быть устойчивым к полеганию, но в то же время легко поражается ржавчиной. Другой же сорт, с тонкой и слабой соломиной, устойчив к ржавчине. При скрещивании этих двух пшениц в потомстве обнаруживаются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и к ржавчине. Такие гибриды

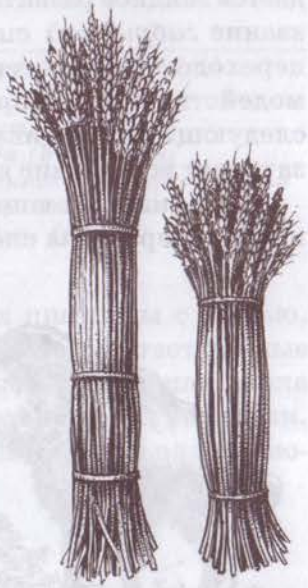


Рис. 11.3. *Низкостебельный сорт пшеницы с улучшенными качествами клейковины и исходный сорт*

отбирают и используют для посева. В животноводстве трудно получить массовый материал для отбора из-за малого числа потомков, поэтому широко используется индивидуальный отбор с тщательным учетом хозяйственно полезных признаков и гибридизации. У сельскохозяйственных животных проводят или близкородственное скрещивание с целью перевода большинства генов породы в гомозиготное состояние, или неродственное скрещивание между породами или видами. Неродственное скрещивание имеет целью комбинации нескольких полезных признаков. Такое скрещивание при последующем строгом отборе приводит к улучшению свойств породы (рис. 11.4).

При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также при межвидовых скрещиваниях в первом поколении гибридов повышается жизнеспособность и наблюдается мощное развитие (рис. 11.5). Это явление получило название *гибридной силы* или *гетерозиса*. Оно объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает вследствие выщепления гомозигот.

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 20-х годов советскому генетику Г. Д. Карпеченко при скрещивании редьки и капусты. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки.



Рис. 11.4. *Селекция у животных:*
А — *европейский кабан — представитель одного из видов, давшего начало породам домашних свиней,*
Б — *матка крупной йоркширской породы*

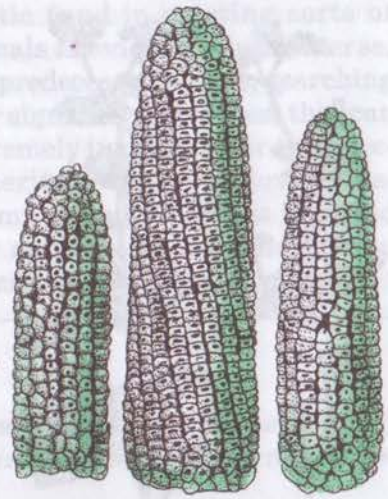


Рис. 11.5. *Гетерозис по продуктивности гибрида (в центре), полученного от скрещивания двух различных линий кукурузы (рядом)*

Академику Н. В. Цицину удалось создать гибрид пшеницы с пыреем. На основе этого гибрида был выведен новый сорт пшеницы зернокормовой, который дает за три укоса в сезон до 300—450 ц/га зеленой массы. Методами отдаленной гибридизации получена новая зерновая и кормовая культура — гибрид пшеницы с рожью. Этот гибрид, названный тритикале, удачно сочетает ценные признаки пшеницы и ржи, давая высокие урожаи зерна и зеленой массы с высокими питательными качествами. Н. В. Цицину удалось получить этим способом и ряд кормовых культур.

11.2.2. Искусственный мутагенез

Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, возникают очень редко. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при воздействии *мутагенов*. К ним относятся некоторые химические вещества, а также ультрафиолетовое и рентгеновское излучение.



Рис. 11.6.
Растения тетраплоидной (4n=32) и диплоидной (2n=16) гречихи; листья тетраплоидов крупнее

Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК и служат причиной резкого возрастания частоты мутаций. Наряду с вредными мутациями нередко обнаруживаются и полезные, которые используются учеными в селекционной работе.

В качестве примеров можно привести полученные путем искусственного мутагенеза высокопродуктивные сорта ярового и озимого ячменя — важнейшей зернофуражной культуры в нашей стране и сорт яровой пшеницы Новосибирская 67, высеиваемой на большой площади. Таким путем удалось вывести также штаммы бактерий и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты — витамины, антибиотики.

Путем воздействия мутагенами в растениеводстве получают и полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ (см. рис. 10.6). Широко распространены полиплоидные сорта клевера, сахарной свеклы, турнепса, ржи, гречихи (рис. 11.6), масличных растений.

Summary



The success of artificial selection is mostly determined by genetic diversity in the initial group of animals or plants. Meanwhile, genetic fund in existing sorts of plants and breeds of animals is evidently less diverse, than in their natural wild predecessors. Thus, searching in wild organisms for their signs and properties, that can be useful for a man, is extremely important for the selection. In this sphere the merits of N. I. Vavilov, a Russian scientist, are most important, as he has revealed the centres of origin for many cultivated plants and elaborated the main principles of artificial selection.

