

БИОЛОГИЯ

Учебник для 10 класса
учреждений общего среднего образования
с русским языком обучения

Под редакцией Н. Д. Лисова

3-е издание, переработанное

*Утверждено
Министерством образования
Республики Беларусь*

Минск «Народная асвета» 2014

Правообладатель Народная асвета

УДК 57(075.3=161.1)
ББК 28.Оя 721
Б67

Авторы:

Н. Д. Лисов, В. В. Шевердов, Г. Г. Гончаренко, М. Л. Дашков

Рецензенты:

кафедра биологии учреждения образования
«Белорусский государственный медицинский университет»
(кандидат биологических наук, доцент *В. В. Давыдов*);
учитель биологии высшей категории, учитель-методист
государственного учреждения образования
«Гимназия № 8 г. Минска» *О. М. Логунова*

Биология : учеб. для 10-го кл. учреждений общ. сред. образования
Б67 с рус. яз. обуч. / Н. Д. Лисов [и др.]; под ред. Н. Д. Лисова. — 3-е изд.,
перераб. — Минск : Народная асвета, 2014. — 270 с. : ил.
ISBN 978-985-03-2168-8.

Первое издание вышло в 2006 г. Авторы Н. Д. Лисов, Л. В. Камлюк, Н. А. Лемеза

УДК 57(075.3=161.1)
ББК 28.Оя 721

ISBN 978-985-03-2168-8

© Оформление. УП «Народная асвета», 2014

Правообладатель Народная асвета

Дорогие друзья!

В этом учебном году вы продолжите изучение живой природы. Вы уже много знаете о бактериях, протистах, грибах, растениях и животных, об особенностях их строения и функционирования, местах обитания, приспособлениях к условиям окружающей среды, значении в природе и жизни человека. Вы также имеете представление о том, что все перечисленные группы живых организмов характеризуются большим числом видов и разнообразием форм.

Удивительное разнообразие жизни на Земле поражает воображение. Живые организмы можно встретить повсюду: от горячих вод в жерлах глубоководных вулканов до вечно покрытых ледяным панцирем горных вершин.

Живые организмы порой настолько непохожи друг на друга, что между ними сложно найти общие черты и свойства. Сравните, например, хвойное растение *ель обыкновенную*, шляпочный гриб *подосиновик* и человека. Тем не менее, у разных организмов можно обнаружить много общего — особые признаки и свойства, присущие всему живому, общие закономерности организации, жизнедеятельности, размножения и развития.

Изучением общих свойств живых организмов вы и будете заниматься на протяжении этого учебного года. Вы познакомитесь с клеткой как наименьшей структурной и функциональной единицей всех живых организмов, с химическим составом организмов, их обменом веществ, размножением и индивидуальным развитием, наследственностью и изменчивостью. Вы узнаете о значении различных химических веществ в существовании живых организмов, о том, как из единственной клетки — зиготы — развивается сложный многоклеточный организм, как хранится и передается из поколения в поколение наследственная информация. Вы сможете узнать о причинах наследственных заболеваний человека и о том, какие перспективные методы их лечения применяются в современной медицине, как и для чего создаются генетически модифицированные организмы и многое другое.

Материал учебника включает 53 параграфа, объединенных в 7 глав. Кроме основного материала, в параграфах имеется дополнительная информация, которая набрана более мелким шрифтом и отмечена двумя зелеными вертикальными линиями. Дополнительный материал расширяет, углубляет или конкретизирует знания по тому или иному вопросу, а также содержит интересные биологические факты.

Важнейшие термины и понятия выделены **жирным шрифтом**, названия живых организмов, упоминаемые в учебнике, отмечены *курсивом*.

Рисунки, схемы и фотографии помогут вам наглядно представить структуры клеток и организмов, разобраться в характерных для них закономерностях.

В учебнике вы найдете портреты и краткие биографические данные ученых, которые внесли важный вклад в развитие биологии. Ознакомление с этой информацией будет способствовать расширению вашего кругозора и углублению знаний в области истории биологии.

После каждого параграфа предлагаются вопросы и задания, обозначенные ? Они помогут вам закрепить полученные знания, а также выяснить, насколько полно изучен и усвоен материал.

В конце учебника вам предлагаются примеры решения задач по разным темам. Здесь вы также найдете словарь основных терминов и понятий. Он поможет вам глубже понять смысл изучаемого материала.

В книге есть предметный указатель, с помощью которого вы сможете быстро отыскать необходимую информацию. Именной указатель подскажет, в каком месте учебника встречается указание фамилии ученого или его открытие.

Помните! Приобретенные знания пригодятся вам не только для успешного изучения биологии. Они позволят сделать сознательный выбор профессии, будут полезны в будущей трудовой деятельности и в повседневной жизни.

Желаем успехов!

Введение

Живые организмы появились на Земле примерно 3,5 миллиарда лет назад. В настоящее время их потомки достигли огромной численности и разнообразия. Количество видов живых организмов составляет несколько миллионов. Среди них мельчайшие бактерии размером около 0,25 мкм и огромные растения, достигающие в высоту нескольких десятков метров, — *эвкалипты* и *секвойи*. Живые организмы отличаются друг от друга по множеству признаков: по внешнему виду, внутреннему строению, распространению в природе, местам обитания, способам питания. Есть организмы, которые всю жизнь проводят на одном месте, а другие активно передвигаются. Несмотря на такое разнообразие, все живые организмы имеют общие черты, отличающие их от объектов неживой природы. Такими специфическими признаками являются следующие.

1. Единство химического состава. Живые организмы образованы веществами, в состав которых входят атомы тех же химических элементов, из которых состоят объекты неживой природы. Однако соотношение этих элементов в живом и неживом неодинаково. Более 98 % массы живых организмов составляют четыре элемента: кислород, углерод, водород и азот. Оставшиеся 2 % — это кальций, фосфор, калий, сера, хлор, натрий, магний, железо и некоторые другие элементы. В отличие от живых организмов, состав компонентов неживой природы различен. Например, в водной оболочке Земли (гидросфере) преобладают водород и кислород, в газообразной (атмосфере) — азот и кислород, в твердой (литосфере) — кислород и кремний. Кроме того, в состав живых организмов входят четыре группы органических веществ (белки, липиды, углеводы и нуклеиновые кислоты), которые в неживой природе не встречаются.

2. Клеточное строение. Живые организмы отличаются высокоупорядоченным строением. Структурной и функциональной единицей живых организмов является **клетка**. Вне клетки нет жизни.

3. Обмен веществ и энергии. Обмен веществ между живыми организмами и внешней средой является обязательным условием существования, тогда как тела неживой природы он приводит к разрушению, превращению в другие тела. Живые организмы извлекают, преобразуют и используют вещества и энергию из окружающей среды и возвращают в нее продукты распада и преобразованную энергию, например, в виде тепла.

Организмы потребляют вещества из окружающей среды в ходе **питания**. Пища нужна всем живым организмам. Они используют ее как источник энергии и веществ, необходимых для роста, размножения и других процессов жизнедеятельности.

Организмы разных групп различаются по способу получения питательных веществ. Почти все растения способны к **фотосинтезу**, т. е. они сами создают

органические вещества из неорганических, используя энергию света. Фотосинтез — одна из форм автотрофного питания. Животные и грибы питаются иначе: они используют органические вещества других организмов, расщепляя их с помощью ферментов и усваивая продукты расщепления. Такое питание называют гетеротрофным. Гетеротрофами являются также многие бактерии и протисты, хотя среди них есть и автотрофы.

Для всех процессов жизнедеятельности нужна энергия. Поэтому значительная часть питательных веществ, получаемых в результате автотрофного или гетеротрофного питания, используется в качестве источника энергии. Энергия высвобождается в процессе **дыхания** при расщеплении органических соединений. Высвобождаемая энергия запасается в молекулах **аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ)**, которая обнаружена во всех живых клетках.

Живые организмы выводят из организма конечные продукты обмена веществ, избыток воды, солей и некоторые другие вещества, образовавшиеся в процессе жизнедеятельности или поступившие с пищей. Процесс выведения этих веществ называется **выделением** или **экскрецией**. Выделению принадлежит важная роль в поддержании постоянства внутренней среды организмов.

Таким образом, для живых организмов характерен **обмен веществ** с окружающей средой и **энергозависимость**.

4. Саморегуляция. Живые организмы, обитающие в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, обладают способностью поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность протекания физиологических процессов. Это свойство называется **саморегуляцией**. Например, у многих животных на постоянном уровне поддерживается концентрация ионов водорода, содержание глюкозы во внутренней среде организма, кровяное давление и многие другие параметры, что достигается благодаря деятельности регуляторных систем организма — нервной и эндокринной.

5. Подвижность. Животные отличаются от растений способностью перемещаться из одного места в другое, т. е. **способностью к передвижению**. Животным необходимо двигаться, чтобы добывать пищу, укрываться от врагов и непогоды. С различными способами движения животных вы подробно знакомились при изучении биологии в 8-м классе. Могут передвигаться также некоторые бактерии и протисты. Растения ведут прикрепленный образ жизни, так как они способны сами создавать питательные вещества путем фотосинтеза. Но и у растений можно наблюдать разнообразные движения: передвигаются органоиды в клетках, открываются и закрываются цветки, изменяют свое положение в пространстве листья, складываются листочки сложного листа и др. Правда, эти движения менее заметны, чем передвижения животных.

6. Раздражимость. Все живые организмы способны тем или иным образом реагировать на изменения внешней и внутренней среды, что помогает им выжить. Способность живых клеток, тканей, органов и целых организмов отвечать приспособительными реакциями на внешние или внутренние воздействия называется **раздражимостью**. Например, у *фасоли* в жаркий день листочки складываются. У млекопитающих при повышении температуры окружающей среды расширяются кровеносные сосуды кожи, усиливается потоотделение — тем самым поддерживается оптимальная температура тела. Любое изменение в окружающей среде является раздражителем, а реакция организма — проявлением раздражимости. Сочетания «раздражитель-реакция» могут накапливаться в виде опыта и использоваться организмом в качестве условных рефлексов.

7. Размножение. Продолжительность жизни каждого организма ограничена. Виды же могут существовать неопределенно долго. Длительное существование каждого вида живых организмов обеспечивается благодаря сохранению у потомства основных признаков родителей. Это осуществляется при бесполом или половом размножении. **Размножение** — это способность организмов воспроизводить себе подобных.

8. Наследственность и изменчивость. Воспроизведение себе подобных тесно связано с **наследственностью** — способностью организмов передавать потомкам свои признаки и свойства в неизменном виде. Потомки обычно похожи на своих родителей, но не идентичны им. Способность организмов приобретать новые свойства и признаки называется **изменчивостью**.

9. Рост и развитие. В течение жизни организмы претерпевают ряд количественных (увеличение числа клеток, массы и размеров тела) и качественных (дифференцировка клеток, образование тканей и органов, старение) изменений, т. е. организмы обладают способностью к **росту и индивидуальному развитию**.

10. Адаптация к условиям существования. Живые организмы адаптированы (приспособлены) к своей среде обитания. Они соответствуют своему образу жизни. Достаточно ознакомиться со строением тела *крота*, *рыбы* или *паразитического червя*, чтобы понять, в каких условиях они живут. Особенности строения, жизнедеятельности и поведения, обеспечивающие выживание и размножение живых организмов в их среде обитания, называются **адаптациями**.

§ 1. Содержание химических элементов в организме. Макро- и микроэлементы

В живых организмах обнаружено более 70 химических элементов. Они являются составной частью определенных веществ, образующих структуры организма и участвующих в химических реакциях. Одних химических элементов в организмах содержится больше, других меньше, третьи присутствуют в ничтожных количествах.

Макроэлементы. Химические элементы, содержание которых в живых организмах составляет от десятков до сотых долей процента, называются **макроэлементами**. Живые организмы более чем на 98 % состоят из четырех химических элементов: кислорода (O), углерода (C), водорода (H) и азота (N). Водород и кислород — составные элементы воды. Наряду с углеродом и азотом эти элементы являются основными составляющими органических соединений живых организмов.

В состав молекул многих органических веществ также входят сера (S) и фосфор (P). Кроме того, к макроэлементам относятся натрий (Na), калий (K), магний (Mg), кальций (Ca), хлор (Cl) и др.

Важнейшим макроэлементом для организма человека является кальций. Его соединения, в частности ортофосфат, составляют минеральную основу костей и зубов. Другие соединения кальция участвуют в нервной и мышечной деятельности, входят в состав клеток и тканевой жидкости организма. Суточная потребность взрослого человека в кальции составляет от 0,8 до 2 г. Основные источники этого элемента — молоко, кефир, творог, сыр, рыба, фасоль, петрушка, зеленый лук, а также яйца, гречка, овсянка, морковь и горох.

Однако в пище могут также содержаться вещества, препятствующие усвоению кальция, например щавелевая кислота и фитин. Со щавелевой кислотой кальций образует малорастворимую соль, фитин тоже довольно прочно удерживает кальций. Поэтому важно не злоупотреблять блюдами из щавеля и шпината, в листьях которых содержится 0,1–0,5 % щавелевой кислоты. Фитин, присутствующий в овощах и злаках, разрушается при нагревании, поэтому менее вреден. Ржаной хлеб полезнее пшеничного — в нем меньше фитина.

Микроэлементы. Жизненно важные элементы, которые содержатся в живых организмах в исключительно малых количествах (менее 0,01 %) составляют группу **микроэлементов**. К этой группе относятся некоторые металлы, например железо (Fe), цинк (Zn), медь (Cu), марганец (Mn), кобальт (Co), молибден (Mo), а также неметаллы фтор (F), йод (I) и др.

Процентное содержание того или иного элемента не характеризует степень его важности в организме. Например, йод, содержание которого в норме в организме человека не превышает 0,0001 %, входит в состав гормонов щитовидной железы тироксина и трийодтиронина. Эти гормоны регулируют обмен

веществ, влияют на рост, развитие и дифференцировку тканей, на деятельность нервной системы.

Железо и медь входят в состав ферментов, участвующих в клеточном дыхании. Вместе с кобальтом они играют важную роль в процессах кроветворения. Цинк и марганец оказывают влияние на рост и развитие организмов. Фтор входит в состав костной ткани и эмали зубов. Более подробная информация о содержании и биологической роли химических элементов в живых организмах приведена в таблице 1.

Таблица 1. Биологически важные химические элементы

Элемент	Содержание, %	Биологическая роль
Макроэлементы		
Кислород (O)	65—75	Входит в состав молекул воды и органических веществ, обеспечивает реакции окисления, в ходе которых выделяется необходимая организму энергия
Углерод (C)	15—18	Входит в состав молекул всех органических веществ
Водород (H)	8—10	Входит в состав молекул воды и всех органических веществ
Азот (N)	1,5—3	Входит в состав молекул органических веществ, в том числе белков, нуклеиновых кислот, АТФ
Кальций (Ca)	0,04—2	Входит в состав костной ткани, зубной эмали, участвует в процессах свертывания крови и обеспечивает сократимость мышечных волокон. У растений входит в состав клеточной стенки
Фосфор (P)	0,2—1	Входит в состав органических веществ (ДНК, РНК, АТФ и др.), костной ткани и зубной эмали
Калий (K)	0,15—0,4	Один из основных катионов в организме животных: участвует в генерации биоэлектрических потенциалов, регуляции ритма сердечной деятельности. Также участвует в процессе фотосинтеза
Сера (S)	0,15—0,2	Входит в состав органических веществ (белков, некоторых аминокислот)
Хлор (Cl)	0,05—0,1	Основной анион в организме животных. Входит в состав соляной кислоты желудочного сока
Натрий (Na)	0,02—0,03	Один из основных катионов: участвует в генерации биоэлектрических потенциалов, поддерживает нормальный ритм сердечной деятельности, влияет на синтез гормонов
Магний (Mg)	0,02—0,03	Входит в состав хлорофилла, некоторых ферментов, а также в состав костной ткани и зубной эмали

Окончание табл. 1

Элемент	Содержание, %	Биологическая роль
Микроэлементы		
Железо (Fe)	0,01	Входит в состав многих ферментов, гемоглобина и миоглобина. Участвует в процессах клеточного дыхания и фотосинтеза
Кремний (Si)*	0,001	Участвует в формировании костей и коллагена — основного белка соединительной ткани животных. Входит в состав клеточной оболочки растений
Цинк (Zn)	0,0003	Входит в состав инсулина, некоторых ферментов, принимает участие в процессах синтеза растительных гормонов
Медь (Cu)	0,0002	Участвует в процессах фотосинтеза, клеточного дыхания, синтеза гемоглобина. Входит в состав гемоцианинов — дыхательных пигментов крови и гемолимфы некоторых видов беспозвоночных животных
Фтор (F)	0,0001	Входит в состав зубной эмали и костной ткани
Йод (I)	0,0001	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Марганец (Mn)	менее 0,0001	Входит в состав или повышает активность некоторых ферментов. Участвует в формировании костей, в процессе фотосинтеза
Кобальт (Co)	менее 0,0001	Входит в состав витамина В ₁₂ , участвует в процессах кроветворения
Молибден (Mo)	менее 0,0001	Участвует в процессах связывания атмосферного азота клубеньковыми бактериями

* Для растений — макроэлемент

Для человека источниками макро- и микроэлементов являются продукты питания и вода. Поэтому для полного удовлетворения потребностей в макро- и микроэлементах необходимо полноценное и разнообразное питание, включающее продукты животного и растительного происхождения. Для Беларуси и некоторых других регионов Земли характерен недостаток йода и фтора в природной воде. Поэтому очень важно чаще употреблять в пищу морепродукты, а также восполнять этот недостаток употреблением фторированной и йодированной поваренной соли, производство и продажа которой налажены в нашей стране.

? 1. В какой группе все элементы относятся к макроэлементам? К микроэлементам?

- а) Железо, сера, кобальт; в) натрий, кислород, йод;
б) фосфор, магний, азот; г) фтор, медь, марганец.

2. Какие химические элементы называются макроэлементами? Перечислите их. Каково значение макроэлементов в живых организмах?

3. Какие элементы называются микроэлементами? Приведите примеры. В чем заключается роль микроэлементов для жизнедеятельности организмов?

4. Установите соответствие между химическим элементом и его биологической функцией:

- | | |
|------------|---|
| 1) кальций | а) участвует в синтезе гормонов растений, входит в состав инсулина. |
| 2) магний | б) входит в состав гормонов щитовидной железы. |
| 3) кобальт | в) является компонентом хлорофилла. |
| 4) йод | г) входит в состав гемоцианинов некоторых беспозвоночных животных. |
| 5) цинк | д) необходим для мышечного сокращения и свертывания крови. |
| 6) медь | е) входит в состав витамина В ₁₂ . |

5. На основании материала о биологической роли макро- и микроэлементов и знаний, полученных при изучении организма человека в 9-м классе, объясните, к каким последствиям может привести недостаток тех или иных химических элементов в организме человека.

6. В таблице указано содержание основных химических элементов в земной коре (по массе, в %). Сравните состав земной коры и живых организмов. В чем заключаются особенности элементарного состава живых организмов? Какие факты позволяют сделать вывод о единстве живой и неживой природы?

Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %
Кислород	49,13	Натрий	2,4	Углерод	0,35
Кремний	26	Магний	2,35	Хлор	0,2
Алюминий	7,45	Калий	2,35	Фосфор	0,125
Железо	4,2	Водород	1	Сера	0,1
Кальций	3,25	Титан	0,61	Азот	0,04

§ 2. Химические соединения в живых организмах. Неорганические вещества

Познакомившись с химическими элементами, содержащимися в живых организмах, обратимся к изучению веществ, в состав которых эти элементы входят. Среди них выделяют неорганические (вода, минеральные соли

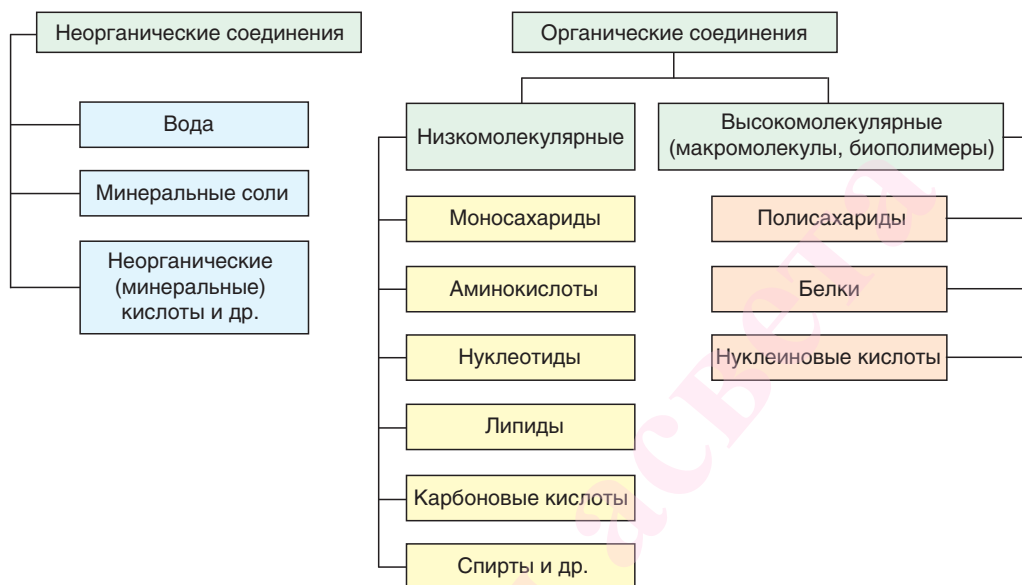


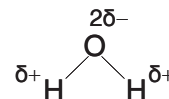
Рис. 1. Вещества, входящие в состав живых организмов

и кислоты) и органические соединения (рис. 1). Больше всего по массе в живых организмах содержится воды.

Вода. Содержание воды в живых организмах составляет 60—75 % их массы, а у некоторых, например медуз, — до 98 %. В листьях и сочных плодах растений содержание воды также может достигать 98 %.