Опорные точки



1. **Селекция, по выражению Н. И. Вавилова, «представляет собой эволюцию, направленную волей человека».**
2. **Первые попытки одомашнивания животных относятся к глубокой древности.**
3. **Цель и задачи селекции — получение живых организмов с необходимыми человеку качествами.**

Вопросы для повторения и задания



1. Что называют породой, сортом?
2. Какие основные методы селекции вы знаете?
3. С какой целью в селекционной работе производят скрещивание?
4. Что такое гетерозис?
5. С какой целью в селекции применяются мутагены?
6. Назовите мутагенные факторы.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.

Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Центры происхождения растений **Centres of plant origin**	**А.** Экспериментальное получение мутаций при воздействии факторами окружающей среды (мутагенными факторами). Применяется в селекции микроорганизмов. Provoking of mutations in experiments under the influence of mutagenous factors, that is often used in selection of microorganisms.
2. Центры доместикации **Centres of domestication**	**Б.** Выделение из исходного материала группы особей, обладающих желаемыми признаками. Separation of a group of individuals with necessary features from a set of initial organisms.
3. Гибридизация **Hybridization**	**В.** Явление гибридной силы, возникающее в потомстве при межлинейной гибридизации и обусловленное, по-видимому, переходом большинства генов в гетерозиготное состояние. The phenomenon of "hybridous force", which appears in a posterity due to distant hybridization and is determined, as supposed, by the fact that most of genes become heterozygotic.
4. Массовый отбор **Mass selection**	**Г.** Выделение из исходного материала отдельных особей с желаемыми признаками и оставление их для размножения. Selection of separate individuals with desirable signs out of initial material and keeping them for breeding.

5. Индивидуальный отбор **Individual selection**	**Д.** Географические области, являющиеся родиной дикорастущих предков современных культурных растений. Geographic areas, considered to be native ones for wild predecessors of currently cultivated plants.
6. Мутагенез **Mutagenesis**	**Е.** Предполагаемые места одомашнивания животных. Supposed areas of domestication of wild animals.
7. Гетерозис **Heterosis**	**Ж.** Скрещивание особей — один из методов селекции, сочетаемый с последующим отбором. A cross-breeding of individuals that is one of the methods of artificial selection, combined with further choice of the best organisms.

Вопросы для обсуждения

? Что такое массовый отбор? Индивидуальный отбор? Расскажите, как они проводятся.

Какие межвидовые гибриды вам известны? Что вы можете рассказать об их признаках и свойствах?

Какими особенностями отличаются полиплоидные сорта культурных растений?

11.3. Селекция микроорганизмов

Микроорганизмы интенсивно используются в самых разнообразных технологических процессах. Продукты жизнедеятельности прокариот и одноклеточных эукариот с каждым годом все более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства, где используется ферментативная деятельность этих организмов (в основном грибов и бактерий): в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении многих молочных продуктов. В связи с этим развивается

промышленная микробиология и ведется интенсивная селекция новых штаммов микроорганизмов с повышенной продуктивностью веществ, необходимых человеку. Такие штаммы имеют большое значение для производства кормового белка, ферментных и витаминных препаратов, используемых в пищевой промышленности, медицине, животноводстве. Например, микроорганизмы применяют для получения витаминов B_2, B_{12}. Дрожжевые грибы, растущие на гидролизатах древесины или за счет потребления парафинов, служат источником кормового белка. В дрожжах содержится до 60% белков. Применение этих высокобелковых концентратов позволяет дополнительно получать до 1 млн т мяса в год. Важное значение в народном хозяйстве имеет производство с помощью микроорганизмов незаменимых аминокислот. Недостаток в пище этих соединений резко тормозит рост (см. рис. 7.13). В традиционных для животных кормах незаменимых аминокислот мало, и для нормального питания скота приходится увеличивать рационы. Добавление же 1 т полученной путем микробиологического синтеза аминокислоты — лизина — позволяет сэкономить десятки тонн фуража.

Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью называют *биотехнологией*. Биотехнология развивается чрезвычайно быстро. За последние 20 лет возник ряд совершенно новых производств, основанных на использовании различных бактерий и грибов. Кроме уже упомянутых приведем еще два примера, отражающих широкие перспективы биотехнологии в близком будущем.

Первый пример — использование микроорганизмов в металлургии. Обычная технология извлечения металлов из руд не позволяет широко использовать бедные или сложные по составу руды. В результате их переработки образуются огромные скопления отходов, в атмосферу выбрасываются ядовитые газы. Биотехнология металлов основана на способности бактерий окислять минералы и переводить металлы в растворимые соединения. При окислении бактериями сульфидных минералов большинство цветных металлов и редких элементов переходит в раствор. Таким путем во всем мире только медь получают в количестве сотен тысяч тонн в год, причем стоимость ее в 2—3 раза ниже, чем стоимость меди, добываемой традиционным путем. С помощью бактерий, извлекают из руды уран, золото и серебро, удаляют такую вредную примесь, как мышьяк.

Второй пример — использование способности микроорганизмов непрерывно синтезировать белки при благоприятных условиях. Ученые разработали способы внедрения в бактериальную клетку определенных генов, в том числе генов человека. Такие способы получили название *генной инженерии*. Бактериальная клетка синтезирует белок, кодируемый чужим для нее геном, в больших количествах. Так, при помощи кишечной палочки получают сейчас интерфероны — белки, подавляющие размножение вирусов, и инсулин, регулирующий уровень глюкозы в крови, гормон роста, а также другие биологически активные вещества и лекарственные препараты.

Перенос генов дает, кроме того, возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные признаки одних организмов другим.

Опорные точки



1. **Микроорганизмы широко используются в народном хозяйстве.**
2. **Цель генетической инженерии — получение клеток, в первую очередь бактериальных, способных в промышленных масштабах вырабатывать некоторые белки человека для нужд медицинской практики.**

Вопросы для повторения и задания



1. Какое значение для народного хозяйства имеет селекция микроорганизмов?
2. Приведите примеры промышленного получения и использования продуктов жизнедеятельности микроорганизмов.
3. Что такое биотехнология?
4. Что такое генная инженерия?

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

11.4. Достижения и основные направления современной селекции

В нашей стране достигнуты большие, а по некоторым культурам выдающиеся достижения в области селекции. В настоящее время выращивается около 5 тыс. сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. В большинстве случаев это высокоурожайные и ценные сорта, хорошо приспособленные к возделыванию в местных почвенно-климатических условиях различных зон нашей страны.

Путем сложной гибридизации географически отдаленных форм и индивидуального отбора академик П. П. Лукьяненко вывел высокопродуктивные сорта кубанской пшеницы: Безостая 1, Аврора, Кавказ. Академиком В. Н. Ремесло создан замечательный сорт озимой пшеницы Мироновская 808 , а затем еще более морозоустойчивые сорта Юбилейная 50, Харьковская 63 и др. Широкой известностью в нашей стране и за рубежом пользуются сорта яровой пшеницы, выведенные А. П. Шехурдиным и В. Н. Мамонтовой: Саратовская 29, Саратовская 36, Саратовская 210 и др., которые возделываются в Сибири, Казахстане, Поволжье и составляют более 50% ярового клина в нашей стране. Исключительную ценность среди этих сортов представляет Саратовская 29. Зерно этого сорта имеет отличные технологические качества и служит стандартом хлебопекарных качеств пшеницы. Большую ценность представляет сорт мягкой пшеницы Грекум 114, полученный Н. В. Циципым, и многие другие. Академик В. С. Пустовойт также методом скрещивания и индивидуального отбора создал на Кубани сорт подсолнечника, содержащий до 50—52% масла в семенах.

В практике улучшения плодово-ягодных культур особое место занимает **селекционная работа И. В. Мичурина**. Ученый брал родительские растения из отдаленных географических областей, скрещивая их между собой. Подобными методами были выведены такие ценные сорта, как груша Бере зимняя Мичурина (от скрещивания южного сорта груши Бере Рояль и дикой уссурийской груши) и яблони Бельфлер-китайка (от американской яблони Бельфлер желтый и китайской яблони, растущей в Сибири).

Важным этапом в работе Мичурина было целенаправленное *воспитание* гибридных сеянцев. Оно заключалось в том, что в определенный период их развития создавались условия для доминирования признаков одного и подавления признаков другого родителя. Эффективное управление доминированием, которым пользовался И. В. Мичурин, состоит в различных способах обработки почвы — внесения удобрений в определенный период развития растения; *прививки* в крону другого растения и т. д. Применялся и *метод ментора* — воспитание на подвое, т. е. на растении, в крону которого привит черенок. И. В. Мичурин применял также *отдаленную гибридизацию*. Им получен своеобразный гибрид вишни и черемухи — церападус, а также гибрид терна и сливы, яблони и груши, персика и абрикоса. Все мичуринские сорта воспроизводятся путем вегетативного размножения.