Количество воды неодинаково в разных тканях и органах. Так, у человека в сером веществе головного мозга ее содержание составляет 85 %, а в костной ткани — 22 %. Наибольшее содержание воды в организме наблюдается в эмбриональный период (95 %) и с возрастом постепенно уменьшается. Без употребления воды человек может прожить не более 5—7 дней.

Как вы уже знаете из курса химии, молекула воды (H_2O) состоит из двух атомов водорода, соединенных ковалентными полярными связями с атомом кислорода.



Связи H—O—H расположены под углом $104,5^\circ$ друг к другу. Кислород обладает большей электроотрицательностью, чем водород, поэтому атом кислорода притягивает к себе общие электронные пары и приобретает частично отрицательный заряд. Атомы водорода приобретают частично положительный заряд, т. е. молекула воды является **полярной**.

Между атомом кислорода одной молекулы воды и атомом водорода другой молекулы возникает электростатическое притяжение. Такое взаимодействие,

более слабое, чем ионная связь, называется **водородной связью**. Каждая молекула воды, подобно маленькому магниту, притягивает к себе за счет образования водородных связей еще четыре молекулы (рис. 2). Благодаря образованию водородных связей молекулы воды связаны друг с другом. Поэтому вода при температурах от 0 °С до 100 °С может сохранять жидкое агрегатное состояние, тогда как подобные ей водородные соединения (например, H_2S , NH_3 , HF) являются газами.

Биологическая роль воды в живых организмах связана с ее свойствами, прежде всего с малыми размерами молекул, их полярностью и способностью образовывать водородные связи между собой и с другими соединениями.

Именно вода определяет объем клеток и внутриклеточное (**тургорное**) давление. Благодаря полярности молекулы воды способны формировать так называемые гидратные оболочки вокруг ионов и полярных молекул. Это способствует обособлению частиц и препятствует их склеиванию друг с другом, что особенно важно, например, для белковых молекул.

Полярность молекул и способность образовывать водородные связи делает воду **универсальным растворителем для полярных веществ**, лучшим, чем большинство известных жидкостей. В зависимости от растворимости в воде соединения условно делят на растворимые, или **гидрофильные** (от греч. *гидор* — вода, *филия* — люблю), и нерастворимые, или **гидрофобные** (от греч. *фобос* — страх). Гидрофильными веществами являются моно- и дисахариды, многие минеральные соли и кислоты, низшие спирты, низшие карбоновые кислоты и др. Гидрофобны высшие карбоновые кислоты, жиры и некоторые другие вещества.

Вода — это среда протекания множества обменных процессов. Большинство химических реакций в организме происходит именно в водных растворах. Поступление и выведение веществ из клетки осуществляется, как правило, в растворенном виде. Вода принимает непосредственное участие во многих химических реакциях, происходящих в клетках, в том числе в процессах расщепления органических соединений. Она является одним из исходных веществ в реакциях фотосинтеза. Кислород, образующийся в ходе фотосинтеза, выделяется при расщеплении молекул воды.

Вода как растворитель принимает участие в явлениях осмоса, играющих важную роль в жизнедеятельности клеток организма. **Осмоз** — это перемещение молекул воды через полупроницаемую мембрану (например, через цитоплазматиче-

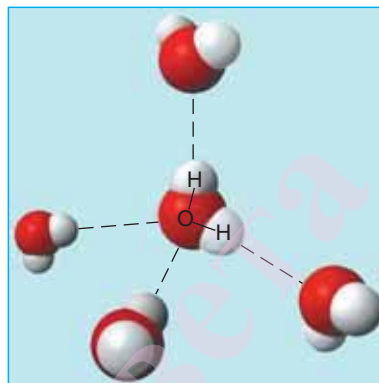


Рис. 2. Водородные связи между молекулами воды

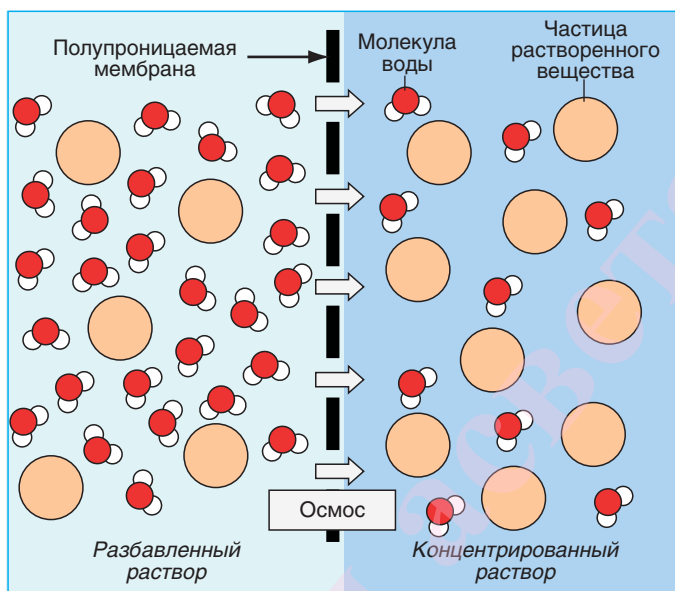


Рис. 3. Схема процесса осмоса

ческую мембрану клетки) из области с меньшей концентрацией растворенных веществ (например, солей, сахаров или мочевины) в область с более высокой концентрацией этих веществ (рис. 3). За счет осмоса происходит выравнивание концентраций растворенных веществ в клетке и внеклеточной среде.

Если раствор и растворитель (например, воду) разделить избирательно проницаемой мембраной, наблюдается перемещение молекул растворителя через мембрану в раствор. Для того чтобы воспрепятствовать поступлению растворителя, к раствору необходимо приложить определенное давление, которое называется осмотическим давлением. Чем более концентрированным является раствор, тем выше его осмотическое давление.

Растворы, осмотическое давление которых такое же, как в клетках, получили название *изотонических*. Объем клеток, погруженных в изотонические растворы, остается неизменным (рис. 4, а). Изотонические растворы, в частности физиологический раствор (водный раствор NaCl массовой долей 0,9 %), используются в медицине. Их применяют при сильном обезвоживании и потере крови больными, для растворения лекарственных препаратов, вводимых путем инъекций.

Раствор, осмотическое давление которого выше, чем в клетках, называется *гипертоническим*. Клетки, погруженные в гипертонический раствор, теряют воду и уменьшаются в объеме, т. е. сморщиваются (рис. 4, б). Гипертонический раствор находит применение в лечении ран. Марлевая повязка, смоченная таким раствором, хорошо впитывает гной, что способствует очищению и заживлению раны.

Противоположная картина наблюдается при погружении клеток в *гипотонический* раствор, в котором концентрация растворенных веществ ниже, чем в клетках. В этом случае вода устремляется в клетку, клетка разбухает и может лизироваться, т. е. лопнуть (рис. 4, в).

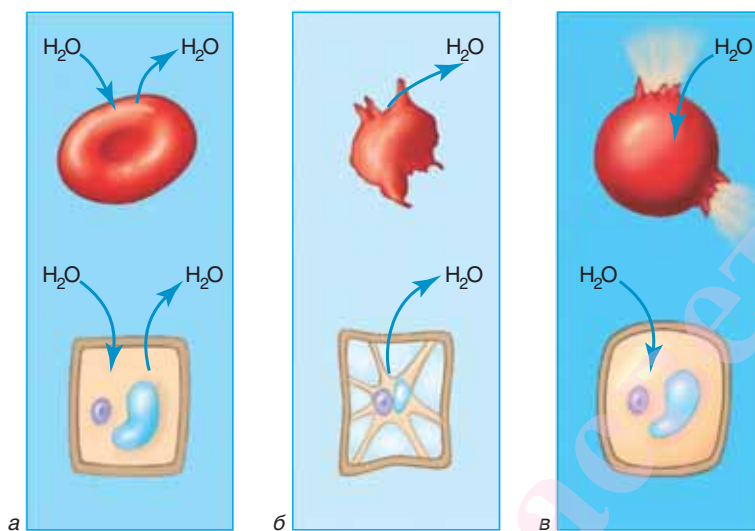


Рис. 4. Осмос при погружении эритроцита и клетки растения в изотонический (а), гипертонический (б) и гипотонический (в) растворы

С водой связана также **регуляция теплового режима** организмов. Вода свойственна высокая теплоемкость — способность поглощать большое количество теплоты при незначительных изменениях собственной температуры. Благодаря этому вода предотвращает резкие изменения температуры в клетках и организме в целом, даже когда температурные колебания в окружающей среде достаточно велики.

Общее количество водородных связей между молекулами воды изменяется в зависимости от температуры. При таянии льда разрушается примерно 15 % водородных связей, а при 40 °С — половина. При переходе в состояние пара разрушаются все водородные связи. При изменении температуры внешней среды вода поглощает (или выделяет) теплоту вследствие разрыва (или образования) многочисленных водородных связей. Этим объясняется высокая удельная теплоемкость воды.

При испарении воды организмами (транспирация у растений, потоотделение у млекопитающих) тратится много теплоты, что защищает их от перегрева.

Благодаря высокой теплопроводности вода обеспечивает равномерное распределение теплоты между тканями организма (например, через систему кровообращения). Таким образом, вода участвует в регуляции теплового режима организма.

Минеральные соли и кислоты. Для поддержания жизнедеятельности клеток и организма в целом необходимы минеральные соли. В живых организмах они находятся либо в растворенном виде (диссоциированы на ионы), либо в твердом состоянии. С биологической точки зрения наиболее важными среди ионов являются катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и анионы Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$.

Общее содержание минеральных солей в различных клетках варьирует от одного до нескольких процентов. Их роль в клетке разнообразна. Так, разная концентрация ионов K^+ и Na^+ внутри и снаружи клеток приводит к возникновению разности электрических потенциалов на цитоплазматической мембране, что очень важно для передачи нервных импульсов, а также для транспорта веществ через мембрану. При уменьшении этой разности снижается возбудимость клеток.

Некоторые ионы необходимы для синтеза органических веществ. Например, остатки фосфорной кислоты входят в состав нуклеотидов и АТФ, ион Fe^{2+} — в состав гемоглобина, Mg^{2+} — в состав хлорофилла и т. д. Ионы NO_3^- , NH_4^+ являются источниками атомов азота, ион SO_4^{2-} — атомов серы, которые необходимы автотрофным организмам для синтеза аминокислот. Регуляторную функцию и активизацию многих ферментов осуществляют ионы Ca^{2+} и Mg^{2+} . Кроме того, ионы Mg^{2+} активизируют энергетический обмен и синтез АТФ.

Соединения кальция (например, $CaCO_3$) входят в состав раковин моллюсков, панцирей ракообразных и других животных. У некоторых протистов внутриклеточный скелет построен из оксида кремния (IV) SiO_2 или сульфата стронция $SrSO_4$.

Неорганические кислоты также выполняют важные функции в организме. Так, в желудке позвоночных соляная кислота создает кислую среду, способствуя уничтожению болезнетворных микроорганизмов и активации ферментов желудочного сока, стимулирует сокращения стенок желудка. Угольная кислота и ее анионы формируют бикарбонатную буферную систему, а анионы фосфорной кислоты — фосфатную буферную систему.

Кислотность среды. На протекание биохимических реакций в живых организмах существенное влияние оказывает концентрация ионов водорода (H^+) — **кислотность среды**. В нейтральных растворах эта концентрация составляет 10^{-7} моль/л. Для характеристики кислотности среды удобно пользоваться **водородным показателем рН** (пэ-аш) и **шкалой рН** (рис. 5).

В водных растворах величина рН обычно принимает значения от 0 до 14. Нейтральная среда характеризуется значением $pH = 7$, в щелочной среде рН больше 7, в кислой — меньше 7. Чем больше величина рН отличается от 7, тем более кислым или щелочным является раствор.

Внутри клеток среда нейтральная или слабощелочная ($pH = 7,0—7,3$), в крови величина рН несколько выше, чем в клетках и обычно колеблется в пределах $7,35—7,45$. В пищеварительном тракте рН сильно варьирует. Экстремальные величины рН характерны для желудка (1—2) и тонкого кишечника (более 8). Значительные колебания рН (4,8—7,4) наблюдаются в моче.

Понятие о буферных растворах. Живые организмы в целом и их отдельные клетки обладают способностью поддерживать кислотность среды на определенном уровне. В поддержании слабощелочной реакции внеклеточной среды

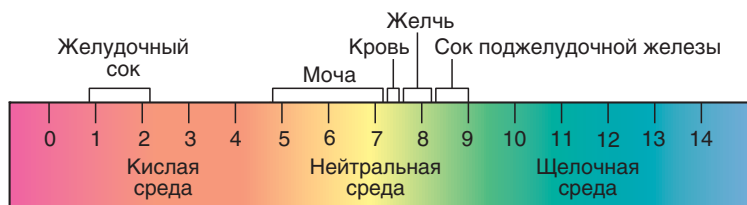
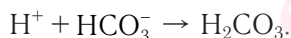


Рис. 5. Шкала значений pH

участвуют угольная кислота H_2CO_3 и гидрокарбонат-ион HCO_3^- . Угольная кислота — слабый электролит, в растворе определенная часть ее молекул диссоциирована и наблюдается баланс:



Если по какой-либо причине концентрация ионов H^+ в растворе увеличивается (среда становится более кислой), анионы HCO_3^- связывают их:



Если кислотность среды снижается, молекулы угольной кислоты диссоциируют, высвобождая дополнительные ионы водорода:



Так в растворе сохраняется относительно постоянная концентрация ионов H^+ . Сходным образом анионы фосфорной кислоты H_2PO_4^- и HPO_4^{2-} обеспечивают поддержание нейтральной или слабощелочной среды внутри клеток. Растворы, в которых при изменении состава среды обеспечивается относительное постоянство концентрации ионов водорода (H^+), называются **буферными**.

- ?
1. Какие неорганические вещества входят в состав живых организмов?
 2. Какие вещества называют гидрофильными? Гидрофобными? Приведите примеры.
 3. Охарактеризуйте биологическую роль минеральных солей и кислот.
 4. Сколько воды содержится в живых организмах? От чего это зависит? Почему растения при недостатке воды увядают?
 5. Два раствора глюкозы разделены мембраной, не пропускающей молекулы глюкозы, но пропускающей воду. Концентрация глюкозы в первом растворе — 1 %, во втором — 0,1 %. Что происходит с молекулами воды? Как называется это явление?
 6. Каковы основные функции воды в живых организмах? Как физические и химические свойства воды связаны с ее биологическими функциями?
 7. Как вы думаете, почему большинство полярных веществ хорошо растворяются в воде, а неполярные, как правило, нерастворимы в ней?
 8. Буферные свойства внеклеточной среды обеспечивают угольная кислота и гидрокарбонат-ион, внутри клеток эту функцию выполняют анионы фосфорной кислоты. Почему эти соединения позволяют поддерживать в растворах определенную концентрацию ионов водорода, в то время как азотная и соляная кислоты, а также их анионы, не обладают такими свойствами?

§ 3. Органические вещества. Аминокислоты. Белки

Органические вещества. Понятие о биополимерах. Как уже отмечалось, в состав живых организмов, кроме неорганических, входят различные органические вещества: белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты и др. Они образованы, прежде всего, четырьмя химическими элементами: углеродом, водородом, кислородом и азотом. В составе белков к этим элементам добавляется сера, а в нуклеиновых кислотах — фосфор.

В живых организмах органические вещества представлены как небольшими, с относительно низкой молекулярной массой, молекулами, так и макромолекулами. К **низкомолекулярным** соединениям относятся аминокислоты, моносахариды, нуклеотиды, карбоновые кислоты, спирты и некоторые другие. **Макромолекулы** (от греч. *макрос* — большой) представлены белками, полисахаридами и нуклеиновыми кислотами. Это сложные по структуре соединения с большой молекулярной массой. Так, относительная молекулярная масса большинства белков составляет от 5000 до 1 000 000. Как вы знаете из курса химии, относительная молекулярная масса (M_r) равна отношению массы одной молекулы вещества к $\frac{1}{12}$ части массы атома углерода и, следовательно, является величиной безразмерной. Значение M_r показывает, во сколько раз масса молекулы данного вещества больше атомной единицы массы.

Молекулы белков, полисахаридов и нуклеиновых кислот состоят из большого числа одинаковых или различных по составу повторяющихся звеньев. Как вы знаете из курса химии, подобные соединения называются **полимерами**. Простые молекулы, из остатков которых состоят полимеры, называются **мономерами**. Мономерами белков являются аминокислоты, мономерами полисахаридов — моносахариды, молекулы нуклеиновых кислот построены из нуклеотидов. Белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты содержатся в клетках всех живых организмов и выполняют исключительно важные биологические функции, поэтому их называют **биологическими полимерами (биополимерами)**.

В клетках различных живых организмов содержание тех или иных органических соединений разное. Например, в клетках животных преобладают белки и липиды, а в клетках растений — углеводы. Однако в различных клетках определенные органические соединения выполняют схожие функции.

В живых организмах среди макромолекул по функциональному значению ведущая роль принадлежит белкам. Белки во многих организмах преобладают и количественно. Так, в организме животных они составляют 40—50 %, в организме растений — 20—35 % сухой массы. Белки — это полимеры, мономерами которых являются аминокислоты.

Аминокислоты — «кирпичики» белковых молекул. Аминокислоты — органические соединения, содержащие одновременно аминогруппу ($-\text{NH}_2$), для

которой характерны основные свойства, и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) с кислотными свойствами. Известно около 200 аминокислот, но в образовании природных белков участвует только 20. Такие аминокислоты называются белкообразующими. В таблице 2 приведены полные и сокращенные названия этих аминокислот (не для запоминания).

Таблица 2. Белкообразующие аминокислоты и их сокращенные обозначения

Название аминокислоты	Обозначение	Название аминокислоты	Обозначение
Аланин	Ала	Лейцин	Лей
Аргинин	Арг	Лизин	Лиз
Аспарагин	Асп	Метионин	Мет
Аспарагиновая кислота	Асп	Пролин	Про
Валин	Вал	Серин	Сер
Гистидин	Гис	Тирозин	Тир
Глицин	Гли	Треонин	Тре
Глутамин	Глн	Триптофан	Трп
Глутаминовая кислота	Глу	Фенилаланин	Фен
Изолейцин	Иле	Цистеин	Цис

В молекулах белкообразующих аминокислот карбоксильная группа и аминогруппа связаны с одним и тем же атомом углерода. По этому признаку 20 аминокислот сходны между собой. Другая часть молекулы, называемая радикалом (R), у разных аминокислот имеет различное строение (рис. 6). Радикал может быть неполярным или полярным, гидрофобным или гидрофильным, что и придает разным аминокислотам особые свойства.

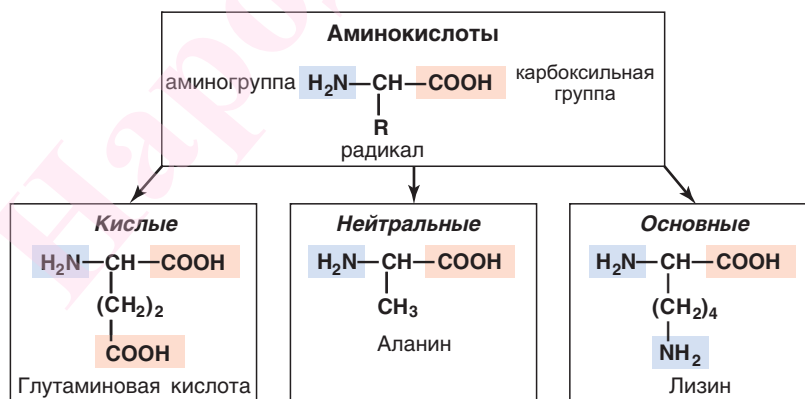


Рис. 6. Разнообразие аминокислот

У большей части белокобразующих аминокислот имеется одна карбоксильная группа и одна аминогруппа — такие аминокислоты называются нейтральными (см. рис. 6). Существуют также основные аминокислоты, с более чем одной аминогруппой, и кислые аминокислоты, с более чем одной карбоксильной группой. Наличие дополнительной амино- или карбоксильной группы оказывает влияние на свойства аминокислоты, которые играют определяющую роль в формировании пространственной структуры белка. В состав радикала некоторых аминокислот (например, цистеина) входят атомы серы.

Автотрофные организмы синтезируют все необходимые им аминокислоты из первичных продуктов фотосинтеза и азотсодержащих неорганических соединений. Для гетеротрофных организмов источником аминокислот является пища. В организме человека и животных некоторые аминокислоты могут синтезироваться из продуктов обмена веществ (в первую очередь — из других аминокислот). Такие аминокислоты называются заменимыми. Другие же, так называемые незаменимые аминокислоты, не могут быть синтезированы в организме и поэтому должны постоянно поступать в него в составе белков пищи. Белки пищи, содержащие остатки всех незаменимых аминокислот, называются полноценными, в отличие от неполноценных, в составе которых отсутствуют остатки тех или иных незаменимых аминокислот.

Незаменимыми аминокислотами для человека являются: триптофан, лизин, валин, изолейцин, треонин, фенилаланин, метионин и лейцин. Для детей незаменимыми являются также аргинин и гистидин.

Наличие как основной, так и кислотной групп обуславливает амфотерность и высокую реакционную способность аминокислот. Аминогруппа ($-\text{NH}_2$) одной аминокислоты способна взаимодействовать с карбоксильной группой ($-\text{COOH}$) другой аминокислоты. При этом выделяется молекула воды, а между атомом азота аминогруппы и атомом углерода карбоксильной группы возникает ковалентная связь, которая называется **пептидной связью**. Образующаяся молекула представляет собой **дипептид** (рис. 7). На одном конце молекулы дипептида находится свободная аминогруппа, а на другом — свободная карбоксильная группа. Благодаря этому дипептид может присоединять к себе другие аминокислоты, образуя **олигопептиды**. Если таким образом соединяется более 10 остатков аминокислот, то образуется **полипептид**.