В селекции животных также достигнуты значительные успехи. Создавая украинскую степную породу свиней, академик М. Ф. Иванов в качестве исходных форм для скрещивания выбрал высокопродуктивного хряка и неприхотливую к условиях содержания плодовитую украинскую свинью (матку). Затем он провел возвратное скрещивание полученных гибридов с тем же хряком. Путем дальнейшего скрещивания между собой потомков и последующего многократного индивидуального отбора была получена порода степной белой украинской свиньи. Эта порода сочетала плодовитость с высокой мясной продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Кроме того, в животноводстве выведены ценные высокопродуктивные породы крупного рогатого скота — Костромская, Казахская белоголовая, овец — Асканийская, Казахский архаромеринос и многие другие породы, отличающиеся повышенной жизнестойкостью в разнообразных условиях разведения нашей огромной страны. Благодаря селекции получены каракульские овцы, дающие шкурки различной окраски. В птицеводстве созданы линии, используемые для получения гибридов мясного (бройлеры) и яичного направлений.

Создание большого числа сортов сельскохозяйственных культур и многочисленных пород домашних животных тем не менее не решает всех проблем, стоящих перед сельским хозяйством. В условиях постоянного прироста населения,

непосредственно не занятого в сфере производства сельскохозяйственных продуктов, остается актуальной задача повышения продуктивности существующих и создания новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

Summary



Microorganisms are widely used in various technological processes. Products of metabolism, released by procariotic and unicellate eucariotic organisms, are necessary for many branches of industry, where their enzyme activity is used: in baking bread and in winemaking, at breweries and at dairy farms. The abilities of microorganisms to constant synthesis of proteins in favourable conditions is widely used in producing medical supplies. The scientists elaborated special methods, which enable to insert genes, including human ones, to the bacterial cells. These methods are recently called genetic engineering.

Опорные точки



1. **Значительные успехи достигнуты в области районирования культурных растений в различных климатических условиях.**
2. **Размножение гибридных — мичуринских сортов осуществляется вегетативным путем.**
3. **В условиях непрерывного роста населения актуальным является выведение новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений.**

Вопросы для повторения и задания



1. Приведите примеры достижений отечественных селекционеров в области растениеводства.
2. Расскажите о методах селекционной работы И. В. Мичурина.
3. Приведите примеры достижений селекционеров нашей страны в области животноводства.

Используя словарный запас рубрик «Терминология» и «Summary», переведите на английский язык пункты «Опорных точек».

Терминология



Каждому термину, указанному в левой колонке, подберите соответствующее ему определение, приведенное в правой колонке на русском и английском языках.
Select the correct definition for every term in the left column from English and Russian variants listed in the right column.

1. Генная инженерия Genetic engineering	**А.** Использование живых организмов и биологических процессов в производстве. The use of various living organisms and biological processes in production.
2. Биотехнология Biotechnology	**Б.** Биомасса, производимая биологической системой на единице площади или за единицу времени. Biomass, produced by a biological system per square or time unit.
3. Продуктивность Productivity	**В.** Раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена. A branch of molecular genetics, connected with purposeful creation of new combinations of genetic material that can reproduce being unserted in the host cell and synthesize various necessary metabolic products.

Вопросы для обсуждения

? Каковы принципы современной селекции в области растениеводства и животноводства?

В чем заключается значение районирования сельскохозяйственных культур в условиях нашей страны?

Каким образом осуществляют прививки растений?

Обзор изученного материала главы 11

Основные положения

Селекция представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений.

Возникновение новых пород домашних животных и культурных растений стало возможным вследствие существования у диких видов комбинативной наследственной изменчивости.

Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют одомашниванием.

В результате экспедиций Н. И. Вавилова был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Он выделил 7 центров происхождения культурных растений. В настоящее время различают 12 центров происхождения растений, соответствующих, в общих чертах, центрам доместикации.

Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости.

Породой и сортом (чистой линией) называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генофондом.

Основными методами селекции являются отбор и гибридизация. Различают массовый и индивидуальный отбор.

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 20-х годов XX века советскому генетику Г. Д. Карпеченко.

Путем воздействия мутагенами в растениеводстве получают полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами и высокой урожайностью.

Продукты жизнедеятельности прокариот и одноклеточных эукариот с каждым годом все более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства.

Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с помощью микроорганизмов называют биотехнологией.

Генетическая (генная) инженерия представляет собой совокупность методов, позволяющих переносить наследственную информацию из одного организма в другой.

Проблемные области

Вспомните, каким образом можно преодолеть стерильность межвидовых гибридов? Как вы думаете, можно ли использовать эти методы для создания новых пород животных?

Какие проблемы вносит в генетическую инженерию несоответствие в строении генов про- и эукариотических организмов?

Прикладные аспекты

Как можно использовать достижения биотехнологии в народном хозяйстве?

Можно ли в настоящее время вырастить на приусадебном участке сорта плодовых деревьев, выведенные И. В. Мичуриным?

Какой вид искусственного отбора применяют хозяева беспородных домашних животных при появлении у них потомства?

Задания

Расскажите, как можно использовать закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова в селекционной практике?

Найдите на географической карте различные центры происхождения культурных растений и опишите климатические условия каждого из них.