Пептиды играют важную роль в организме человека. Многие гормоны (глюкагон, вазопрессин, окситоцин и др.), антибиотики (например, грамицидин), токсины (например, дифтерийный токсин) по химической природе являются олиго- и полипептидами.

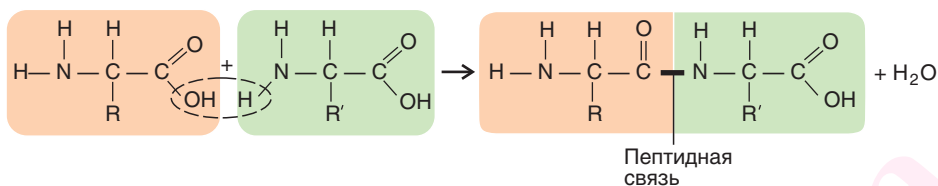


Рис. 7. Схема образования дипептида

Белки. Уровни организации белковой молекулы. Полипептидные цепи могут быть очень длинными и включать самые разные комбинации аминокислотных остатков. Полипептиды, в состав молекул которых входит от 50 до нескольких тысяч остатков аминокислот, называются **белками**. Каждый конкретный белок характеризуется строго постоянным составом и последовательностью аминокислотных остатков.

Белки, образованные только остатками аминокислот, называются простыми. Сложными являются белки, имеющие в своем составе компонент неаминокислотной природы. Это могут быть ионы металлов (Fe^{2+} , Zn^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+}), липиды, нуклеотиды, сахара и др. Простыми белками являются альбумины крови, фибрин, некоторые ферменты (трипсин) и др. Сложные белки — это большинство ферментов, иммуноглобулины (антитела).

Молекулы белков могут принимать различные пространственные формы, которые представляют собой четыре уровня их структурной организации (рис. 8).

Цепочка из множества аминокислотных остатков, соединенных пептидными связями, представляет собой **первичную структуру** белковой молекулы. Это наиболее важная структура, так как именно она определяет форму, свойства и функции белка. На основе первичной структуры создаются другие виды структур. Каждый белок организма имеет уникальную первичную структуру.

Вторичная структура белка возникает в результате образования водородных связей между атомами водорода NH-групп и атомами кислорода CO-групп разных аминокислотных остатков полипептидной цепи. Полипептидная цепь при этом закручивается в спираль. Водородные связи слабые, но благодаря значительному количеству они обеспечивают стабильность этой структуры. Полностью спиральную конфигурацию имеют, например, молекулы кератина — основного белка волос и ногтей человека. Спиральная вторичная структура характерна и для некоторых других белков, например для миозина и коллагена.

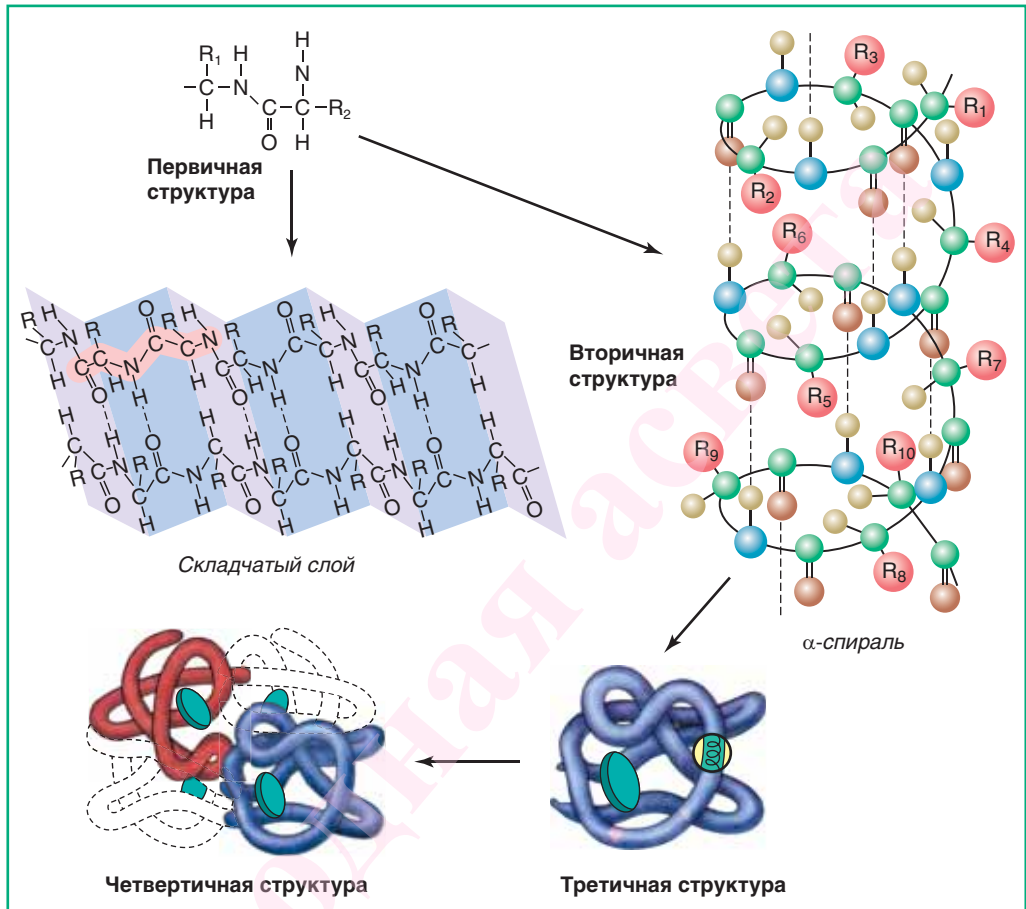


Рис. 8. Уровни организации белковой молекулы

Вторичная структура белка, помимо спирали, может быть представлена складчатым слоем. В этом случае несколько полипептидных цепей (или участков одной полипептидной цепи) размещаются параллельно, образуя структуру, сложенную наподобие гармошки (см. рис. 8). Такую конфигурацию имеет, например, белок фиброин, составляющий основу волокон натурального шелка.

Третичная структура формируется за счет образования водородных, ионных и других связей, возникающих между разными группами атомов белковой молекулы в водной среде. У некоторых белков важную роль в образовании третичной структуры играют $S-S$ связи (дисульфидные связи) между остатками цистеина (аминокислоты, содержащей серу). При этом полипептидная спи-

раль укладывается в своеобразный клубок (глобулу) таким образом, что гидрофобные аминокислотные радикалы погружаются внутрь глобулы, а гидрофильные располагаются на поверхности и взаимодействуют с молекулами воды. Третичной структурой определяются специфичность белковых молекул, их биологическая активность. Третичную структуру имеют многие белки, например миоглобин (белок, который участвует в создании запаса кислорода в мышцах) и трипсин (фермент, расщепляющий белки пищи в кишечнике).

В состав молекул некоторых белков входит не один, а несколько полипептидов, образующих единый комплекс. Так формируется **четвертичная структура**. Полипептиды (они могут иметь одинаковое или разное строение) не связываются ковалентными связями. Прочность четвертичной структуры обеспечивается взаимодействием слабых межмолекулярных сил. Например, четвертичная структура характерна для белка гемоглобина. Его молекула состоит из четырех структурных элементов — субъединиц, в состав каждой субъединицы входит полипептидная цепь и небелковый компонент — гем.

? 1. Какие вещества являются биологическими полимерами? Какие вещества являются мономерами для построения молекул биополимеров?

- | | |
|-------------------------|------------------|
| а) Аминокислоты; | г) нуклеотиды; |
| б) нуклеиновые кислоты; | д) белки; |
| в) полисахариды; | е) моносахариды. |

2. Какие функциональные группы характерны для всех аминокислот? Какими свойствами обладают эти группы?

3. Сколько аминокислот участвует в образовании природных белков? Назовите общие черты строения этих аминокислот. Чем они различаются?

4. Каким образом аминокислоты соединяются в полипептидную цепь? Постройте дипептид и трипептид. Для выполнения задания используйте структурные формулы аминокислот, показанные на рисунке 6.

5. Охарактеризуйте уровни структурной организации белков. Какие химические связи обуславливают различные уровни структурной организации белковых молекул?

6. Человек и животные получают аминокислоты из пищи. Из чего могут синтезироваться аминокислоты у растений?

7. Сколько разных трипептидов можно построить из трех молекул аминокислот (например, аланина, лизина и глутаминовой кислоты), если каждую аминокислоту можно использовать только один раз? Будут ли эти пептиды обладать одинаковыми свойствами?

8. Для разделения смеси белков на компоненты используется метод электрофореза: в электрическом поле отдельные белковые молекулы с определенной скоростью перемещаются к одному из электродов. При этом одни белки двигаются в сторону катода, другие перемещаются к аноду. Как строение молекулы белка связано с его способностью двигаться в электрическом поле? От чего зависит направление движения белковых молекул? От чего зависит их скорость?

§ 4. Свойства и функции белков

Многообразие и свойства белков. По форме молекул белки можно разделить на две группы. Молекулы **глобулярных** белков имеют округлую форму, **фибрилярные** белки характеризуются вытянутой, нитевидной формой молекул. Так, глобулярными белками являются глобулины и альбумины крови, фибриноген, гемоглобин. Фибриллярные белки — кератин, коллаген, миозин, эластин и др. (рис. 9).

Белки — преимущественно водорастворимые вещества, именно в водных растворах они проявляют свою функциональную активность. Белковые молекулы несут большой поверхностный заряд. Это сказывается на каталитической активности белков, на проницаемости биологических мембран (белки входят в их состав) и других функциях. Еще одной важной особенностью белков является то, что они проявляют свою активность лишь в узких температурных рамках и в определенном диапазоне кислотности среды.

Денатурация и ренатурация белков. Одно из основных свойств белков — способность изменять структуру и свойства под влиянием различных факторов (высокая температура, действие концентрированных кислот и щелочей, тяжелых металлов и др.). Процесс нарушения природной структуры белков под влиянием каких-либо факторов без разрушения первичной структуры называется **денатурацией** (от лат. *de* — приставка, означающая утрату, *натура* — природные свойства). Денатурация происходит вследствие разрыва водородных, ионных, дисульфидных и других связей, стабилизирующих пространственную структуру белковых молекул. При этом может утрачиваться их четвертичная, третичная и даже вторичная структура (рис. 10). Денатурация сопровождается потерей биологической активности белка. При этом наблюдается уменьшение его растворимости, изменение формы и размеров молекул. Так, соли тяжелых металлов при взаимодействии с белками образуют нерастворимые соединения, и белки выпадают в осадок.

Денатурация часто имеет необратимый характер. Однако в ряде случаев после непродолжительного воздействия повреждающего фактора белок может восстановить свое первоначальное состояние. Это явление называется **ренатурацией** (от лат. *re* — приставка, означающая возобновление). Развернутая полипептидная цепь способна самопроизвольно закрутиться в спираль, а затем уложиться в третичную структуру. Это означает, что пространственная структура белка определяется его первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислотных остатков.

Явление денатурации часто используется в биологических исследованиях и в медицине. При определении в биологическом материале низкомолекулярных соединений из раствора сначала удаляют белки. Для этого вызывают их денатурацию, затем осаждают или отфильтровывают.

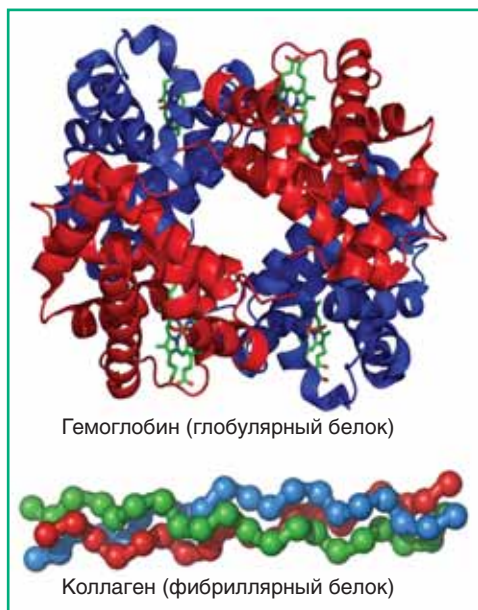


Рис. 9. Белки с разной формой молекул

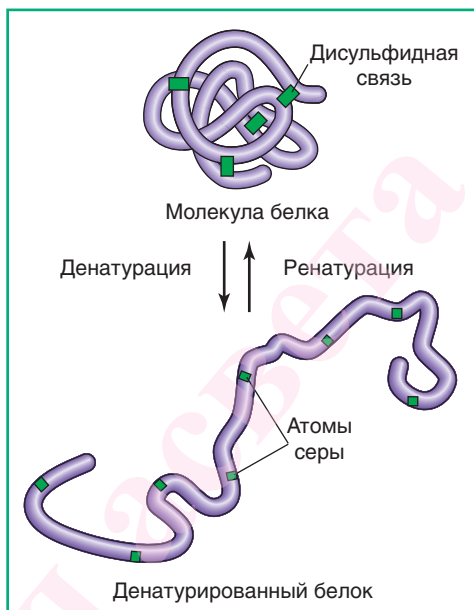


Рис. 10. Денатурация и ренатурация белков

В медицине денатурацию применяют для стерилизации инструментов и материалов (здесь денатурирующим агентом является высокая температура). Такие денатурирующие агенты, как этиловый спирт, фенол и хлорамин, используют в качестве антисептиков для дезинфекции загрязненных материалов и поверхностей. Аналогичные процессы происходят при обеззараживании ран, ссадин, царапин раствором йода или спиртом.

Функции белков. Большое разнообразие белков позволяет им выполнять в живом организме множество различных функций.

Структурная функция. Белки входят в состав всех клеток и тканей живых организмов. Белки являются обязательным компонентом всех клеточных мембран и органоидов клетки. Из белков построены элементы цитоскелета, сократительные элементы мышечных волокон. Преимущественно из белков состоят хрящи и сухожилия. В их состав входит белок коллаген. Важнейшим структурным компонентом перьев, волос, ногтей, когтей, рогов, копыт у животных является белок кератин. В состав связок, стенок артерий и лёгких входит структурный белок эластин.

Ферментативная (каталитическая) функция. Многие белки являются ферментами. **Ферменты** — это биологические катализаторы, т. е. вещества, ускоряющие протекание химических реакций в живых организмах. Ферменты участвуют в процессах синтеза и расщепления различных веществ. Они обеспечивают

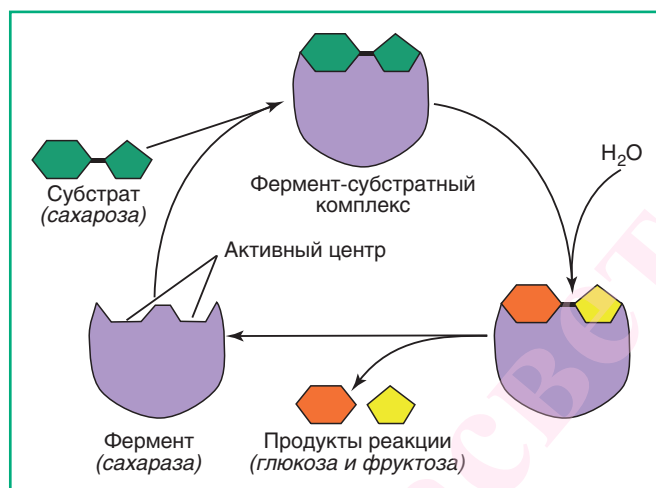


Рис. 11. Схема работы фермента

фиксацию углерода в процессе фотосинтеза, расщепление питательных веществ в пищеварительном тракте и т. д. Практически все процессы жизнедеятельности, протекающие в организме, обусловлены ферментативными реакциями.

Ферменты ускоряют химические реакции за счет тесного взаимодействия с молекулами субстратов — исходных реагирующих веществ (рис. 11). С субстратом (или субстратами) взаимодействует не вся молекула фермента, а лишь небольшой ее участок — активный центр. Чаще всего он образован несколькими аминокислотными остатками. Форма и химическое строение активного центра таковы, что с ним могут связываться только определенные субстраты из-за соответствия их пространственных структур. Иными словами, субстрат по форме подходит к активному центру, как ключ к замку. Присоединение к активному центру приводит к тому, что молекулы субстрата определенным образом располагаются в пространстве и деформируются, в их структуре ослабевают определенные химические связи. Все это приводит к ускорению реакции.

На заключительном этапе химической реакции фермент-субстратный комплекс распадается с высвобождением конечных продуктов и свободного фермента. Освободившийся активный центр может принимать новые молекулы субстрата.

Сходство ферментов с обычными химическими катализаторами проявляется в том, что и те и другие увеличивают скорость реакции, но при этом не расходуются и могут использоваться многократно.

В отличие от обычных химических катализаторов ферменты обладают специфичностью, т. е. каждый фермент ускоряет только одну определенную реакцию

или действует только на определенный тип связи. Эта особенность объясняется соответствием активного центра фермента определенным субстратам. Ферменты работают гораздо быстрее (ускоряют реакции в миллионы и миллиарды раз, а неорганические катализаторы — в сотни и тысячи раз), поэтому даже в очень малых концентрациях обеспечивают интенсивное протекание катализируемых реакций.

Ферменты являются белками, поэтому активно работают лишь в определенном диапазоне рН, температуры и других факторов. Например, фермент желудочного сока пепсин активен только в кислой среде, а ферменты слюны амилаза и мальтаза — в слабощелочной. При повышении температуры все химические реакции ускоряются, а реакции, катализируемые ферментами, замедляются, а затем вовсе прекращаются. Повышение температуры, изменение кислотности среды и других факторов приводит к денатурации ферментов, в результате чего они теряют способность связываться со своими субстратами.

Некоторые ферменты, помимо активного центра, имеют один или несколько регуляторных центров. Как с активным, так и с регуляторным центрами могут связываться определенные вещества, влияющие на активность фермента. Вещества, повышающие скорость ферментативных реакций, называются активаторами (от лат. *активус* — деятельный).

Вещества, снижающие или блокирующие активность ферментов, называются ингибиторами (от лат. *ингибео* — сдерживаю, останавливаю). Различают несколько типов ингибирования, в частности, конкурентное и неконкурентное (рис.12).

Конкурентное ингибирование вызывается веществами, которые по структуре сходны с субстратом и способны связываться с активным центром фермента. При этом молекулы субстрата и ингибитора конкурируют за активный центр. Конкурентные ингибиторы нередко используются в качестве лекарственных средств (антибиотики, противоопухолевые препараты и др.).

Неконкурентные ингибиторы не имеют структурного сходства с субстратом и присоединяются не к активному центру, а к другим участкам фермента (в частности, к регуляторному центру).

Ферменты широко используются в пищевой промышленности (при производстве сыров, соков, овощных и фруктовых пюре, в хлебопечении, пивоварении, виноделии, для обработки мяса и т. д.). Их также применяют в сельском хозяйстве для получения кормов, в медицине для диагностики и лечения

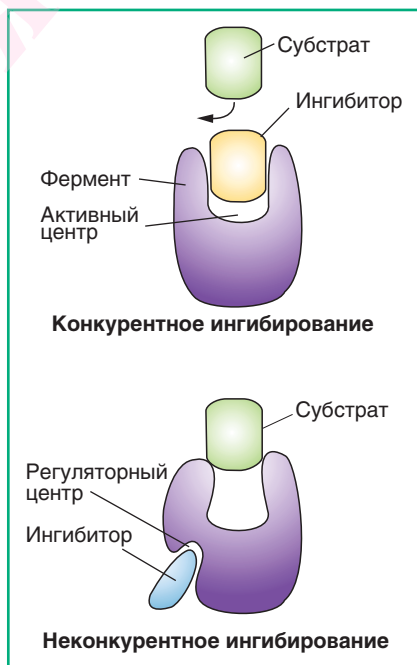


Рис. 12. Схема ингибирования фермента

заболеваний, в текстильной и кожевенной промышленности для обработки тканей, кожи и меха, в производстве синтетических моющих средств и др.

Транспортная функция. Многие белки способны присоединять и переносить различные вещества. Гемоглобин связывает и переносит кислород и углекислый газ. Альбумины крови транспортируют жирные кислоты, глобулины — ионы металлов и гормоны. Многие белки, входящие в состав цитоплазматической мембраны, участвуют в транспорте веществ в клетку и из нее.

Сократительная (двигательная) функция. Сократительные белки обеспечивают способность клеток, тканей, органов и целых организмов изменять форму, двигаться. Так, актин и миозин обеспечивают работу мышц и немышечные внутриклеточные сокращения. Белок тубулин входит в состав микротрубочек веретена деления, ресничек и жгутиков эукариотических клеток.

Регуляторная функция. Некоторые пептиды и белки являются гормонами. Они влияют на различные физиологические процессы. Например, инсулин и глюкагон регулируют содержание глюкозы в крови, а соматотропин (гормон роста) — процессы роста и физического развития.

Сигнальная функция. Некоторые белки клеточных мембран способны изменять свою структуру в ответ на действие внешних факторов. С помощью этих белков происходит прием сигналов из внешней среды и передача информации в клетку. Примером может служить опсин — составная часть зрительного пигмента родопсина, содержащегося в клетках сетчатки глаза.

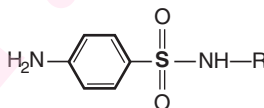
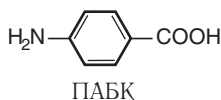
Защитная функция. Белки предохраняют организм от вторжения чужеродных организмов и от повреждений. Так, в ответ на проникновение чужеродных объектов (антигенов) определенные лейкоциты вырабатывают специфические белки — иммуноглобулины (антитела), участвующие в иммунном ответе организма. Белок интерферон защищает организм от вирусной инфекции. Фибриноген, тромбопластин и тромбин обеспечивают свертывание крови, предотвращая кровопотерю.

Токсическая функция. Многие живые организмы выделяют белки-токсины, которые являются ядами для других организмов. Токсины синтезируются в организме ряда животных, грибов, растений, микроорганизмов. В свою очередь, некоторые организмы способны вырабатывать антитоксины, которые подавляют действие этих ядов.

Энергетическая функция. После расщепления до аминокислот белки могут служить источником энергии в клетке. При полном окислении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии. Однако белки расходуются на энергетические нужды лишь в крайних случаях, когда исчерпаны запасы углеводов и жиров.

Запасающая функция. В семенах растений запасаются резервные белки, которые используются при прорастании зародышем, а затем и проростком как источник азота.

- ? 1. Как называется процесс нарушения природной структуры белка, при котором сохраняется его первичная структура? Действие каких факторов может приводить к нарушению структуры белковых молекул?
2. Чем фибриллярные белки отличаются от глобулярных? Приведите примеры фибриллярных и глобулярных белков.
3. Назовите основные биологические функции белков, приведите соответствующие примеры.
4. Что такое ферменты? Почему без их участия протекание большинства биохимических процессов в клетке было бы невозможным?
5. В чем заключается специфичность ферментов? Какова ее причина? Почему ферменты активно функционируют лишь в определенном диапазоне температуры, pH и других факторов?
6. Почему белки, как правило, используются в качестве источников энергии лишь в крайних случаях, когда в клетках исчерпаны запасы углеводов и жиров?
7. У многих бактерий в процессах синтеза веществ, необходимых для нормального роста и размножения, участвует парааминобензойная кислота (ПАБК). В то же время в медицине для лечения ряда бактериальных инфекций используются сульфаниламиды — вещества, по структуре сходные с ПАБК. Как вы думаете, на чем основано лечебное действие сульфаниламидов?



Общая формула сульфаниламидов

§ 5. Углеводы

Углеводы — органические соединения, которые образованы атомами углерода, водорода и кислорода. В молекулах многих углеводов водород и кислород содержатся в таком же соотношении, как и в воде (2 : 1). Отсюда и их название — **углеводы**. Состав большинства углеводов можно выразить формулой $C_n(H_2O)_m$, где n и m равны трем и более. Вместе с тем есть углеводы, у которых соотношение указанных в формуле химических элементов иное, а некоторые, кроме того, содержат атомы азота, фосфора или серы.

Углеводы входят в состав всех живых организмов. В клетках животных содержание углеводов не превышает 10 % сухой массы, в клетках растений их значительно больше — до 90 %.

Выделяют три класса углеводов: моносахариды, олигосахариды и полисахариды. **Моносахариды** (от греч. *монос* — один) — бесцветные кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде и имеющие сладкий вкус. По количеству атомов углерода в составе молекул моносахариды делятся на несколько групп, важнейшими из которых являются пятиуглеродные (C_5) — пентозы и шестиуглеродные (C_6) — гексозы.

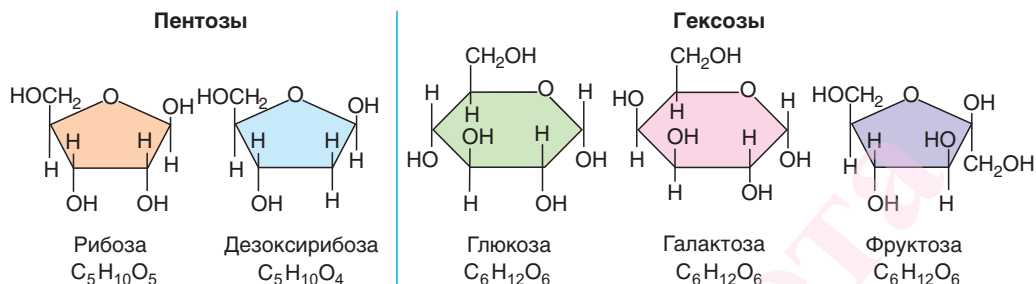


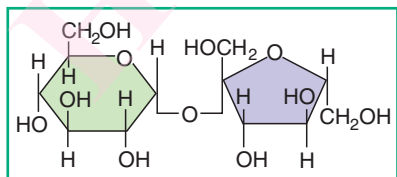
Рис. 13. Моносахариды

Наибольшее значение для живых организмов имеют такие пентозы, как **рибоза** и **дезоксирибоза** (рис. 13). Рибоза входит в состав важнейших соединений клетки — РНК (рибонуклеиновой кислоты), АТФ, витамина B_2 , ряда ферментов. Дезоксирибоза входит в состав ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты).

Важную биологическую роль играют гексозы — **глюкоза**, **фруктоза**, **галактоза** (см. рис. 13). Глюкоза — основной источник энергии для клеток, она содержится в клетках всех живых организмов. Фруктоза в свободном виде присутствует в вакуолях клеток растений. Много фруктозы содержится в ягодах, фруктах, меде.

Олигосахариды (от греч. *олигос* — немного) — соединения, состоящие из 2—10 остатков моносахаридов, последовательно соединенных ковалентными связями. В состав молекул олигосахаридов могут входить остатки одного или разных моносахаридов. Большинство олигосахаридов, выделенных в чистом виде, как и моносахариды, — бесцветные кристаллические соединения, хорошо растворимые в воде и сладкие на вкус.

Олигосахариды, в состав которых входят два остатка моносахаридов, называют **дисахаридами**. Наиболее важные дисахариды — **сахароза** (тростниковый или свекловичный сахар) (рис. 14), **мальтоза** (солодовый сахар), **лактоза** (молочный сахар). В растениях сахароза служит растворимым резервным углеводом, а также транспортной формой продуктов фотосинтеза, которая легко переносится по растению. Мальтоза в больших количествах содержится в прорастающих семенах злаков. Лактоза является важнейшим углеводным компонентом молока млекопитающих.

Рис. 14. Структурная формула сахарозы ($C_{12}H_{22}O_{11}$)

Полисахариды (от греч. *полис* — много) — биополимеры, молекулы которых состоят из большого числа (до нескольких тысяч) остатков

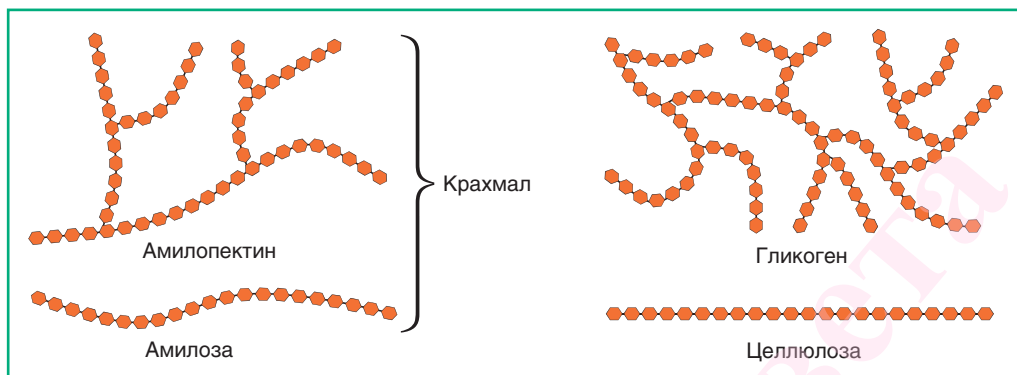


Рис. 15. Схемы строения молекул полисахаридов (● — остаток молекулы глюкозы)

моносахаридов. В состав полисахарида могут входить остатки одного или разных моносахаридов. В отличие от моно- и олигосахаридов полисахариды практически нерастворимы в воде и не имеют сладкого вкуса.

Полисахариды могут иметь линейную, неразветвленную (целлюлоза, хитин) либо разветвленную (гликоген) структуру. Крахмал представляет собой смесь полисахаридов — примерно на 80 % (по массе) он состоит из разветвленного амилопектина и на 20 % из линейного полисахарида амилозы (рис. 15). Полисахариды различаются между собой составом мономеров, длиной и степенью разветвленности цепей. Наиболее важными полисахаридами являются крахмал, гликоген и целлюлоза.

Крахмал синтезируется в клетках растений и состоит из остатков глюкозы (см. рис. 15). В значительных количествах крахмал запасается в семенах, клубнях, листьях и других органах. Особенно высоко содержание крахмала в семенах зерновых культур — *ржи, пшеницы, риса, кукурузы* (до 80 % сухой массы), клубнях *картофеля* (около 25 %). Крахмал откладывается в клетках в виде так называемых крахмальных зерен.

У *грибов, животных и человека* резервным (запасным) полисахаридом является **гликоген**. Как и крахмал, гликоген построен из остатков глюкозы, но его цепи ветвятся еще сильнее (см. рис. 15). Он откладывается в основном в мышцах и клетках печени в виде крошечных гранул.

В оболочках клеток растений (клеточных стенках) содержится **целлюлоза** — прочный, волокнистый, нерастворимый в воде полисахарид. Древесина, волокна хлопчатника состоят в основном из целлюлозы. Целлюлоза, как уже отмечалось, представляет собой неразветвленный полимер глюкозы (см. рис. 15).

Целлюлоза играет важную роль в промышленности. Из нее изготавливают хлопчатобумажные ткани, бумагу и многое другое.

Помимо того, что целлюлоза является одним из структурных компонентов клеточных оболочек, она служит пищей для некоторых животных, грибов и микроорганизмов. Фермент целлюлаза, расщепляющий целлюлозу до глюкозы, вырабатывается только некоторыми группами организмов (бактерии, грибы, некоторые протисты). Поэтому в организме большинства животных целлюлоза не может использоваться как питательное вещество, хотя она представляет собой практически неисчерпаемый и потенциально ценный источник глюкозы.

Однако у многих травоядных животных в пищеварительном тракте в качестве симбионтов обитают бактерии и протисты, которые вырабатывают фермент, расщепляющий целлюлозу. Микроорганизмы, способные расщеплять целлюлозу, входят также в состав микрофлоры толстого кишечника человека.

В состав кутикулы членистоногих, клеточных оболочек многих грибов и некоторых протистов входит полисахарид **хитин**. По структуре он сходен с целлюлозой, однако в составе молекул содержит не только углерод, водород и кислород, но и азот.

Функции углеводов. В живых организмах углеводы выполняют различные функции, но основными являются энергетическая, запасаящая и структурная.

Энергетическая функция состоит в том, что углеводы под влиянием ферментов легко расщепляются и окисляются с выделением энергии. При полном окислении 1 г углеводов высвобождается 17,6 кДж энергии. Конечные продукты окисления углеводов — углекислый газ и вода. Важнейшая роль углеводов в энергетическом обмене живых организмов связана с их способностью расщепляться как при наличии кислорода, так и без него. Это имеет большое значение для организмов, живущих в условиях дефицита кислорода.

Запасаящая функция заключается в том, что полисахариды являются запасными питательными веществами живых организмов, играя роль «хранилищ» энергии. Запасным (резервным) углеводом у растений является крахмал, у животных и грибов — гликоген. При необходимости эти полисахариды расщепляются до глюкозы, которая служит основным источником энергии для живых организмов.

Структурная функция углеводов заключается в том, что они используются в качестве строительного материала. Оболочки клеток растений на 20—40 % состоят из целлюлозы, которая обладает высокой прочностью. Поэтому они надежно защищают внутриклеточное содержимое и поддерживают форму клеток. Хитин, как уже говорилось, является важным структурным компонентом наружного скелета членистоногих, клеточных оболочек грибов и некоторых протистов.

Олиго- и полисахариды входят в состав цитоплазматической мембраны клеток животных, образуя надмембранный комплекс — гликокаликс. Углеводные компоненты цитоплазматической мембраны выполняют **рецепторную** функцию: воспринимают сигналы из окружающей среды и передают их в клетку.

Метаболическая функция углеводов состоит в том, что в клетках живых организмов моносахариды являются основой для синтеза многих органиче-

ских веществ — олиго- и полисахаридов, нуклеотидов, некоторых спиртов. Ряд веществ, образующихся в ходе расщепления молекул моносахаридов, используется клетками для синтеза аминокислот, жирных кислот и др.

Углеводы также выполняют **защитную** функцию. Так, камеди (смолы, выделяющиеся при повреждении деревьев, например *вишен* и *слив*) являются производными моносахаридов. Они препятствуют проникновению в раны болезнетворных микроорганизмов.

? 1. Какие вещества являются моносахаридами? Олигосахаридами? Полисахаридами?

- | | | |
|--------------|-------------|---------------|
| а) Лактоза; | г) глюкоза; | ж) целлюлоза; |
| б) гликоген; | д) рибоза; | з) фруктоза; |
| в) мальтоза; | е) хитин; | и) сахароза. |

2. Какие биологические функции выполняют моносахариды? Дисахариды? Приведите примеры.

3. Чем обусловлено разнообразие олигосахаридов и полисахаридов?

4. Как меняется вкус углеводов и их растворимость в воде с увеличением молекулярной массы?

5. Почему замороженный картофель вскоре после оттаивания приобретает сладковатый вкус?

6. Сравните по различным признакам крахмал, целлюлозу и гликоген. В чем проявляется их сходство? В чем заключаются различия?

7. Почему глюкоза в организме животных и человека хранится в форме гликогена, а не в виде собственно глюкозы, хотя синтез гликогена требует дополнительных затрат энергии?

8. Крахмал в клетках растений и гликоген в клетках животных выполняют одну и ту же функцию — запасающую. Основной компонент крахмала — разветвленный полисахарид амилопектин. Гликоген подобен амилопектину, однако имеет меньшую молекулярную массу и более разветвленную структуру. Каково биологическое значение указанных особенностей гликогена?

§ 6. Липиды

Липиды (от греч. *липос* — жир) — обширная группа жиров и жироподобных веществ, которые содержатся в клетках всех живых организмов. Большинство из них неполярны и, следовательно, гидрофобны. Они практически нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях (бензине, хлороформе, эфире и др.).

В живых организмах содержание липидов составляет от 5 до 15 % сухой массы. В клетках жировой ткани оно достигает 90 %. Высокое содержание липидов характерно для нервной ткани, подкожной клетчатки, молока млекопитающих. Много жиров в семенах и плодах некоторых растений (*подсолнечника*, *грецкого*

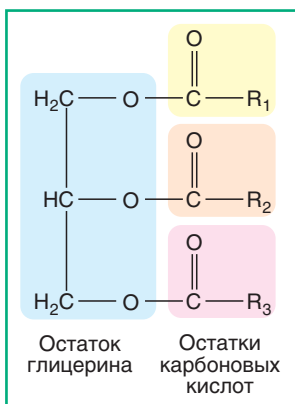


Рис. 16. Схема строения молекулы жира

ореха, маслины, льна, клещевины, рапса, сои, кукурузы). Они используются для промышленного получения растительных масел.

По химическому строению липиды весьма разнообразны. Рассмотрим важнейшие группы липидов. **Жиры** — наиболее простые и широко распространенные липиды. Их молекулы образуются в результате присоединения к молекуле спирта глицерина трех остатков карбоновых кислот (чаще всего высших), которые могут быть одинаковыми или разными (рис. 16).

Атомы углерода в молекулах карбоновых кислот могут быть соединены друг с другом как простыми, так и двойными связями. В первом случае кислоты называются предельными или насыщенными. Если же имеются двойные связи, то это кислоты непредельные, или ненасыщенные. Среди предельных карбоновых кислот наиболее часто в состав жиров входят пальмитиновая и стеариновая, а среди непредельных — олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты (рис. 17).

Длина углеродных цепей и количество двойных связей в остатках карбоновых кислот определяют физические свойства того или иного жира. Для жиров с короткими и (или) ненасыщенными цепями характерна низкая температура плавления. При комнатной температуре они имеют жидкую либо мазеподобную

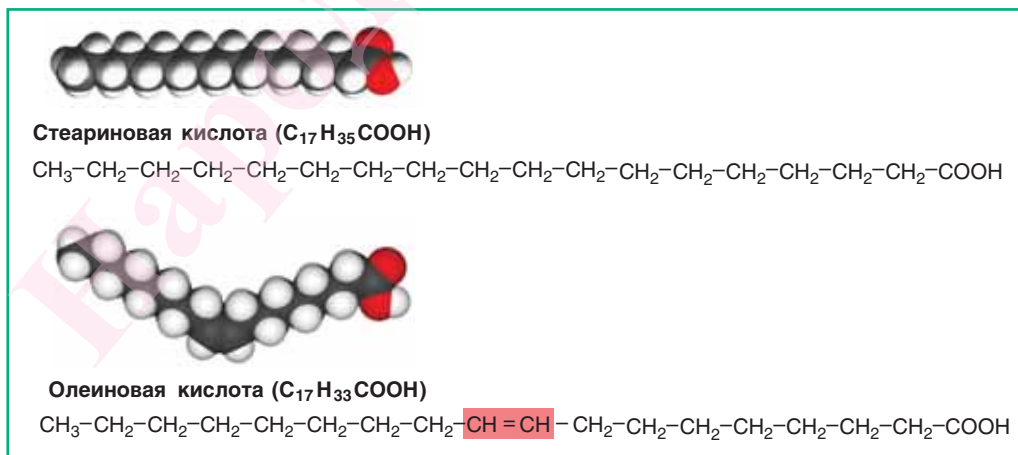


Рис. 17. Структура молекул стеариновой и олеиновой кислот

консистенцию. И наоборот, жиры с длинными и насыщенными цепями при комнатной температуре представляют собой твердые вещества. У животных, живущих в холодном климате (например, у *рыб* арктических морей), жиры обычно содержат больше остатков ненасыщенных кислот, чем у обитателей южных широт. По этой причине их жир и при низких температурах остается жидким, а тело сохраняет гибкость.

Фосфолипиды по структуре сходны с жирами, но в их молекуле один остаток карбоновой кислоты замещен радикалом, содержащим остаток фосфорной кислоты (рис. 18). Фосфолипиды являются основным компонентом клеточных мембран.

Молекула фосфолипидов состоит из двух частей, различных по своей растворимости в воде: полярной гидрофильной головки и гидрофобных хвостов — неполярных углеводородных цепей карбоновых кислот (см. рис. 18). На рисунке 19 показана ориентация молекул фосфолипидов в разных средах. Такая природа фосфолипидов обуславливает их ключевую роль в формировании структуры биологических мембран, которые мы рассмотрим позднее.

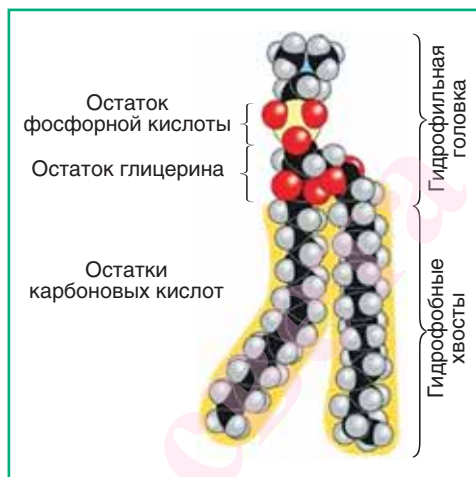


Рис. 18. Строение молекулы фосфолипидов

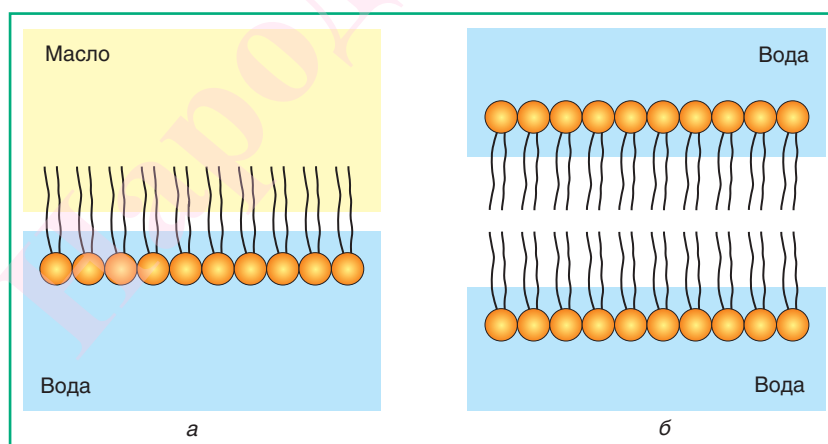


Рис. 19. Ориентация молекул фосфолипидов на границе вода — масло (а) и в воде (б)

К липидам относятся также **воски**, выполняющие в организме растений и животных в основном защитную функцию.

У млекопитающих воски входят в состав секрета, выделяемого сальными железами кожи. Секрет сальных желез смазывает кожу и волосы, делая их эластичными и уменьшая снашиваемость волосяного покрова. У птиц воски, секретлируемые копчиковой железой, придают перьям водоотталкивающие свойства.

Восковой слой покрывает листья наземных растений (восковая кутикула) и поверхность тела наземных членистоногих, предохраняя от излишнего испарения воды.

Воски — сложные эфиры одноатомных высокомолекулярных (имеющих длинный углеродный скелет) спиртов и высших карбоновых кислот. У животных воски также входят в состав головного мозга, лимфатических узлов, селезенки. Образующий пчелами воск используется для строительства сот.

Еще одну группу липидов составляют **стероиды**. Их молекулы не содержат остатков карбоновых кислот. Стероидами являются, например, желчные кислоты (важнейшие компоненты желчи) и стероидные гормоны (половые гормоны, гормоны коры надпочечников — кортикостероиды).

Исключительно важную роль в организме человека и животных играет холестерин. Он необходим для синтеза желчных кислот, стероидных гормонов, витамина D. Кроме того, холестерин входит в состав биологических мембран, обеспечивает их стабильность и регулирует проницаемость.