Какие предковые формы растений и животных послужили основой для выведения современных домашних пород и сортов?

Заключение

Вы закончили изучение учебника общей биологии 10 класса. Очень широк круг вопросов, с которыми надо было познакомиться. Это не случайно: сложность и многообразие жизни, развивавшейся и усложнявшейся миллиарды лет, столь велики, что одни ее явления мы только начинаем познавать, а другие еще ждут изучения. Очевидно, что в этой небольшой книге могли быть только затронуты, приоткрыты важные вопросы организации живых систем, их функционирования и развития.

Раскрытие молекулярных основ наследственности сделало возможным возникновение клеточной и генетической инженерии, биотехнологических процессов, все шире и шире использующихся в медицине, сельском хозяйстве, некоторых отраслях промышленности.

В 11 классе мы продолжим изучать закономерности существования живых систем с более высокими уровнями организации; вы познакомитесь с этапами исторического развития живой природы, возникновением и становлением сообществ организмов.

Основные вехи в развитии биологии

384—322 гг. до н. э. Даты жизни Аристотеля, который высказал идею о лестнице существ и высказал много других естественнонаучных положений. Аристотель предполагал, что возможно возникновение живого из неживой природы под действием некой силы творения — энтелехии (в пер. с греч. — «действие»).

1609 г. Изготовлен первый микроскоп (Г. Галилей).

1628 г. Открыто кровообращение (В. Гарвей).

1651 г. Сформулировано положение «Все живое из яйца» (В. Гарвей).

1661 г. Открыты капилляры (М. Мальпиги).

1665 г. Обнаружена клеточная структура пробковой ткани (Р. Гук).

1668 г. Экспериментально доказано развитие личинок мух из отложенных яиц (Ф. Реди).

1674 г. Открыты бактерии и простейшие (А. Левенгук).

1676 г. Описаны пластиды и хроматофоры (А. Левенгук).

1677 г. Впервые увиден сперматозоид человека (А. Левенгук).

1688 г. Введено понятие о виде как о систематической единице (Д. Рей).

1735—1753 гг. Разработаны принципы систематики и бинарная номенклатура (К. Линней).

1778 г. Открыто выделение кислорода растениями (Дж. Пристли).

1779 г. Показана связь между светом и зеленой окраской растений (Я. Ингенхауз).

1809 г. Сформулирована первая теория эволюции органической природы (Ж. Б. Ламарк).

1814 г. Установлена способность экстрактов ячменя превращать крахмал в сахар с помощью ферментов (Г. Кирхгоф).

1828 г. Сформулирован закон зародышевого сходства (К. М. Бэр).

1831 г. Открыто клеточное ядро (Р. Броун).

1839 г. Сформулирована клеточная теория (Т. Шванн, М. Шлейден).

1853 г. Описано проникновение сперматозоида в яйцеклетку (Ф. Кебер).

1858 г. Сформулировано положение: «Каждая клетка из клетки» (Р. Вирхов).

1859 г. Опубликована книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь». Создана эволюционная теория.

1862 г. Опровергнута теория самопроизвольного зарождения (Л. Пастер).

1864 г. Сформулирован биогенетический закон (Э. Геккель, Ф. Мюллер).

1865 г. Опубликованы законы наследственности (Г. Мендель).

1868 г. Открыты нуклеиновые кислоты (Ф. Мишер).

1870—1880 гг. Описаны механизмы нервной регуляции пищеварения (И. П. Павлов).

1871 г. Установлено, что белки состоят из аминокислот (Н. Н. Любавин).

1874 г. Открыт митоз у растительных клеток (И. Д. Чистяков). Детально описан на растениях (Э. Страсбургер, 1876—1879 гг.) и на животных (В. Флеминг, 1882 г.).

1875 г. Доказано, что процессы окисления происходят в тканях, а не в крови (Э. Пфлюгер).

1880 г. Открыты витамины (Н. И. Лунин).

1880-е гг. Выявлено, что все живые клетки построены из веществ, в состав которых входят аминокислоты, азотистые основания и стерины (К. Коссель).

1882 г. Открыт мейоз у животных (В. Флеминг).

1882 г. Открыт возбудитель туберкулеза; выявлен в тканях организма (Р. Кох).

1883 г. Сформулирована биологическая (фагоцитарная) теория иммунитета (И. И. Мечников).

1888 г. Открыт мейоз у растений (Э. Страсбургер).

1890—1891 гг. Продемонстрирована возможность создания у человека и животных пассивного иммунитета путем введения готовых антител; применение этого метода в лечении дифтерии (Э. А. фон Беринг).

1890 г. Доказана клеточная структура нервной системы, которая до этого считалась синцитием (С. Рамон-и-Кахаль).

1890 г. Открыт витамин B_1 как средство против болезни бери-бери (полиневрита) (Х. Эйкман).

1892 г. Открыты вирусы (Д. И. Ивановский).

1895 г. Обнаружена в крови система комплемента (лат. «дополнение»); создан метод определения антигенов (Ж. Борде).

1898 г. Открыто двойное оплодотворение у цветковых растений (С. Г. Навашин).

1900 г. Вторично открыты законы наследования признаков (К. Корренс, Э. Чермак, Г. де Фриз).

1900—1901 гг. Сформулировано представление об условно-рефлекторной деятельности (И. П. Павлов).

1901 г. Описаны группы крови (система АВ0), что сделало переливание крови практически выполнимым (К. Ландштайнер).

1903 г. Установлена роль зеленых растений в космическом круговороте энергии и веществ (К. А. Тимирязев).

1906 г. Открыт витамин А; описано его влияние на рост и развитие организма (Ф. Хопкинс).

1910 г. Сформулирована теория филэмбриогенеза — макроэволюции (А. Н. Северцов).

1914 г. Сформулирована хромосомная теория наследственности (Т. Морган).

1917 г. Открыты бактериофаги (Ф. Д'Эррель).

1920-е гг. Открыт витамин С; уточнено, как происходит процесс биологического окисления (А. фон Сьент-Дьерди).

1920 г. Сформулирован закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Н. И. Вавилов).

1921 г. Доказан факт химической передачи в синапсах нервной системы (О. Леви).

1922 г. Открыто влияние одной части зародыша на другую и выяснена роль этого явления в детерминации частей развивающегося зародыша (Г. Шпеман).

1923 г. Охарактеризован фотосинтез как окислительно-восстановительная реакция (Т. Тунберг).

1924 г. Опубликована естественнонаучная теория происхождения жизни на Земле (А. И. Опарин).

1926 г. Основана наука генетика популяций, ставшая основой синтетической теории эволюции — синтеза генетики и классического дарвинизма (С. С. Четвериков).

1926 г. Опубликован труд В. И. Вернадского «Биосфера».

1926 г. Обнаружено мутагенное действие рентгеновских лучей (Х. Меллер).

1929 г. Выделен природный пенициллин (А. Флеминг).

1931 г. Сконструирован электронный микроскоп (Э. Руска, М. Кнолль).

1933 г. Доказано линейное расположение генов в хромосомах (Т. Морган).

1937 г. Описан цикл трикарбоновых кислот — важнейшая часть процесса тканевого дыхания (Х. Кребс).

1940-е гг. Открыт механизм цветовосприятия (Р. Гранит).

1940 г. Получен химически чистый антибиотик пенициллин (Г. Флори, Э. Чейн).

1940 г. Разработана теория биогеоценозов (В. Н. Сукачев).

1943 г. Доказано существование спонтанных мутаций (С. Лурия, М. Дельбрюк).

1943 г. Обнаружен витамин К, препятствующий разрушению сосудов (Х. Дам).

1944 г. Доказана генетическая роль ДНК (О. Эвери, С. Маклеод, М. Маккарти).

1945 г. Открыта эндоплазматическая сеть (К. Портер).

1945 г. Доказана иммунологическая природа отторжения при трансплантации (пересадке) тканей и органов (П. Медавар).

Середина 1940-х гг. Описаны с помощью электронной микроскопии структура эндоплазматического ретикулума (А. Клод), рибосомы и комплекс Гольджи (Д. Палладе), митохондрий и лизосом (К. Де Дюв).

1946 г. Открыта система рекомбинаций у бактерий (Д. Ледерберг, Э. Татум).

1948 г. Обосновано единство принципов управления в кибернетических системах и живых организмах (Н. Винер).

1948 г. Детально описаны функции промежуточного мозга (В. Гесс).

1940—1950-е гг. Обнаружены гены, определяющие возможность пересадки тканей от одного животного к другому (Д. Снелл); открыта аналогичная система генов у человека — главный комплекс гистосовместимости (Ж. Доссе).

1950-е гг. Доказано, что часть структурных элементов хромосомы способна перемещаться по самой хромосоме и к другой хромосоме — регуляция экспрессии генов (Б. Мак-Клинток).

1950-е гг. Установлена роль фосфорилирования белков как связующего звена между вторичными посредниками и конкретными биохимическими реакциями (Э. Фишер, Э. Кребс).

1950—1970-е гг. Открыта новая группа биологически активных веществ — простагландинов; изучено их влияние на процессы жизнедеятельности организмов (У. фон Эйлер, М. Гольдблатт, С. Бергстрем, Б. Самуэльсон, Д. Вейн).

1953 г. Сформулированы представления и создана модель структуры ДНК (Д. Уотсон, Ф. Крик).

1957 г. Открытие механизмов биологического синтеза ДНК и РНК вне живого организма — in vitro (С. Очоа, А. Корнберг).

1960 г. Установлена возможность гибридизации соматических клеток (Г. Барский).