Однако повышенное содержание холестерина в организме может вызывать развитие ряда заболеваний, в частности сердечно-сосудистых. Холестерин может откладываться на внутренних стенках кровеносных сосудов, из-за чего их просвет сужается. Это ведет к нарушению кровоснабжения тканей и органов, в первую очередь сердечной мышцы, повышается риск инфаркта миокарда, инсульта, других осложнений. К факторам, повышающим уровень холестерина, относятся: курение, недостаточная физическая активность, неправильное питание (переедание, избыток жиров в пище) и др.

Липиды способны образовывать сложные соединения с веществами других классов, например с белками — липопротеины, с углеводами — гликолипиды.

Функции липидов. Одна из основных функций липидов — энергетическая. При полном окислении 1 г жиров до углекислого газа и воды выделяется около 39 кДж энергии, что намного больше по сравнению с полным окислением такого же количества углеводов. Это дает возможность животным, впадающим в спячку, расходовать накопленные летом и осенью жировые запасы для поддержания процессов жизнедеятельности в зимний период. Высокое содержание липидов в семенах растений обеспечивает энергией развитие зародыша и проростка, пока он не перейдет к самостоятельному питанию.

Кроме того, при окислении 1 г жиров образуется 1,05—1,1 г воды, поэтому благодаря запасам жира некоторые животные могут длительное время обходиться без нее. Например, *верблюды* в пустыне выдерживают без воды 10—12 суток, *медведи* и другие животные во время зимней спячки — более двух месяцев. Необходимую для жизнедеятельности воду эти животные получают именно в результате окисления запасенных жиров.

Важной функцией липидов является **строительная (структурная)**. Фосфолипиды, холестерин, липопротеины, гликолипиды — важнейшие компоненты клеточных мембран.

Защитная функция липидов заключается в том, что они предохраняют внутренние органы от механических повреждений (например, почки *человека* покрыты жировым слоем, защищающим их от травм, сотрясения при ходьбе и прыжках).

Накапливаясь в подкожной жировой клетчатке, жиры выполняют **теплоизоляционную функцию**. Так, у *синего кита* толщина подкожного жирового слоя может превышать 50 см.

Регуляторная функция. Половые гормоны и кортикостероиды регулируют процессы развития и размножения, обмена веществ. Витамины группы D, которые являются производными холестерина, играют важную роль в обмене кальция и фосфора. Желчные кислоты участвуют в пищеварении: они обеспечивают эмульгирование жиров пищи и всасывание продуктов их расщепления.

- ?
1. Что представляют собой липиды? К какой группе относится большинство липидов — к гидрофильным или к гидрофобным веществам?
 2. В каких клетках (тканях, органах) растений и животных содержится больше всего липидов?
 3. Перечислите группы липидов. Какие основные биологические функции характерны для каждой группы?
 4. Почему при комнатной температуре одни жиры твердые, а другие имеют жидкую консистенцию? Приведите примеры твердых и жидких жиров.
 5. Выявите сходство и различия в структуре и свойствах жиров и фосфолипидов.
 6. Многие животные, обитающие в условиях холодного климата, имеют толстую подкожную жировую клетчатку. Некоторые обитатели степей и пустынь также усиленно запасают подкожный жир. Какие функции выполняют жиры в организме этих животных?
 7. Почему при окислении жиров высвобождается больше энергии, чем при окислении такого же количества углеводов?
 8. Содержание запасных углеводов в клетках растений может достигать 90 % сухой массы. В организме животных основные запасы хранятся в виде жиров. Чем это можно объяснить?

§ 7. Нуклеиновые кислоты

Все живые организмы способны сохранять наследственную информацию и передавать ее потомкам при размножении. Эту функцию выполняют **нуклеиновые кислоты**.

Впервые нуклеиновые кислоты были открыты швейцарским биохимиком Ф. Мишером в 1868 г. В ходе исследований ученый обнаружил и выделил их из ядер лейкоцитов *человека* и сперматозоидов *лосося*. От слова «ядро» (от лат. *нуклеус*) и произошло название «нуклеиновые кислоты».

Впоследствии нуклеиновые кислоты были обнаружены во всех клетках растений, животных, грибов, протистов, бактерий и даже в вирусах. Причем выяснилось, что молекулы нуклеиновых кислот содержатся не только в ядре, но и в цитоплазме клеток, в составе некоторых органоидов.

Нуклеиновые кислоты — самые крупные из молекул живых организмов. Их относительная молекулярная масса может составлять от нескольких тысяч до нескольких миллионов.

Нуклеиновые кислоты — сложные биополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды.

Строение нуклеотидов и образование полинуклеотидов. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, пятиуглеродного сахара (пентозы) и остатка фосфорной кислоты (рис. 20).

В состав нуклеотида может входить одно из пяти азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), тимин (Т) или урацил (У). Аденин и гуанин относятся к пуриновым основаниям, цитозин, тимин и урацил — к пиримидиновым.

Обратите внимание, что в молекуле нуклеотида азотистое основание присоединено к первому атому углерода пентозы, а остаток фосфорной кислоты — к пятому.

Формирование линейной полинуклеотидной цепочки происходит путем соединения пентозы одного нуклеотида с остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида (рис. 21).

В зависимости от вида пятиуглеродного сахара в составе нуклеотидов различают два типа нуклеиновых кислот: **дезоксирибонуклеиновые (ДНК)** и **рибонуклеиновые (РНК)**.

В состав нуклеотидов ДНК входит остаток дезоксирибозы, а нуклеотиды РНК содержат остаток рибозы. Кроме того, азотистое основание тимин (Т) может входить только в состав нуклеотидов ДНК, а урацил (У) встречается только в составе нуклеотидов РНК. Таким образом, как в состав ДНК, так и в состав РНК входит по четыре типа нуклеотидов.

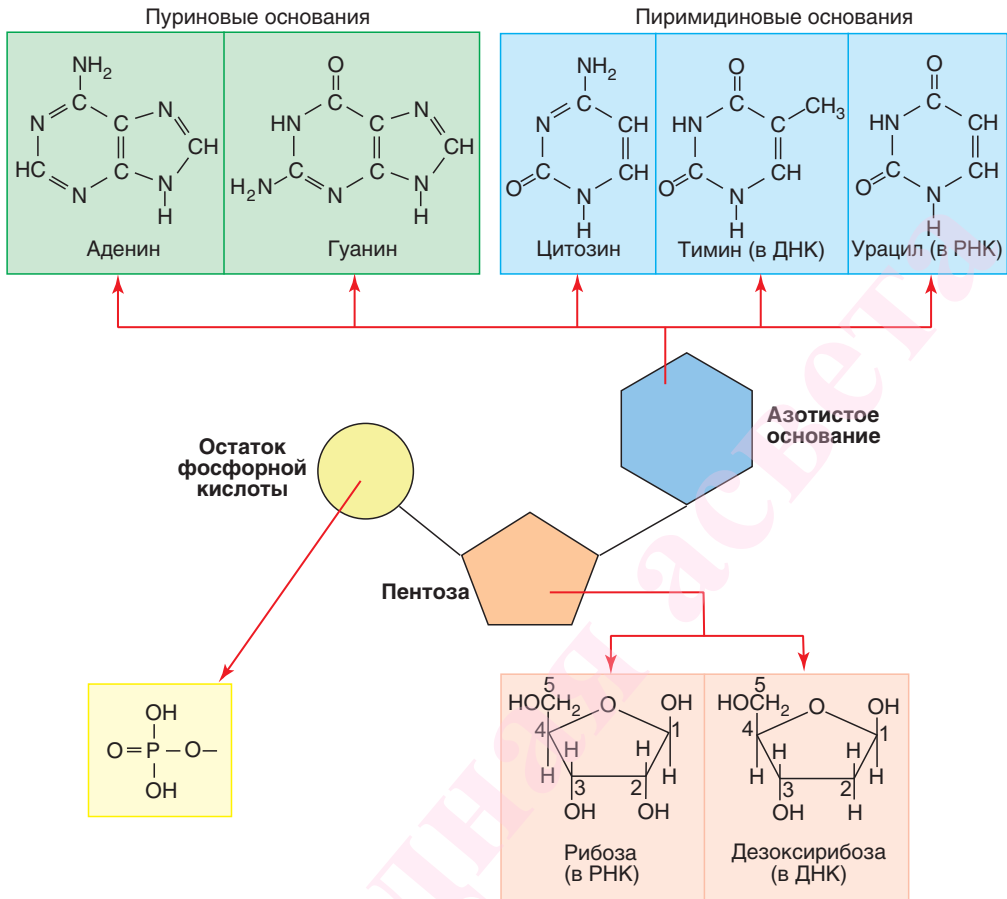


Рис. 20. Схема строения нуклеотида

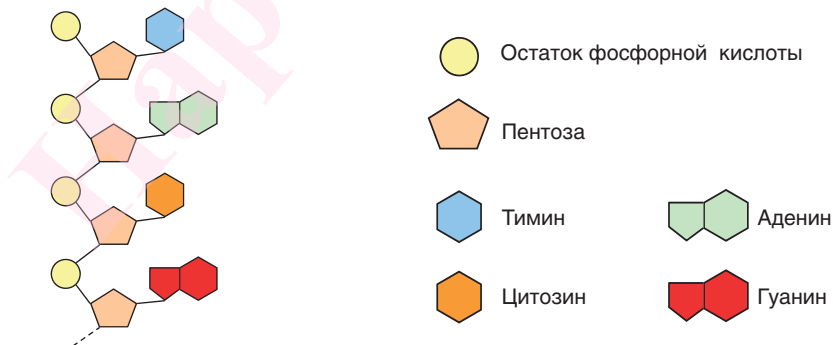


Рис. 21. Схема строения полинуклеотидной цепи

Строение и функции ДНК. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, соединенных между собой водородными связями (на рисунках показаны пунктиром). Эти связи возникают между азотистыми основаниями нуклеотидов противоположных цепей: между аденином и тимином возникают две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три (рис. 22). Нуклеотиды образуют пары, взаимно дополняя друг друга. Такое соответствие парных нуклеотидов называется **комплементарностью** (от лат. *complementum* — дополнение). Таким образом, цепи ДНК комплементарны — последовательность нуклеотидов в одной цепи определяет их последовательность в другой, что лежит в основе формирования пространственной структуры молекулы ДНК.

Две полинуклеотидные цепи ДНК закручены вокруг общей оси, создавая двойную спираль диаметром около 2 нм, напоминающую винтовую лестницу (рис. 23).

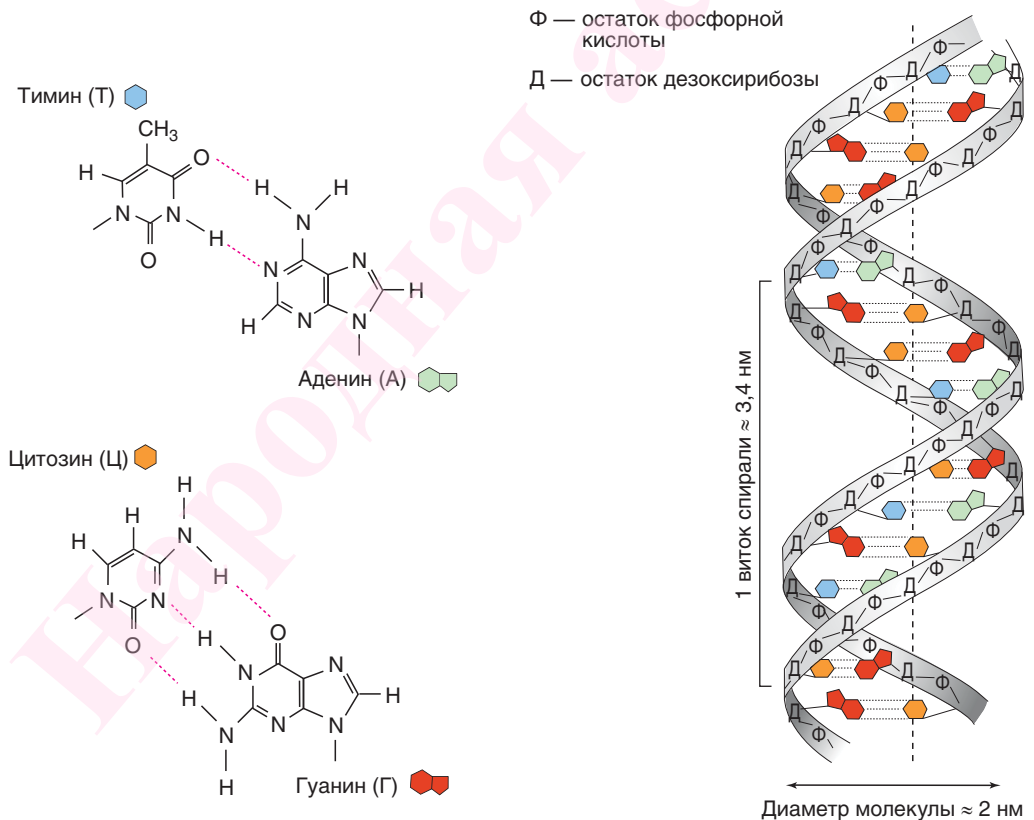


Рис. 22. Схема образования комплементарных пар азотистых оснований

Рис. 23. Структура молекулы ДНК

Уотсон Джеймс Дьюи (р. 1928) — американский биохимик. В 1953 г. представил разработанную совместно с Ф. Криком модель двойной спирали ДНК. Лауреат Нобелевской премии (1962).



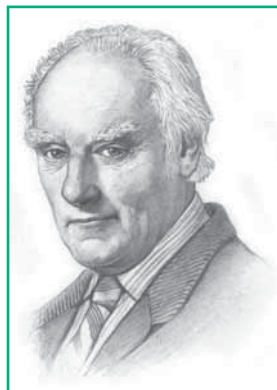
Один виток спирали включает 10 пар нуклеотидов, его длина 3,4 нм. В спиральной молекуле двуцепочечной ДНК азотистые основания находятся внутри спирали.

Функцией ДНК является хранение наследственной (генетической) информации, а также передача этой информации потомкам. В ДНК любой клетки закодирована информация о структуре всех белков данного организма.

Расшифровка структуры ДНК имеет свою предысторию. В 1950 г. американский ученый Э. Чаргафф и его коллеги, исследуя состав молекулы ДНК, установили следующие закономерности, впоследствии названные правилами Чаргаффа.

1. Количество адениловых нуклеотидов в молекуле ДНК равно количеству тимидиловых ($A = T$), а количество гуаниловых — количеству цитидиловых ($G = C$).
2. Количество пуриновых азотистых оснований равно количеству пиримидиновых ($A + G = T + C$).
3. Суммарное количество адениловых и цитидиловых нуклеотидов равно суммарному количеству тимидиловых и гуаниловых нуклеотидов ($A + C = T + G$), что следует из первого правила.

Это открытие способствовало установлению пространственной структуры ДНК и определению ее роли в передаче наследственной информации от одного поколения другому. В 1953 г. на основании правил Чаргаффа и данных о пространственной структуре молекулы ДНК, полученных английским биофизиком М. Уилкинсом, американский ученый Дж. Уотсон и англичанин Ф. Крик предложили трехмерную модель структуры ДНК, которая получила название «двойной спирали» (см. рис. 23). За разработку модели молекулы ДНК Дж. Уотсон, Ф. Крик и М. Уилкинс в 1962 г. были удостоены Нобелевской премии.



Крик Френсис Харри Комптон (1916—2004) — английский биофизик и генетик. В 1953 г. совместно с Дж. Уотсоном разработал модель молекулы ДНК (двойную спираль), что положило начало молекулярной генетике. Лауреат Нобелевской премии (1962).

При изменении условий (например, при повышении температуры) ДНК может подвергаться денатурации — плавлению. При этом водородные связи между азотистыми основаниями разрываются и комплементарные цепи отделяются друг от друга. Молекулы ДНК, в которых преобладают Г—Ц пары, характеризуются большим содержанием водородных связей, чем молекулы с преобладанием А—Т пар, поэтому плавятся при более жестких условиях. Денатурация ДНК, как правило, носит обратимый характер.

Строение и функции РНК. Строение молекул РНК во многом сходно со строением молекул ДНК. Однако имеется и ряд существенных отличий. Как вы уже знаете, в молекулах РНК вместо дезоксирибозы в состав нуклеотидов входит рибоза, а вместо тимина (Т) — урацил (У). Однако главное отличие состоит в том, что молекулы РНК одноцепочечные. Нуклеотиды цепи РНК способны образовывать водородные связи между собой, но в этом случае речь идет о внутримолекулярном взаимодействии комплементарных нуклеотидов. Молекулы РНК значительно короче ДНК.

В клетке существует несколько видов РНК, которые различаются по величине молекул, структуре и функциям. Все виды РНК синтезируются на определенных участках одной из цепей ДНК. Такой синтез получил название матричного, так как молекула ДНК является матрицей (т. е. образцом, моделью) для синтеза молекул РНК.

Рибосомные РНК (рРНК) составляют 80 % всех РНК клетки. Молекулы рРНК соединяются с особыми белками и образуют рибосомы — органоиды, на которых происходит синтез белков из аминокислот.

Транспортные РНК (тРНК) составляют около 15 % всех клеточных РНК. Молекулы тРНК сравнительно небольшие (в среднем состоят из 80 нуклеотидов). Все они имеют сходную пространственную конфигурацию. Благодаря формированию внутримолекулярных водородных связей молекула тРНК приобретает характерную пространственную структуру, называемую клеверным листом (см. рис. 67 на с. 119). Функция тРНК — перенос аминокислот к рибосомам и участие в процессе синтеза белка.

Информационные, или матричные, РНК (иРНК, мРНК) наиболее разнородны по размерам и структуре. Молекулы иРНК содержат информацию о структуре определенных белков. В ходе синтеза белков на рибосомах они служат матрицами, поэтому биосинтез белка также относится к матричным процессам. Содержание иРНК составляет 3—5 % всей клеточной РНК.

Функции всех типов РНК связаны с процессами синтеза белка. Таким образом, ДНК является хранителем информации о структуре всех белков, а РНК обеспечивают реализацию этой информации, участвуя в процессе биосинтеза белков на рибосомах.

- ? 1. Какие типы нуклеиновых кислот существуют? Что является мономерами нуклеиновых кислот?
- | | |
|-------------------------|-----------------------|
| а) Азотистые основания; | д) моносахариды; |
| б) аминокислоты; | е) нуклеотиды; |
| в) РНК; | ж) фосфорная кислота. |
| г) ДНК; | |
2. Опишите строение нуклеотида. Каким образом могут соединяться нуклеотиды в молекуле ДНК?
3. Установлена последовательность нуклеотидов одной из цепей ДНК: ЦТГАГТТЦА. Определите порядок нуклеотидов комплементарной цепи.
4. Охарактеризуйте пространственную структуру молекулы ДНК.
5. Какие типы РНК содержатся в клетке? Сравните их по выполняемым функциям, особенностям строения и процентному содержанию от общего количества РНК в клетке.
6. Сравните по различным признакам ДНК и РНК. Выявите черты их сходства и различия.
7. Фрагмент молекулы ДНК содержит 126 адениловых нуклеотидов (А), что составляет 18 % от общего количества нуклеотидов в этом фрагменте. Какова длина данного фрагмента ДНК и сколько цитидиловых нуклеотидов (Ц) он содержит?
8. У исследователя имеется три молекулы ДНК одинаковой длины. Известно, что содержание тимидиловых нуклеотидов (Т) в первом образце составляет 20 % от общего числа нуклеотидов, во втором — 36 %, в третьем — 8 %. Он начал нагревать данные образцы ДНК, постепенно повышая температуру. При этом происходило отделение комплементарных цепей друг от друга — так называемое плавление ДНК. Какой образец начал плавиться первым, а какой расплавился в последнюю очередь? Почему?

§ 8. АТФ

Нуклеотиды являются структурной основой для синтеза целого ряда органических веществ. К таким веществам в первую очередь относится **аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)**. АТФ — универсальный хранитель и переносчик энергии в клетках всех организмов. Практически во всех биохимических процессах, идущих в клетках с затратами энергии, в качестве поставщика энергии используется АТФ.

Благодаря использованию энергии АТФ в клетках синтезируются новые молекулы белков, углеводов, липидов, осуществляется активный транспорт веществ, движение жгутиков и ресничек, происходит деление клеток, осуществляется работа мышц, поддерживается постоянная температура тела теплокровных животных и т. д.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, пятиуглеродного сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. Фосфатные группы в

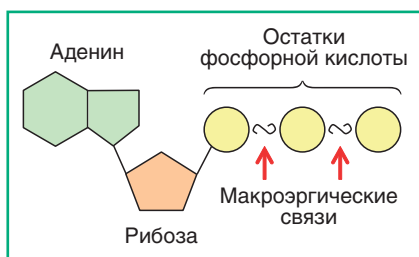
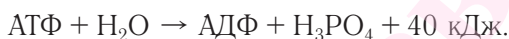


Рис. 24. Схема строения молекулы АТФ

молекуле АТФ соединены между собой двумя макроэргическими (высокоэнергетическими) связями (рис. 24).

В процессе гидролиза АТФ происходит разрыв макроэргических связей и выделяется большое количество энергии. В результате гидролитического отщепления от АТФ одного остатка фосфорной кислоты (реакция дефосфорилирования) образуется **аденозиндифосфорная кислота (АДФ)** и высвобождается 40 кДж/моль энергии:



АДФ может подвергнуться дальнейшему гидролизу с отщеплением еще одной фосфатной группы и выделением второй «порции» энергии. При этом АДФ преобразуется в **аденозинмонофосфорную кислоту (АМФ)**:



Обратный процесс — синтез АТФ — происходит в результате присоединения к молекуле АДФ остатка фосфорной кислоты (реакция фосфорилирования). Этот процесс осуществляется за счет энергии, высвобождающейся при окислении органических веществ (глюкозы, высших карбоновых кислот и др.). Для образования 1 моль АТФ из АДФ должно быть затрачено не менее 40 кДж энергии:



АТФ чрезвычайно быстро обновляется. У человека, например, каждая молекула АТФ расщепляется и вновь синтезируется около 2400 раз в сутки, поэтому средняя продолжительность ее «жизни» — менее 1 мин. Синтез АТФ осуществляется главным образом в митохондриях и хлоропластах, частично в гиалоплазме.

Макроэргические соединения могут образовываться и на основе других нуклеотидов, например, важную роль в ряде биохимических процессов играет гуанозинтрифосфат (ГТФ). Однако АТФ является наиболее распространенным и универсальным аккумулятором энергии в клетках живых организмов.

- ? 1. Какие слова пропущены в предложении и заменены буквами (а—г)?
 В состав молекулы АТФ входит азотистое основание (а), пятиуглеродный моносахарид (б) и (в) остатка (г) кислоты.
2. Сравните строение АТФ и строение нуклеотида. Выявите сходство и различия.
3. Что представляет собой процесс гидролиза АТФ? Синтеза АТФ? В чем заключается биологическая роль АТФ?
4. Какие связи называются макроэргическими? Какие функции могут выполнять вещества, содержащие макроэргические связи?

5. Общая формула АТФ — $C_{10}H_{16}N_5O_{13}P_3$. При гидролизе 1 моль АТФ до АДФ выделяется 40 кДж энергии. Сколько энергии выделится при гидролизе 1 кг АТФ?

6. В одну клетку ввели молекулы АТФ, меченные радиоактивным фосфором ^{32}P по последнему (третьему) остатку фосфорной кислоты, а в другую — молекулы АТФ, меченные ^{32}P по первому (ближайшему к рибозе) остатку. Через 5 мин в обеих клетках измерили содержание неорганического фосфат-иона, меченного ^{32}P . Где оно оказалось выше и почему?

§ 9. Биологически активные вещества

Особой группой органических соединений являются биологически активные вещества. С их помощью осуществляются и регулируются процессы обмена веществ, роста и развития живых организмов. Некоторые биологически активные вещества, выделяемые организмами, оказывают влияние на особей своего и других видов. Например, животные с помощью различных биологически активных веществ способны привлекать особей противоположного пола или отпугивать врагов, а растения — угнетать или стимулировать рост других растений, почвенных микроорганизмов. К биологически активным веществам относятся витамины, гормоны, феромоны, алкалоиды, антибиотики и др.

Витамины — это низкомолекулярные органические соединения, необходимые для жизнедеятельности организмов. Они принимают участие в регуляции обмена веществ преимущественно как компоненты сложных ферментов.

Традиционно витамины обозначают буквами латинского алфавита А, В, С, D и т. д., но у каждого из них есть и названия. Например, витамин А — ретинол, витамин С — аскорбиновая кислота. Витамины имеют разную химическую структуру и свойства. Одни витамины растворяются в жирах — их называют жирорастворимыми (например, А, D), другие растворимы в воде и, соответственно, называются водорастворимыми (например, С, В₁, В₆).

Источником витаминов для человека и животных являются продукты питания преимущественно растительного происхождения. Однако некоторые витамины содержатся только в продуктах животного происхождения (например, А и D).

Ряд витаминов может синтезироваться в организме человека и животных из предшественников (провитаминов). Например, в коже человека под действием ультрафиолетового излучения из провитамина (производное холестерина) синтезируется витамин D, а в печени из каротинов образуется витамин А. Некоторые витамины в организме человека и животных могут синтезировать симбиотические микроорганизмы. Например, в кишечнике человека они синтезируют витамин В₆.

Гормоны (от греч. *гормоо* — побуждаю) — биологически активные вещества, которые вырабатываются специализированными клетками, тканями и органами (железами внутренней и смешанной секреции), включаются в биохимические процессы и оказывают воздействие на другие клетки, ткани и органы (мишени).

Гормоны могут иметь белковую (гормон роста соматотропин, гормоны поджелудочной железы инсулин и глюкагон) и стероидную природу (половые гормоны, гормоны коры надпочечников), а также быть производными аминокислот (гормоны щитовидной железы тироксин и трийодтиронин, гормоны мозгового вещества надпочечников норадреналин, адреналин) и др.

Гормонам свойственна высокая биологическая активность — даже в очень малых концентрациях они оказывают сильное воздействие на процессы, протекающие в организме. Специфичность гормонов выражается в том, что они действуют на определенные мишени. Например, гормон роста влияет преимущественно на костную и хрящевую ткани. Под контролем гормонов происходят все этапы индивидуального развития человека и животных, а также все процессы жизнедеятельности. Они обеспечивают приспособление к изменениям условий внешней и внутренней среды организма, регуляцию активности ферментов.

Если определенные гормоны вырабатываются в недостаточном количестве или не вырабатываются вообще, в организме наблюдаются нарушения развития и обмена веществ разной степени тяжести. Так же отрицательно на организм влияет и чрезмерное образование определенных гормонов. Из курса биологии 9-го класса вам известно, например, что при недостаточном образовании в организме ребенка гормона роста развивается карликовость, а при чрезмерном — гигантизм.

У растений синтезируются фитогормоны (от греч. *фитон* — растение). Они влияют практически на все процессы роста и развития растений: деление и рост клеток, дифференцировку тканей, формирование органов, развитие почек, прорастание семян и т. д. Одни фитогормоны стимулируют эти процессы, другие, наоборот, угнетают.

Например, ауксины, которые синтезируются в верхушечных образовательных тканях, вызывают растяжение клеток. В результате стимулируется рост стеблей, листьев и корней, возникают их изгибы. Гиббереллины также ускоряют рост органов за счет стимуляции как деления, так и растяжения клеток. Кроме того, они прерывают период покоя у семян, клубней, луковиц, стимулируют прорастание пыльцы. Синтезируются гиббереллины в интенсивно растущих органах — формирующихся семенах, верхушечных почках, реже в корнях. Цитокинины, которых больше всего в семенах, плодах и образовательных тканях, стимулируют деление клеток.

Феромоны (от греч. *феро* — несущий, *гормон* — побуждающий) — биологически активные вещества, которые выделяются из организма во внешнюю среду и оказывают влияние на поведение и физиологическое состояние особей того же вида. Феромоны используются для узнавания особей своего вида, для привлечения брачного партнера, для обозначения своей территории или для защиты. Феромоны, как и гормоны, действуют в малых концентрациях и представляют собой сигнальные молекулы. И если гормоны регулируют процессы жизнедеятельности внутри организма, то феромоны передаются другим организмам в качестве химических сигналов. Коммуникация с помощью феромонов наблюдается у бактерий, протистов и различных животных.

Алкалоиды — это органические биологически активные вещества чаще растительного происхождения. Большинство алкалоидов ядовиты для животных и человека. Алкалоиды обнаружены приблизительно у 2500 видов покрытосеменных растений. Их значение в жизни растений, по-видимому, заключается в защите от поедания животными.

Некоторые алкалоиды в малых дозах используются человеком в медицине в качестве лекарств (атропин, кофеин, морфин и др.). Алкалоид хинин применяют при лечении малярии: он угнетает жизнедеятельность *малярийного плазмодия* в эритроцитах человека.

Особая группа биологически активных веществ — **антибиотики** (от греч. *анти* — против, *биос* — жизнь). Это биологически активные вещества природного или синтетического происхождения. Природные антибиотики вырабатываются клетками различных микроорганизмов. Они влияют на клетки других микроорганизмов, угнетая развитие последних или убивая их.

Человек широко использует антибиотики для лечения заболеваний, вызванных болезнетворными бактериями, паразитическими протистами или грибами. Некоторые антибиотики тормозят рост злокачественных опухолей, угнетая размножение раковых клеток. Однако антибиотики следует принимать только по назначению врача, причем строго соблюдая рекомендации по их приему. Самолечение и злоупотребление антибиотиками может привести к ослаблению собственной защиты организма, гибели микрофлоры кишечника, заболеваниям печени и почек.

- ?
1. Назовите основные группы биологически активных веществ.
 2. Почему при недостатке или отсутствии определенных витаминов в организме человека и животных наблюдаются различные нарушения обмена веществ?
 3. Каковы основные свойства гормонов?
 4. На основании материала, изученного в 9-м классе, докажите, что избыточная и недостаточная секреция гормонов ведет к нарушениям процессов жизнедеятельности и развития организма.
 5. Какова биологическая роль феромонов? Что общего у феромонов и гормонов? В чем заключается главное отличие между этими группами биологически активных веществ?
 6. Что такое алкалоиды? Каково их значение в природе и жизни человека?
 7. Используя знания, полученные при изучении организма человека в 9-м классе, объясните, почему злоупотребление антибиотиками нередко приводит к расстройствам пищеварения, ослаблению собственной защиты организма, болезням печени и почек?
 8. Заболевания, вызванные избыточным поступлением витаминов в организм, называются гипервитаминозами. Чаще всего у людей наблюдаются гипервитаминозы D и A. При гипервитаминозе D развивается головная боль и боль в мышцах, нарушается пищеварение. При гипервитаминозе A наблюдаются расстройства нервной системы, зуд и шелушение кожи и т. п. В то же время гипервитаминозы C, B₁, B₆ встречаются гораздо реже и, как правило, лечатся намного быстрее. Как вы думаете, с чем это связано?

Глава 2

Клетка — структурная и функциональная единица живых организмов

§ 10. История открытия клетки.

Создание клеточной теории

Все живые организмы состоят из клеток. Некоторые — всего лишь из одной клетки (многие бактерии и протисты), другие являются многоклеточными.

Клетка — элементарная структурная и функциональная единица организма, обладающая всеми основными признаками живого.

Клетки способны размножаться, расти, обмениваться веществами и энергией с окружающей средой, реагировать на изменения, происходящие в этой среде. В каждой клетке живого организма содержится наследственный материал, в котором заключена информация обо всех признаках и свойствах данного организма. Для того чтобы понять, как существует и работает живой организм, необходимо знать, как организованы и функционируют клетки. Многие процессы, присущие организму в целом, протекают в каждой его клетке (например, синтез органических веществ, дыхание и др.).

Изучением строения клетки и принципов ее жизнедеятельности занимается **цитология** (от греч. *китос* — клетка, ячейка, *логос* — учение, наука).

История открытия клетки. Большинство клеток имеют очень маленькие размеры, поэтому их нельзя рассмотреть невооруженным глазом. Сегодня известно, что диаметр большинства клеток не превышает 20—100 мкм, а у шаровидных бактерий — 1,5 мкм. Поэтому открытие клетки стало возможным только после изобретения увеличительного прибора — микроскопа. Это произошло в конце XVI — начале XVII в. Однако только через полвека, в 1665 г., англичанин Р. Гук применил микроскоп для исследования живых организмов. Гук изучил под микроскопом тонкий срез пробки и увидел ее ячеистое строение, подобное пчелиным сотам. Эти ячейки Гук и назвал клетками. Вскоре клеточное строение растений подтвердили итальянский биолог и врач М. Мальпиги и английский ботаник Н. Грю. Их внимание привлекли форма клеток и строение их оболочек. В резуль-



Гук Роберт (1635—1703) — английский естествоиспытатель, разносторонний ученый и экспериментатор. Усовершенствовал микроскоп и установил клеточное строение тканей, ввел термин «клетка».

Шванн Теодор (1810—1882) — немецкий биолог, основоположник клеточной теории.

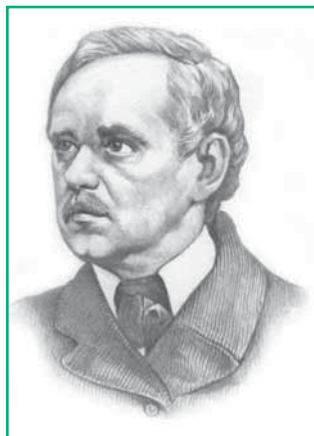


тате возникло представление о клетках как о «мешочках», или «пузырьках», наполненных «питательным соком».

Значительный вклад в изучение клетки внес голландский микроскопист А. ван Левенгук, открывший одноклеточные организмы — *инфузории*, *амебы*, *бактерии*. Он также впервые наблюдал клетки животных — эритроциты и сперматозоиды.

В начале XIX в. были предприняты попытки изучения внутреннего содержимого клеток. В 1825 г. чешский ученый Я. Пуркине открыл ядро в яйцеклетке птиц. Он также ввел понятие «протоплазма» (от греч. *протос* — первый, *плазма* — оформленный), которое соответствует сегодняшнему понятию цитоплазмы. В 1831 г. английский ботаник Р. Броун впервые описал ядро в клетках растений, а в 1833 г. он пришел к выводу, что ядро является обязательной частью растительной клетки. Таким образом, в это время меняется представление о строении клеток: главным стали считать не клеточную оболочку, а внутреннее содержимое.

Клеточная теория. В 1838 г. была опубликована работа немецкого ботаника М. Шлейдена, в которой он высказал идею о том, что клетка является основной структурной единицей растений. Однако честь создания клеточной теории принадлежит немецкому зоологу и физиологу Т. Шванну. Основываясь на работе М. Шлейдена и других исследователей, Шванн в 1839 г. опубликовал книгу «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в которой рассматривал клетку как универсальный структурный компонент животных и растений. Шванн сделал ряд обобщений, которые впоследствии назвали **клеточной теорией**. Он считал, что все



Шлейден Маттиас Якоб (1804—1881) — немецкий ботаник, чьи труды сыграли важную роль в обосновании Т. Шванном клеточной теории.



Вирхов Рудольф (1821—1902) — немецкий биолог, основатель теории, согласно которой любой патологический процесс в организме — это сумма нарушений жизнедеятельности отдельных клеток.

живые существа состоят из клеток, которые у растений и животных имеют сходное строение.

Т. Шванн, как и М. Шлейден, ошибочно полагал, что клетки в организме возникают из неклеточного вещества. Поэтому очень важным дополнением к клеточной теории стал принцип немецкого биолога Р. Вирхова: «Каждая клетка — от клетки» (1858).

В 1872 г. профессор Дерптского университета (ныне это Тартуский университет, Эстония) Э. Руссов, а в 1874 г. молодой русский ботаник И. Д. Чистяков впервые наблюдали деление клетки. Позднее немецкий ученый В. Флемминг детально описал стадии деления клетки, а О. Гертвиг и Э. Страсбургер независимо друг от друга пришли к выводу, что информация о наследственных признаках клетки заключена в ядре. Так, работами многих исследователей была подтверждена и дополнена клеточная теория, основу которой заложил Т. Шванн.

В настоящее время клеточная теория включает следующие основные положения.

1. Клетка — элементарная структурная и функциональная единица живых организмов, которая обладает всеми признаками и свойствами живого.

2. Клетки всех организмов сходны по строению, химическому составу и основным проявлениям жизнедеятельности.

3. Клетки образуются путем деления исходной материнской клетки.

4. В многоклеточном организме клетки специализируются по функциям и образуют ткани. Из тканей построены органы и системы органов.

Клеточная теория — одно из важнейших обобщений биологии. Ее создание стало значительным событием в естествознании. Клеточная теория оказала существенное влияние на развитие биологии и послужила фундаментом для дальнейшего развития многих биологических дисциплин — эмбриологии, гистологии, физиологии и др.

Основные положения клеточной теории сохранили свое значение и на сегодняшний день, хотя более чем за 170 лет были получены новые сведения о структуре и жизнедеятельности клетки.

? 1. Кому принадлежит открытие клетки? Кто является автором и основоположником клеточной теории? Кто дополнил клеточную теорию принципом: «Каждая клетка — от клетки»?

Р. Вирхов, Р. Броун, Р. Гук, Т. Шванн, А. ван Левенгук.

2. Какие ученые внесли значительный вклад в развитие представлений о клетке? Назовите заслуги каждого из них.
3. Сформулируйте основные положения клеточной теории. Какой вклад внесла клеточная теория в развитие естественнонаучной картины мира?
4. Используя знания, полученные при изучении биологии в 6—9-м классах, на примерах докажите справедливость четвертого положения клеточной теории.
5. До 1830-х гг. было распространено мнение о том, что клетки — это «мешочки» с питательным соком, при этом главной частью клетки считалась ее оболочка. Чем могло быть обусловлено такое представление о клетках? Какие открытия способствовали изменению представлений о строении и функционировании клеток?
6. Докажите, что именно клетка является элементарной структурно-функциональной единицей живых организмов.
7. Размеры большинства растительных и животных клеток составляют 20—100 мкм, т. е. клетки являются довольно мелкими структурами. Чем обусловлены микроскопические размеры клеток? Объясните, почему растения и животные состоят не из одной (или нескольких) огромных клеток, а из множества мелких.

§ 11. Методы изучения клетки. Общий план строения клетки

Методы изучения клетки. Для изучения строения и жизнедеятельности клеток применяют самые разнообразные методы. Исторически первым методом стала **световая микроскопия**, которая основана на том, что через прозрачный или полупрозрачный объект исследования проходят лучи света, попадающие затем в систему линз объектива и окуляра. Линзы увеличивают объект исследования. С помощью световых микроскопов была открыта клетка и некоторые ее структуры (пластиды, ядро, оболочка, вакуоли). Но многие клеточные структуры или детали их строения невозможно было рассмотреть из-за их прозрачности. Поэтому были разработаны специальные методы фиксации и окрашивания исследуемого материала, позволяющие получить препараты, на которых были бы хорошо видны окрашенные структуры клетки, как, например, в клетках кончика корня лука (рис. 25).

В начале 1930-х гг. был создан **электронный микроскоп** (рис. 26), который дал возможность детально рассмотреть клеточные структуры размером до 0,1 нм. В электронном микроскопе вместо световых лучей используется пучок электронов. Под электронным микроскопом видны биологические мембраны (толщина 6—10 нм), рибосомы (диаметр около 20 нм) и другие структуры клетки.

Для выделения и подробного изучения отдельных органоидов клетки часто используется

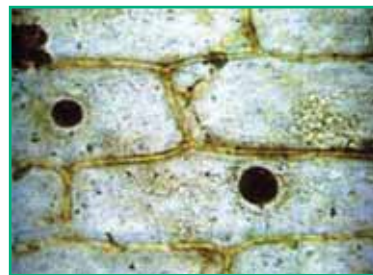


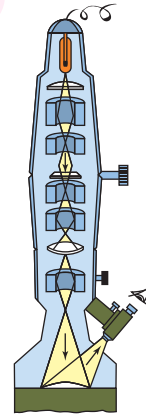
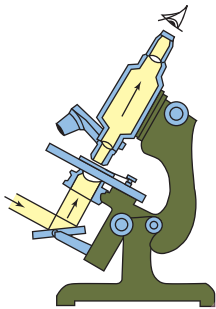
Рис. 25. Окрашенный препарат клеток кончика корня лука



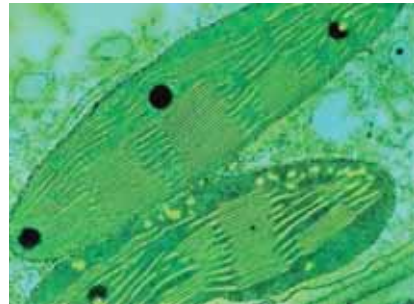
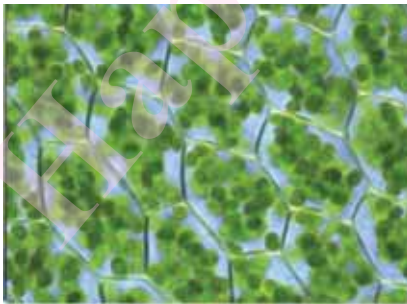
Световой микроскоп



Электронный микроскоп



Стрелками показано, как проходит луч света и пучок электронов



Так выглядят хлоропласты в клетках растения

Рис. 26. Световой и электронный микроскопы

метод **дифференциального (разделительного) центрифугирования**: разрушенные клетки помещают в центрифугу — прибор, в котором пробирки с клеточным материалом вращаются на очень высокой скорости. Разные клеточные структуры имеют различную массу, размеры и плотность, поэтому под действием центробежной силы в растворах определенных веществ (например, сахарозы или хлорида цезия) они оседают с разной скоростью и останавливаются в определенном слое жидкости, что дает возможность отделить одни частицы от других. Таким методом отделяют митохондрии, рибосомы и другие органоиды клетки.

В распоряжении современных ученых имеется целый ряд химических и физических методов, позволяющих исследовать различные виды молекул, входящих в состав клетки. Для изучения локализации отдельных химических веществ в клетке широко используются методы **цито-** и **гистохимии**. Они основаны на избирательном действии реактивов и красителей на определенные химические вещества, содержащиеся в той или иной клеточной структуре.

Если требуется проследить за каким-либо химическим соединением в клетке, то можно заменить один из атомов в его молекулах на радионуклид. Такие молекулы будут иметь радиоактивную метку, по которой их можно обнаружить с помощью счетчика радиоактивных частиц или по способности засвечивать фотопленку. Чаще всего в качестве радиоактивных меток используют нуклиды водорода (^3H), углерода (^{14}C) и фосфора (^{32}P). Такой метод получил название **авторадиографии**.

Метод **рентгеноструктурного анализа** дает возможность определять пространственное расположение атомов и их группировок в молекулах (например, ДНК, белков), входящих в состав клеточных структур.

Для изучения процессов деления клеток, их дифференцировки и специализации используют метод **клеточных культур** — выращивание клеток многоклеточных организмов на питательных средах в контролируемых условиях.

При исследовании живых клеток, выяснении функций отдельных органоидов применяют методы **микрочирургии**, т. е. оперативного воздействия на клетку: удаление отдельных органоидов или их пересаживание из одних клеток в другие, микроинъекции различных веществ и т. д.

Проследить за процессами, происходящими в живой клетке в течение длительного времени, позволяет **замедленная кино-** или **видеосъемка** через мощные световые микроскопы.

Общий план строения клетки. По строению клеток живые организмы делятся на две группы: прокариоты и эукариоты. **Прокариоты** (от лат. *pro* — перед, вместо, от греч. *карион* — ядро) — доядерные организмы. Их клетки не имеют ядра. К прокариотам относятся *бактерии*. **Эукариоты** (от греч. *eu* — полностью, хорошо, *карион* — ядро) — организмы, клетки которых содержат ядро (ядерные организмы). Эукариотами являются *протисты, грибы, растения и животные*.