1960-е гг. Описаны различия между функциями правого и левого полушарий головного мозга (Р. Сперри).

1961 г. Определены тип и общая природа генетического кода (Ф. Крик, Л. Барнет, С. Бреннер, Р. Уотс-Тобин).

1961 г. Начато клонирование животных (Дж. Гердон).

1962 г. Сформулированы представления о регуляции активности генов специальными генами-операторами (Ф. Жакоб, Ж. Моно).

1965—1966 гг. Расшифрован триплетный генетический код в молекулах ДНК и РНК (М. Ниренберг, Х. Корана), раскрыта структура транспортной РНК (Р. Холли).

1969 г. Раскрыт механизм репродукции вирусов (А. Херши).

1970 г. Осуществлен химический синтез гена (Х. Корана).

1970 г. Открыта обратная транскрипция (Х. Темин, Д. Балтимор).

1970-е гг. Обнаружены гены, регулирующие переход от одного периода клеточного деления к следующему (Л. Хартвелл).

1973 г. Опубликованы результаты новых экспериментов по молекулярному клонированию (С. Коэн, А. Чанг).

1973 г. Присуждение Нобелевской премии за создание этологии — науки о поведении животных; работы проводились в 1-й половине XX века (К. фон Фриш, К. Лоренц, Н. Тинберген).

1975 — 1980 гг. В белковой молекуле обнаружен особый участок — транспортный код, который направляет синтезируемый белок к определенной части клетки и способствует проникновению его сквозь мембраны (Г. Блобел).

1977 г. Установлено, что ген присутствует в ДНК и РНК, как правило, в виде раздельных сегментов — экзонов (дополнительная возможность рекомбинации генов) (Р. Робертс, Ф. Шарп).

1978 г. Обнаружено пространственно-временное соответствие между расположением генов в хромосоме и областями тела, развитие которых они направляют (Э. Льюис).

1980 г. Выявлены гены, имеющие в ходе раннего эмбрионального развития ключевое значение для закладки схемы тела и формирования его сегментов (К. Нюсслейн-Фольхард, Э. Вейсхаус)

1982 г. Показана возможность изменения фенотипа млекопитающих с помощью рекомбинантных молекул ДНК (Р. Полмитер, Р. Бринстер).

1986 г. Установлено, что окись азота — NO является передатчиком сигналов от одной клетки к другой — абсолютно новый принцип передачи сигналов в биологических системах (Р. Фурчготт, Л. Игнарро, Ф. Мюрад).

1990-е гг. Описаны синаптические механизмы памяти (Э. Кэндел).

Список дополнительной литературы

Биология / Под ред. акад. РАМН, проф. В. Н. Ярыгина. М.: Медицина, 2002.

Глик Б., Пастернак Дж. Молекулярная биотехнология: принципы и применение. М.: Мир, 2002.

Голиченков В. А. Эмбриология. М.: МГУ, 2004.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. В 3 т. М.: Мир, 2004.

Жимулев И. Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2002.

Козлова С. И. Наследственные синдромы и медико-генетическое консультирование. М.: Практика, 1996.

Мамонтов С. Г. Биология: пособие для поступающих в ВУЗы. М.: Дрофа, 2004.

Мамонтов С. Г., Захаров В. Б. Общая биология. 5-е изд. М.: Высшая школа, 2004.

Мамонтов С. Г., Захаров В. Б., Козлова Т. А. Основы биологии. М.: Академия, 2005.

Медников Б. М. Биология: формы и уровни жизни. М.: Просвещение, 1994.

Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию. 4-е изд. М.: Академкнига, 2004.

Щелкунов С. Н. Генетическая инженерия. Новосибирск, 2004.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение М.: Высшая школа, 2004.

Оглавление

Предисловие 5

Введение 7

Раздел I. Происхождение и начальные этапы развития жизни на Земле 11

Глава 1. Многообразие живого мира. Основные свойства живой материи 12

1.1. Уровни организации живой материи 13

1.2. Критерии живых систем 19

Глава 2. Возникновение жизни на Земле 30

2.1. История представлений о возникновении жизни 31

2.1.1. Представления древних и средневековых философов 31

2.1.2. Работы Л. Пастера 33

2.1.3. Теории вечности жизни 34

2.1.4. Материалистические теории происхождения жизни 36

2.2. Современные представления о возникновении жизни 38

2.2.1. Эволюция химических элементов в космическом пространстве 39

2.2.2. Образование планетных систем 41

2.2.3. Первичная атмосфера Земли и химические предпосылки возникновения жизни 48

2.2.4. Источники энергии и возраст Земли 49

2.2.5. Условия среды на древней Земле 52

2.3. Теории происхождения протобиополимеров 58

2.4. Эволюция протобионтов 67

2.5. Начальные этапы биологической эволюции 72

Раздел II. Учение о клетке 83

Глава 3. Химическая организация клетки 84

3.1. Неорганические вещества, входящие в состав клетки 86

3.2. Органические вещества, входящие в состав клетки 90

3.2.1. Биологические полимеры — белки 90

3.2.2. Органические молекулы — углеводы 100

3.2.3. Органические молекулы — жиры и липоиды 102

3.2.4. Биологические полимеры — нуклеиновые кислоты 106

Глава 4. Метаболизм — основа существования живых организмов 118

4.1. Анаболизм 119

4.2. Энергетический обмен — катаболизм 123

4.3. Автотрофный тип обмена веществ 126

Глава 5. Строение и функции клеток 135

5.1. Прокариотическая клетка 136

5.2. Эукариотическая клетка 142

5.2.1. Цитоплазма 143

5.2.2. Клеточное ядро 157

5.3. Деление клеток 167

5.4. Особенности строения растительной клетки 176

5.5. Клеточная теория строения организмов 179

5.6. Неклеточные формы жизни. Вирусы 181

Раздел III. Размножение и развитие организмов 191

Глава 6. Размножение организмов 192

6.1. Бесполое размножение 193

6.2. Половое размножение 199

Глава 7. Индивидуальное развитие организмов (онтогенез) 214

7.1. Краткие исторические сведения 215

7.2. Эмбриональный период развития 216

7.2.1. Дробление 217

7.2.2. Гаструляция 220

7.2.3. Органогенез 222

7.3. Постэмбриональный период развития 228

7.4. Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков. Биогенетический закон 235

7.5. Развитие организмов и окружающая среда 238

Раздел IV. Основы генетики и селекции 251

Глава 8. Основные понятия генетики 252

Глава 9. Закономерности наследования признаков 260

9.1. Гибридологический метод изучения наследования признаков (метод Г. Менделя) 261
9.2. Законы Менделя 263
9.2.1. Первый закон Менделя — закон единообразия первого поколения гибридов 264
9.2.2. Второй закон Менделя (закон расщепления) 268
9.2.3. Закон чистоты гамет 269
9.2.4. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования 272
9.3. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование генов 280
9.4. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом 285
9.5. Генотип как целостная система. Взаимодействие генов 291
9.5.1. Взаимодействие аллельных генов 291
9.5.2. Взаимодействие неаллельных генов 292
Глава 10. Закономерности изменчивости 300
10.1. Наследственная (генотипическая) изменчивость 301
10.2. Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость) 310
Глава 11. Основы селекции 318
11.1. Создание пород животных и сортов растений ... 319
11.1.1. Разнообразие и продуктивность культурных растений 320
11.1.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений 320
11.1.3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости 323
11.2. Методы селекции растений и животных 325
11.2.1. Отбор и гибридизация 327
11.2.2. Искусственный мутагенез 329
11.3. Селекция микроорганизмов 333
11.4. Достижения и основные направления современной селекции 336
Заключение 342
Основные вехи в развитии биологии 343
Список дополнительной литературы 349

вертикаль

АВТОРСКИЙ КОЛЛЕКТИВ
УДОСТОЕН ПРЕМИИ ПРЕЗИДЕНТА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
В ОБЛАСТИ ОБРАЗОВАНИЯ ЗА СОЗДАНИЕ УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОГО КОМПЛЕКТА
ПО БИОЛОГИИ С 5 ПО 11 КЛАСС

ДРОФА

5 класс
А. А. Плешаков, Н. И. Сонин.
«ПРИРОДОВЕДЕНИЕ». Учебник.

6 класс
Н. И. Сонин.
«БИОЛОГИЯ. ЖИВОЙ ОРГАНИЗМ». Учебник.

7 класс
В. Б. Захаров, Н. И. Сонин.
«БИОЛОГИЯ. МНОГООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ».
Учебник.

8 класс
Н. И. Сонин, М. Р. Сапин.
«БИОЛОГИЯ. ЧЕЛОВЕК». Учебник.

9 класс
С. Г. Мамонтов, В. Б. Захаров, И. Б. Агафонова, Н. И. Сонин.
«БИОЛОГИЯ. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ». Учебник.

10 класс
В. Б. Захаров, С. Г. Мамонтов, Н. И. Сонин, Е. Т. Захарова.
«БИОЛОГИЯ. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ.
ПРОФИЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ». Учебник.

11 класс
В. Б. Захаров, С. Г. Мамонтов, Н. И. Сонин, Е. Т. Захарова.
«БИОЛОГИЯ. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ.
ПРОФИЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ». Учебник.

10-11 классы
В. И. Сивоглазов, И. Б. Агафонова, Е. Т. Захарова.
«БИОЛОГИЯ. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ. БАЗОВЫЙ УРОВЕНЬ». Учебник.

ISBN 978-5-358-08812-2
9 785358 088122