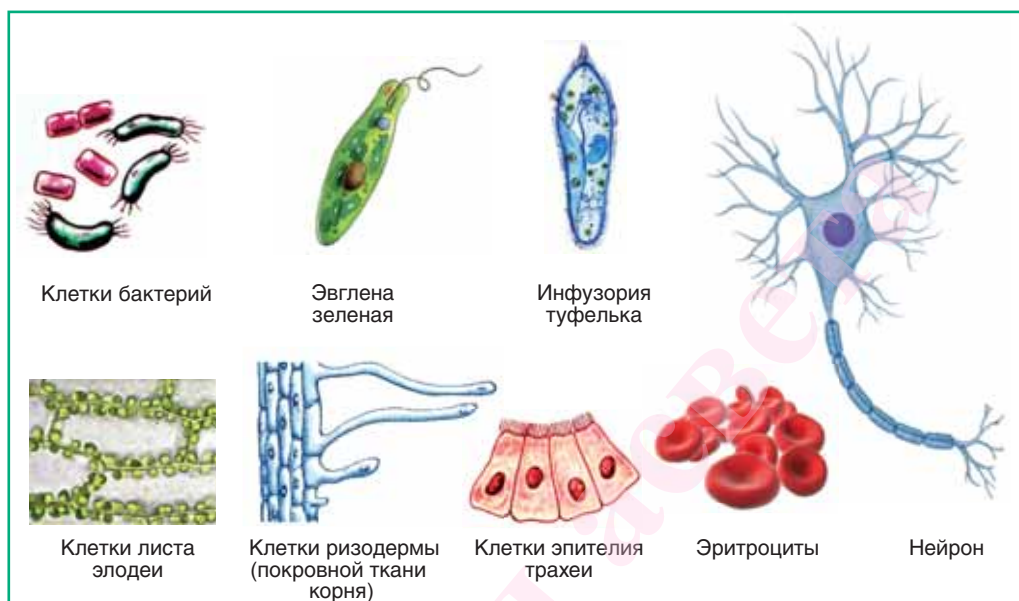


Рис. 27. Разнообразие клеток

Клетки организмов разных царств отличаются друг от друга размерами, формой, особенностями строения (рис. 27), выполняемыми функциями. Более того, существенные различия можно обнаружить в строении и функциях клеток разных тканей одного организма.

Несмотря на многообразие клеток, все они имеют **единый принцип организации** (рис. 28, 29). Клетка состоит из трех основных частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы и ядра (у эукариот). Рассмотрим строение клеток ядерных организмов.

Поверхностный аппарат образован цитоплазматической мембраной и надмембранным комплексом. Поверхностный аппарат ограничивает внутреннее содержимое клеток, защищает его от внешних воздействий, осуществляет обмен веществ между клеткой и внеклеточной средой. Надмембранный комплекс клеток растений, грибов и многих протистов представлен плотной, часто многослойной, разнообразной по строению клеточной стенкой (оболочкой). Клетки животных покрыты только цитоплазматической мембраной.

Цитоплазма (от греч. *китос* — клетка, ячейка, *плазма* — оформленный) включает внутреннюю среду клеток — гиалоплазму — и погруженные в нее цитоскелет, органоиды и включения. Цитоскелет (внутриклеточный скелет) — это система микротрубочек и микрофиламентов (микронитей). Он выполняет опорную функцию и обеспечивает внутриклеточные движения.

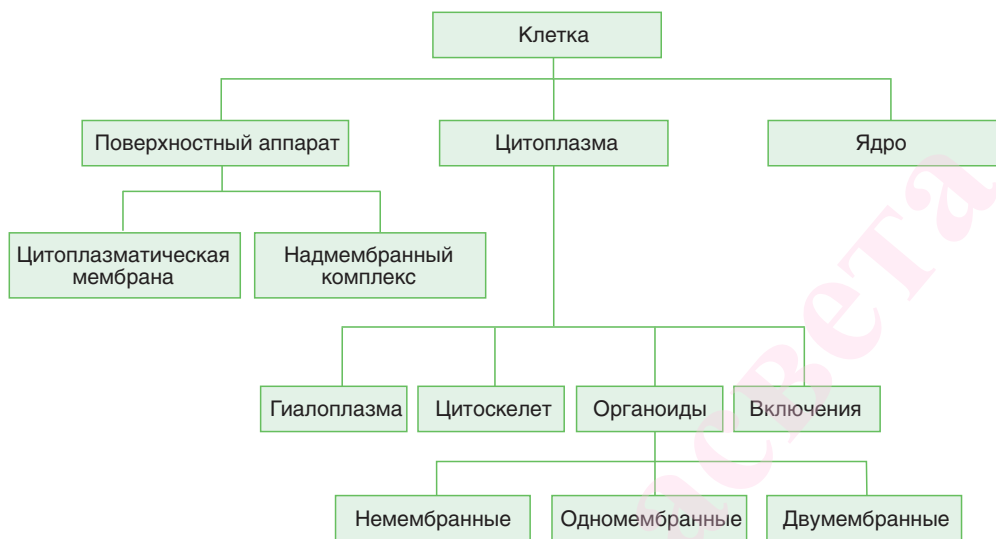


Рис. 28. Общий план строения клетки

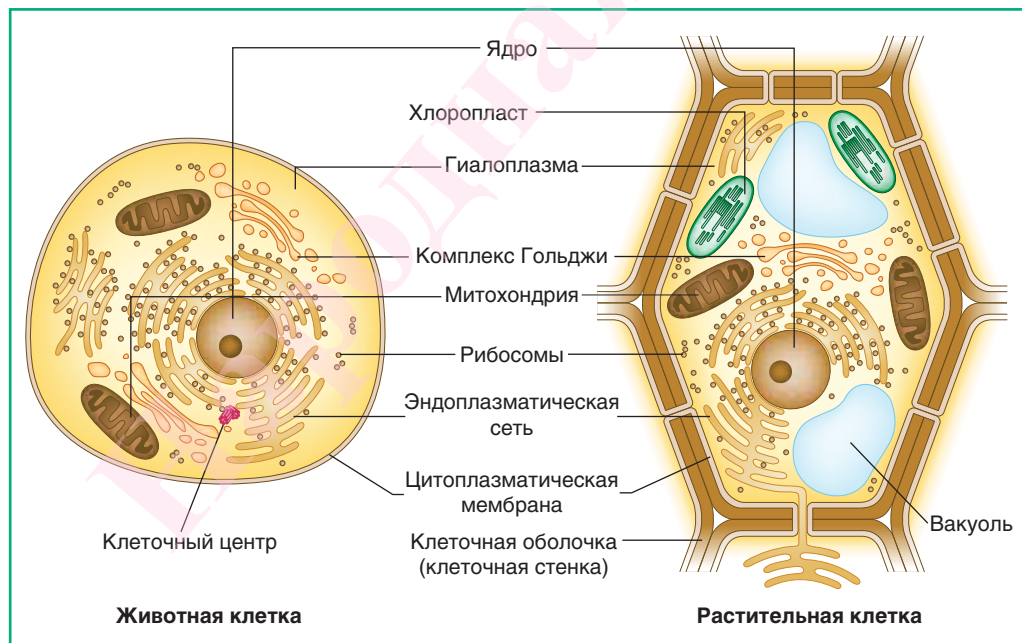


Рис. 29. Схема строения животной и растительной клеток

Органоиды — постоянные структуры цитоплазмы, имеющие разное строение и выполняющие различные функции. Органоиды можно разделить на две группы: мембранные и немембранные. Мембранные органоиды также представлены двумя типами — двумембранными и одномембранными. К двумембранным органоидам относятся митохондрии и пластиды. Одномембранными органоидами являются эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли. К немембранным органоидам относятся рибосомы и клеточный центр.

Включения — непостоянные внутриклеточные образования. Они могут появляться в процессе жизнедеятельности, исчезать и вновь образовываться. Включения в основном представляют собой запасные вещества или конечные продукты обмена веществ клетки. Это могут быть, например, липидные капли, гранулы (зерна) крахмала или гликогена, кристаллы солей.

Ядро — важнейшая структура клеток эукариот, имеющая двумембранное строение. В нем содержится ДНК, которая является носителем наследственной информации. Ядро обеспечивает хранение и реализацию наследственной информации, а также ее передачу дочерним клеткам.

? 1. Какие организмы относятся к эукариотам? К прокариотам?

Растения, грибы, протисты, бактерии, животные.

2. Какие понятия пропущены в биологических «уравнениях» и заменены вопросительными знаками?

Поверхностный аппарат клетки + ? + ядро = эукариотическая клетка

Цитоплазма = органоиды + включения + цитоскелет + ?

Надмембранный комплекс + ? = поверхностный аппарат клетки

3. Назовите и охарактеризуйте основные методы изучения клетки.

4. Каков общий принцип строения клеток? О чем свидетельствует тот факт, что клетки различных организмов имеют общий план строения?

5. Как устроен поверхностный аппарат клеток?

6. Чем органоиды отличаются от включений? В клетках каких тканей и органов растений содержится больше всего включений?

7. Подберите методы, подходящие для каждого цитологического исследования. Объясните свой выбор.

а) Определение толщины цитоплазматической мембраны клетки.

б) Выделение из нейронов ядер и их сбор в отдельную пробирку для дальнейшего изучения.

в) Подсчет числа лейкопластов (бесцветных пластид) в клетках клубня картофеля.

г) Определение формы молекулы белка и построение ее объемного изображения.

д) Размножение в лаборатории лейкоцитов человека и определение, смогут ли они выполнять свои функции без ядра.

е) Подсчет числа эритроцитов в 1 мм^3 крови человека.

8. В связи с чем некоторые клетки достигают сравнительно крупных размеров (яйцеклетки птиц и акул, клетки мякоти плодов и эндосперма семян, нейроны с отростками более 1 м)? Есть ли пределы увеличению (уменьшению) размеров клеток? Чем они обусловлены?

§ 12. Цитоплазматическая мембрана

Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) — основная, универсальная для всех клеток часть поверхностного аппарата. Ее толщина составляет около 10 нм. Плазмалемма ограничивает цитоплазму и защищает ее от внешних воздействий, принимает участие в процессах обмена веществ между клеткой и внеклеточной средой.

Основными компонентами мембраны являются липиды и белки. Липиды составляют около 40 % массы мембран. Среди них преобладают фосфолипиды.

Молекулы фосфолипидов располагаются в виде двойного слоя (липидный бислой). Как вы уже знаете, каждая молекула фосфолипида образована полярной гидрофильной головкой и неполярными гидрофобными хвостами. В цитоплазматической мембране гидрофильные головки обращены к наружной и внутренней сторонам мембраны, а гидрофобные хвосты — внутрь мембраны (рис. 30).

Кроме липидов, в состав мембран входят белки двух типов: интегральные и периферические. Интегральные белки более или менее глубоко погружены в мембрану либо пронизывают ее насквозь. Периферические белки располагаются на внешней и внутренней поверхностях мембраны, причем многие из

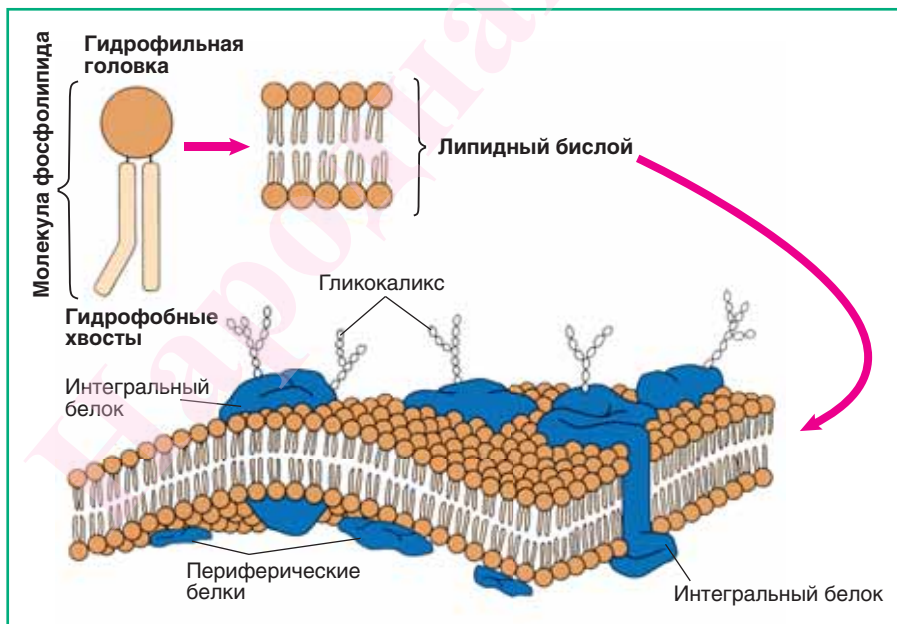


Рис. 30. Схема строения цитоплазматической мембраны

них обеспечивают взаимодействие плазмалеммы с надмембранными и внутриклеточными структурами.

На внешней поверхности цитоплазматической мембраны могут располагаться молекулы олиго- и полисахаридов. Они ковалентно связываются с мембранными липидами и белками, образуя гликолипиды и гликопротеины. В клетках животных такой углеводный слой покрывает всю поверхность плазмалеммы, образуя надмембранный комплекс. Он называется **гликокаликсом** (от лат. *гликис* — сладкий, *калюм* — толстая кожа).

Функции цитоплазматической мембраны. Плазмалемма выполняет ряд функций, важнейшими из которых являются барьерная, рецепторная и транспортная.

Барьерная функция. Цитоплазматическая мембрана окружает клетку со всех сторон, играя роль барьера — преграды между сложно организованным внутриклеточным содержимым и внеклеточной средой. Барьерную функцию обеспечивает, прежде всего, липидный бислой, не позволяющий содержимому клетки растекаться и препятствующий проникновению в клетку чужеродных веществ.

Рецепторная функция. В цитоплазматическую мембрану встроены белки, способные в ответ на действие различных факторов внешней среды изменять свою пространственную структуру и таким образом передавать сигналы внутрь клетки. Следовательно, цитоплазматическая мембрана обеспечивает раздражимость клеток (способность воспринимать раздражители и определенным образом реагировать на них), осуществляя обмен информацией между клеткой и окружающей средой.

Некоторые рецепторные белки цитоплазматической мембраны способны распознавать определенные вещества и специфически связываться с ними. Такие белки могут участвовать в отборе необходимых молекул, поступающих в клетки.

К рецепторным белкам относятся, например, антигенраспознающие рецепторы лимфоцитов, рецепторы гормонов и нейромедиаторов и т. д. В осуществлении рецепторной функции, кроме мембранных белков, важную роль играют элементы гликокаликса.

Разнообразие и специфичность наборов рецепторов на поверхности клеток приводит к созданию сложной системы маркеров, позволяющих отличать «свои» клетки (той же особи или того же вида) от «чужих». Благодаря этому клетки могут вступать друг с другом во взаимодействия (например, конъюгация у бактерий, образование тканей у животных).

В цитоплазматической мембране могут быть локализованы специфические рецепторы, реагирующие на различные физические факторы. Например, в плазмалемме светочувствительных клеток животных расположена специальная фоторецепторная система, ключевую роль в функционировании которой играет зрительный пигмент родопсин. С помощью фоторецепторов световой сигнал превращается в химический, что, в свою очередь, приводит к возникновению нервного импульса.

Транспортная функция. Одной из основных функций плазмалеммы является обеспечение транспорта веществ как в клетку, так и из нее во внеклеточную среду. Выделяют несколько основных способов транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану: простая диффузия, облегченная диффузия, активный транспорт и транспорт в мембранной упаковке (рис. 31).

При простой диффузии наблюдается самопроизвольное перемещение веществ через мембрану из области, где концентрация этих веществ выше, в область, где их концентрация ниже. Путем простой диффузии через плазмалемму могут проходить небольшие молекулы (например, H_2O , O_2 , CO_2 , мочевины) и ионы. Как правило, неполярные вещества транспортируются непосредственно через липидный бислой, а полярные молекулы и ионы — через каналы, образованные специальными мембранными белками. Простая диффузия происходит относительно медленно. Для ускорения диффузного транспорта существуют мембранные белки-переносчики. Они избирательно связываются с тем или иным ионом или молекулой и переносят их через мембрану. Такой тип транспорта называется облегченной диффузией. Скорость переноса веществ при облегченной диффузии во много раз выше, чем при простой.

Диффузия (простая и облегченная) — разновидности пассивного транспорта. Он характеризуется тем, что вещества транспортируются через мембрану без затрат энергии и только в том направлении, где наблюдается меньшая концентрация данных веществ.

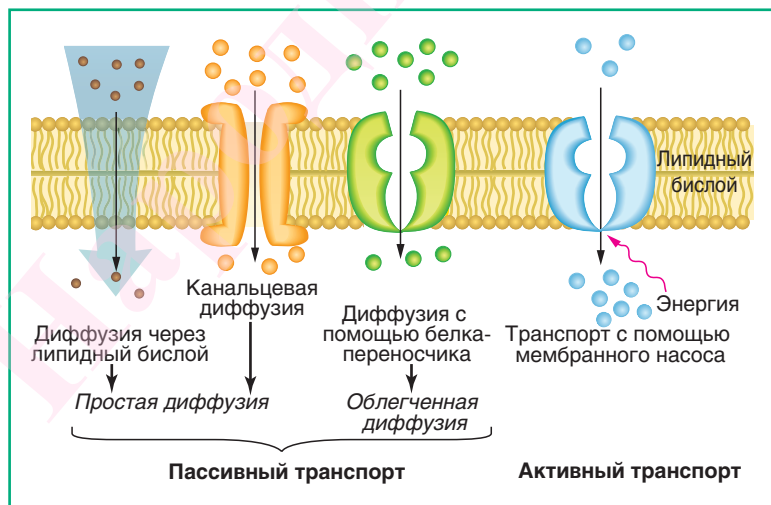


Рис. 31. Схема транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану

Активный транспорт — перенос веществ через мембрану из области низкой концентрации этих веществ в область более высокой. Для этого в мембране имеются специальные насосы, работающие с использованием энергии (см. рис. 31). Чаще всего для работы мембранных насосов используется энергия АТФ.

Одним из наиболее распространенных мембранных насосов является натрий-калиевая АТФаза (Na^+/K^+ -АТФаза). Она удаляет из клетки ионы Na^+ и закачивает в нее ионы K^+ . Для работы Na^+/K^+ -АТФазы используется энергия, выделяемая при гидролизе АТФ. Благодаря этому насосу поддерживается разность концентраций Na^+ и K^+ в клетке и внеклеточной среде, что лежит в основе многих биоэлектрических и транспортных процессов.

В результате активного транспорта с помощью мембранных насосов происходит также регуляция содержания Mg^{2+} , Ca^{2+} и других ионов в клетке.

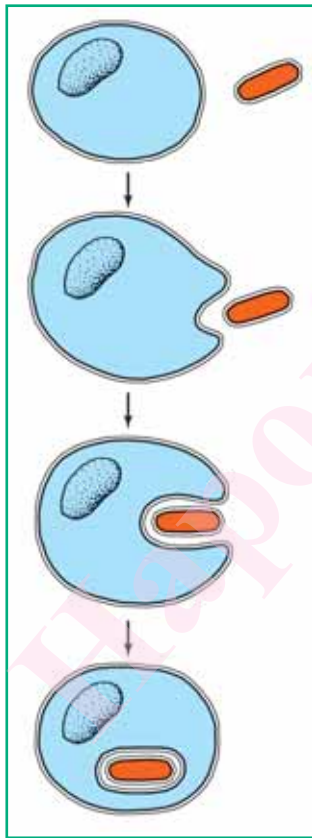


Рис. 32. Схема эндоцитоза

Путем активного транспорта через цитоплазматическую мембрану могут перемещаться не только ионы, но и моносахариды, аминокислоты, другие низкомолекулярные вещества.

Своеобразной и относительно хорошо изученной разновидностью мембранного транспорта является транспорт в мембранной упаковке. В зависимости от того, в каком направлении переносятся вещества (в клетку или из нее), различают два вида этого транспорта — эндоцитоз и экзоцитоз.

Эндоцитоз (от греч. *эндон* — внутри, *цитос* — клетка, ячейка) — поглощение клеткой внешних частиц путем образования мембранных пузырьков. При эндоцитозе определенный участок плазмалеммы обволакивает внеклеточный материал и захватывает его, заключая в мембранную упаковку (рис. 32).

Выделяют такие разновидности эндоцитоза, как фагоцитоз (захват и поглощение твердых частиц) и пиноцитоз (поглощение жидкости).

Путем эндоцитоза осуществляется питание гетеротрофных протистов, защитные реакции организма (поглощение лейкоцитами чужеродных частиц) и др.

Экзоцитоз (от греч. *экзо* — снаружи) — транспортировка веществ, заключенных в мембранную упаковку, из клетки во внешнюю среду. Например, пузырьки комплекса Гольджи перемещаются к цитоплазма-

тической мембране и сливается с ней, а содержимое пузырька выделяется во внеклеточную среду. Таким способом клетки выделяют пищеварительные ферменты, гормоны и другие вещества.

- ?
1. Можно ли увидеть плазмалемму в световой микроскоп? Каковы химический состав и строение цитоплазматической мембраны?
 2. Что такое гликокаликс? Для каких клеток он характерен?
 3. Перечислите и поясните основные функции плазмалеммы.
 4. Какими способами может осуществляться транспорт веществ через мембрану? В чем заключается принципиальное отличие пассивного транспорта от активного?
 5. Чем отличаются процессы фагоцитоза и пиноцитоза? В чем проявляется сходство этих процессов?
 6. Сравните различные типы транспорта веществ в клетку. Укажите черты их сходства и различия.
 7. Какие функции не смогла бы выполнять цитоплазматическая мембрана, если бы в ее состав не входили белки? Ответ обоснуйте.
 8. Некоторые вещества (например, диэтиловый эфир, хлороформ) проникают через биологические мембраны даже быстрее, чем вода, хотя их молекулы намного больше молекул воды. С чем это связано?

§ 13. Гиалоплазма. Цитоскелет

Гиалоплазма (от греч. *хиалос* — стекло, *плазма* — оформленный) — внутренняя среда клетки, в которой размещаются все внутриклеточные структуры и протекают разнообразные процессы обмена веществ. Гиалоплазма представляет собой густой бесцветный вязкий раствор, содержание воды в котором составляет 70—90 %. В гиалоплазме содержится много белков, присутствуют углеводы, липиды и различные неорганические соединения. Здесь же в растворенном виде находятся аминокислоты, нуклеотиды и другие «строительные блоки» биополимеров, а также промежуточные продукты, образующиеся в ходе обмена веществ.

Гиалоплазма объединяет все клеточные структуры и обеспечивает химическое взаимодействие между ними.

Цитоскелет (*внутриклеточный цитоплазматический скелет*) — составная часть цитоплазмы, ее механический каркас. Цитоскелет представляет собой сложную трехмерную сеть микрофиламентов и микротрубочек (рис. 33).

Микрофиламенты — тонкие белковые волокна (фибриллы), состоящие из двух спирально закрученных одна вокруг другой нитей. Каждая нить возникает в результате полимеризации молекул белка актина (рис. 34, а).

В клетке обнаруживаются также фибриллы другого важного белка — миозина. Миозиновые фибриллы вместе с актиновыми микрофиламентами образуют комплекс, способный сокращаться за счет использования энергии АТФ.

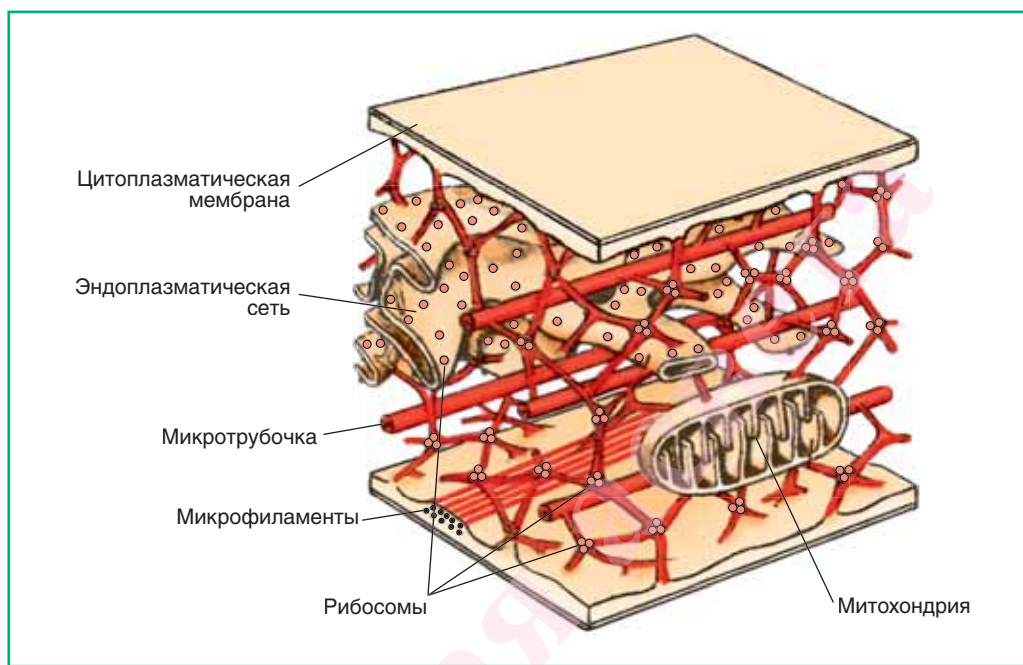


Рис. 33. Схема организации цитоскелета

Микротрубочки содержатся во всех эукариотических клетках. Они представляют собой тонкие полые неразветвленные трубочки, образованные молекулами белка тубулина (рис. 34, б).

Цитоскелет выполняет различные функции. Например, он упорядочивает размещение всех структурных компонентов клетки. Микротрубочки цитоскелета поддерживают определенную форму клетки.

Они располагаются таким образом, чтобы противодействовать растяжению и сжатию клетки. Кроме механических функций, микротрубочки обеспечивают внутриклеточный транспорт. Вдоль микротрубочек с помощью специальных белков перемещаются различные частицы, гранулы, вакуоли и другие клеточные компоненты. Во время деления клетки микротрубочки принимают не-

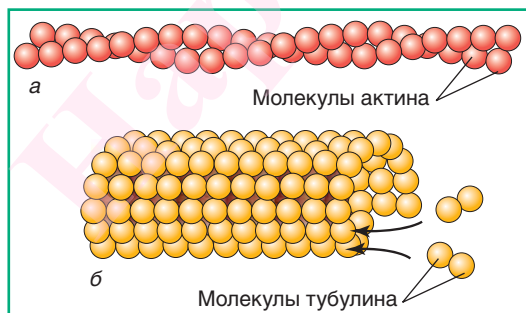


Рис. 34. Схема строения микрофиламента (а) и микротрубочки (б)

посредственное участие в образовании веретена деления и в растягивании хромосом к полюсам клетки.

Микрофиламенты взаимодействуют с микротрубочками поверхностного слоя цитоплазмы и с цитоплазматической мембраной, обеспечивая двигательную активность гиалоплазмы, процессы эндоцитоза и экзоцитоза. Взаимодействие элементов цитоскелета с плазмалеммой также лежит в основе амебoidного движения, характерного для некоторых клеток (например, амёб, лейкоцитов).

Элементы цитоскелета очень динамичны. В определенных участках клетки при изменении внешних и внутренних условий они могут распадаться и вновь собираться. Отдельные белковые молекулы, образующиеся при разборке микротрубочек и микрофиламентов, переходят в раствор в составе гиалоплазмы. При сборке элементов цитоскелета наблюдается обратный процесс.

? 1. Что является внутренней средой клетки? Как называется опорно-двигательный аппарат клетки, представленный сетью тончайших нитей и трубочек?

Ядро, органоиды, цитоскелет, цитоплазма, гиалоплазма, включения.

2. Что представляет собой гиалоплазма? Каков ее химический состав? Какие функции она выполняет?

3. В чем заключается различие между понятиями «цитоплазма» и «гиалоплазма»?

4. Из чего состоит цитоскелет? Каковы его функции в клетке?

5. Чем микротрубочки отличаются от микрофиламентов?

6. В чем проявляется динамичность структурных элементов цитоскелета?

7. Известно, что гиалоплазма может менять вязкость и текучесть, переходя из жидкого состояния в гелеобразное и наоборот. Предложите гипотезы, каким образом это может осуществляться.

§ 14. Клеточный центр. Рибосомы

Клеточный центр имеется у большинства животных клеток, а также у некоторых грибов, водорослей, мхов и папоротников. Он расположен вблизи ядра и образован двумя полыми цилиндрами — центриолями. Каждая центриоль состоит из девяти триплетов микротрубочек (9×3), связанных специальными белками в единую систему (рис. 35). Центриоли располагаются перпендикулярно друг другу. От них в разных направлениях отходят многочисленные микротрубочки.

Функция центриолей — запуск сборки микротрубочек, т. е. они являются центром «производства» микротрубочек. К центриолям транспортируется белок тубулин, из молекул которого и собираются микротрубочки. Далее они направляются в разные участки клетки, где и выполняют свои функции.

При подготовке клетки к делению происходит удвоение центриолей. Во время деления они попарно расходятся к противоположным полюсам клет-

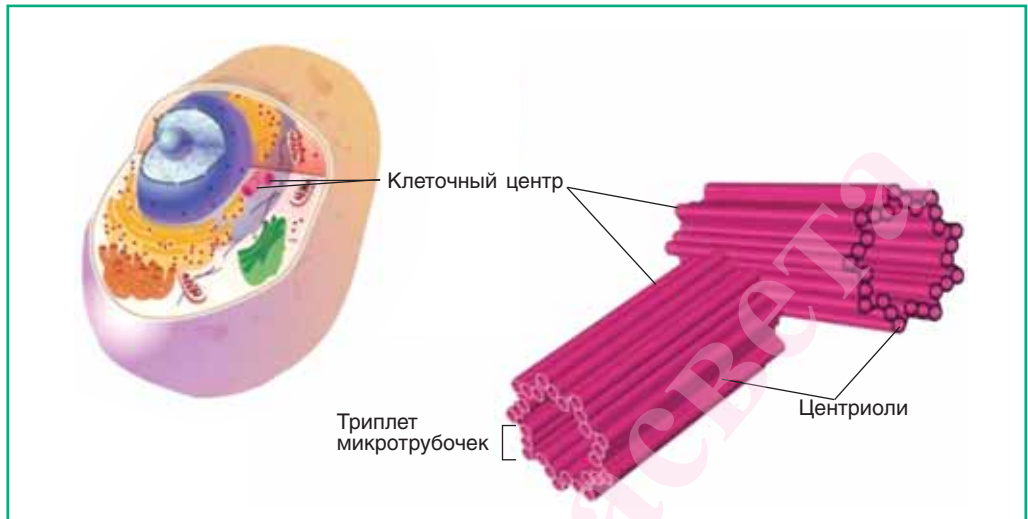


Рис. 35. Схема расположения и строения клеточного центра

ки и участвуют в образовании веретена деления. Таким образом, во время деления в клетке содержатся две пары центриолей (по одной паре у каждого полюса).

Рибосомы — немембранные органоиды, осуществляющие синтез белка. Они очень малы (15—30 нм) и содержатся как в эукариотических клетках, так и в клетках прокариот (бактерий). Количество рибосом в разных типах клеток составляет от нескольких тысяч до нескольких миллионов.

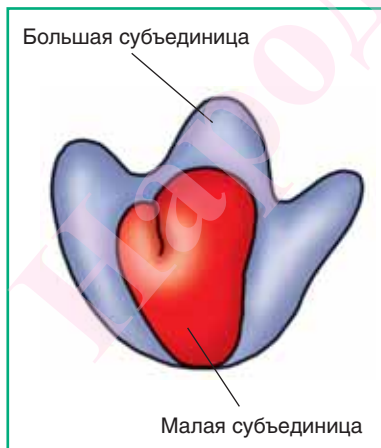


Рис. 36. Схема строения рибосомы

Рибосома состоит из двух субъединиц — большой и малой (рис. 36). Каждая субъединица представляет собой комплекс рибосомных РНК (рРНК) с белками. Субъединицы рибосом формируются в ядре, а затем через ядерные поры выходят в цитоплазму. На рибосомах осуществляется сборка молекул белков из аминокислот, доставляемых молекулами транспортных РНК (тРНК).

Большие и малые субъединицы рибосом располагаются в цитоплазме отдельно друг от друга и объединяются только для синтеза белка. Ини-

циатором сборки рибосомы служит молекула информационной (матричной) РНК (иРНК, мРНК), содержащая информацию о структуре того белка, который предстоит синтезировать.

Сформированные рибосомы могут находиться в свободном состоянии в гиалоплазме либо прикрепляться к поверхности эндоплазматической сети или ядра. Свободные рибосомы синтезируют белки, необходимые для нужд самой клетки. Рибосомы, прикрепленные к эндоплазматической сети и оболочке ядра, синтезируют белки, предназначенные для выведения из клетки, а также мембранные белки.

? 1. Чем являются клеточный центр и рибосомы?

Клеточными включениями, немембранными органоидами, мембранными органоидами.

2. Как устроен клеточный центр?

3. Почему клеточный центр называют «центром организации микротрубочек»?

4. Охарактеризуйте химический состав, строение и функцию рибосом.

5. Какие из перечисленных ниже белков синтезируются на свободных рибосомах, а какие — на рибосомах, прикрепленных к поверхности эндоплазматической сети или ядра клетки? Ответ обоснуйте.

а) Инсулин в клетках поджелудочной железы.

б) Белки-рецепторы нейромедиаторов в нервных клетках.

в) Гемоглобин в молодых эритроцитах.

г) Тубулин в клетках росткового слоя эпидермиса кожи.

д) Фибриноген в клетках печени.

6. Как вы думаете, где содержится больше рибосом — в клетках волосяных луковиц или в клетках жировой ткани? Почему?

7. Известно несколько групп веществ, способных связываться с рибосомами прокариот и нарушать их нормальное функционирование. Важно то, что эти вещества не оказывают подобного действия на рибосомы эукариот. Где находят применение такие вещества? В связи с чем?

§ 15. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи. Лизосомы

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или *эндоплазматический ретикулум (ЭПР)*, представляет собой систему каналов и полостей, окруженных мембраной и пронизывающих гиалоплазму клетки. Мембрана эндоплазматической сети имеет строение, сходное со строением плазмалеммы. Каналы и полости ЭПС, занимающие до 50 % объема клетки, нигде не обрываются и не открываются в гиалоплазму (рис. 37). Различают шероховатую и гладкую ЭПС.

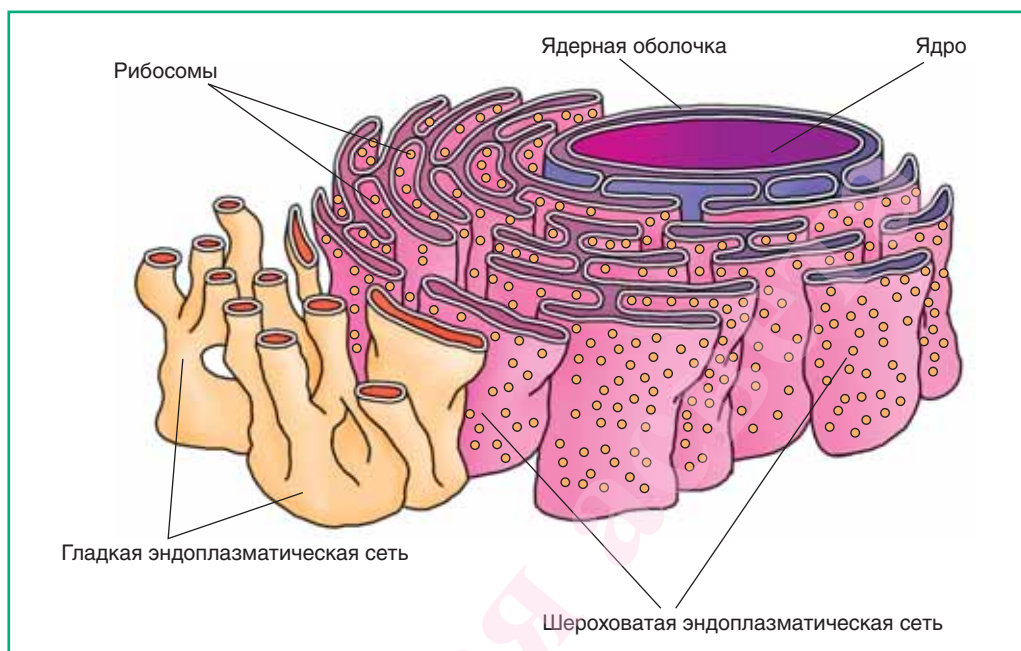


Рис. 37. Схема строения эндоплазматической сети

На мембране шероховатой ЭПС расположено множество рибосом. Именно здесь синтезируются белки, выводимые за пределы клетки. На рибосомах шероховатой ЭПС также синтезируются мембранные белки.

На поверхности гладкой ЭПС происходит синтез углеводов и липидов. Кроме того, в гладкой ЭПС накапливаются ионы кальция — важные регуляторы функций клеток и организма в целом. Гладкая ЭПС клеток печени осуществляет процессы расщепления и обезвреживания токсичных веществ.

Вещества, которые образуются на мембранах ЭПС, накапливаются внутри полостей сети и преобразуются. Например, белки приобретают свойственную им вторичную, третичную или четвертичную структуру. Затем образовавшиеся вещества заключаются в мембранные пузырьки и транспортируются в комплекс Гольджи.

Шероховатая ЭПС лучше развита в тех клетках, которые синтезируют большое количество белков (например, в клетках слюнных желез и поджелудочной железы, которые осуществляют синтез пищеварительных ферментов; в клетках поджелудочной железы и гипофиза, вырабатывающих гормоны белковой природы). Гладкая ЭПС хорошо развита в клетках, которые синтезируют, напри-

мер, полисахариды и липиды (клетки надпочечников и половых желез, вырабатывающие стероидные гормоны; клетки печени, осуществляющие синтез гликогена и др.).

Комплекс (аппарат) Гольджи — это система внутриклеточных мембранных структур: цистерн и пузырьков, в которых накапливаются вещества, синтезированные на мембранах ЭПС (рис. 38, 39).

Вещества доставляются в комплекс Гольджи в мембранных пузырьках, которые отшнуровываются от эндоплазматической сети и присоединяются к цистернам комплекса Гольджи. Здесь эти вещества претерпевают различные биохимические превращения, а затем снова упаковываются в мембранные пузырьки, и большая их часть транспортируется к цитоплазматической мембране. Мембрана пузырьков сливается с цитоплазматической мембраной, а содержимое выводится за пределы клетки посредством экзоцитоза.

В комплексе Гольджи растительных клеток синтезируются полисахариды клеточной стенки (оболочки).

Еще одна важная функция комплекса Гольджи — это образование лизосом.

Лизосомы — небольшие мембранные пузырьки, которые отшнуровываются от цистерн комплекса Гольджи и содержат набор пищеварительных ферментов. Ферменты лизосом способны расщеплять белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты. Когда в клетку путем фагоцитоза попадают пищевые частицы, их необходимо переварить, т. е. расщепить до таких веществ, которые клетка может исполь-

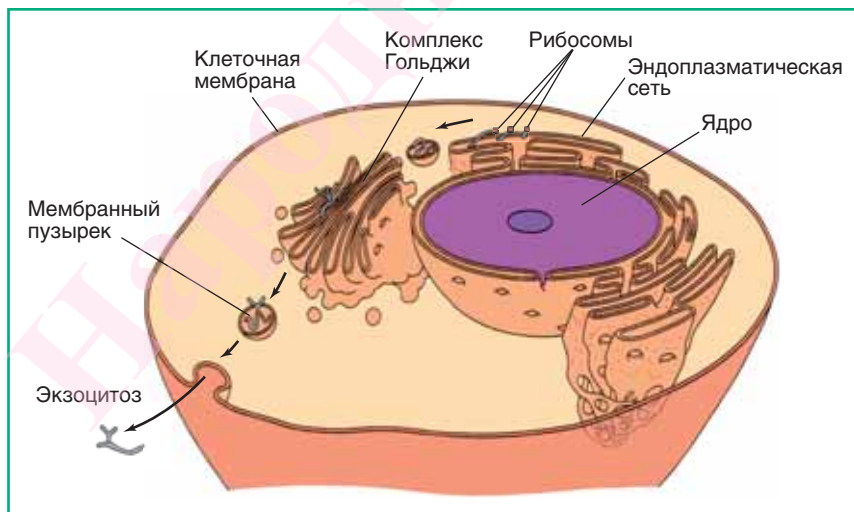


Рис. 38. Схема расположения комплекса Гольджи

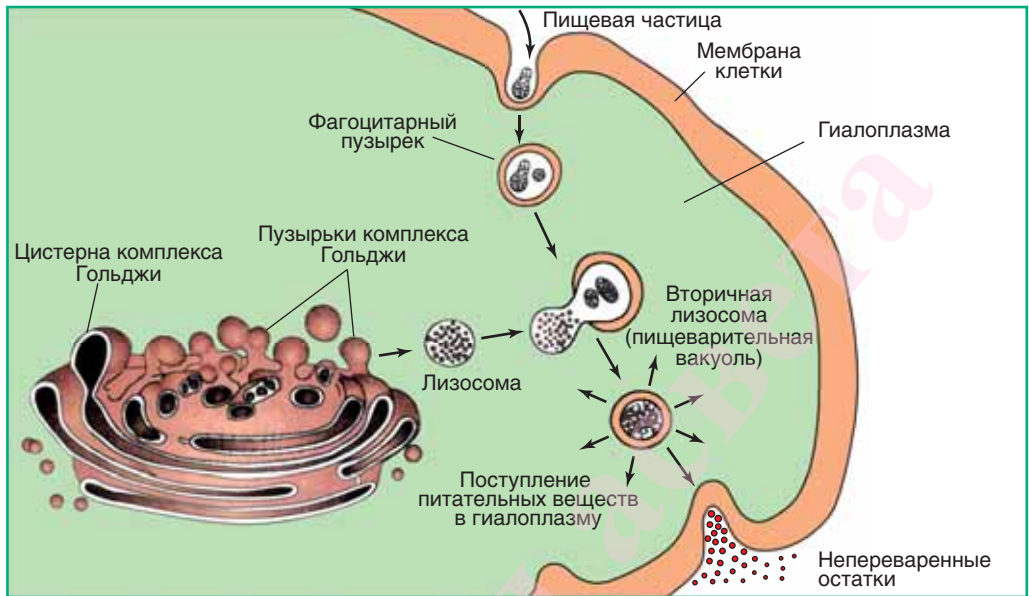


Рис. 39. Схема переваривания пищевой частицы при участии лизосомы

зовать. Для того чтобы переваривание стало возможным, фагоцитарный пузырек, в котором находится пищевая частица, должен слиться с лизосомой (см. рис. 39).

Путем слияния лизосомы с фагоцитарным пузырьком образуется вторичная лизосома. В ней под действием ферментов питательные вещества расщепляются до мономеров, которые путем диффузии поступают в гиалоплазму. Непереваренные остатки выводятся за пределы клетки посредством экзоцитоза. Вторичные лизосомы, образующиеся в клетках протистов, обычно называют **пищеварительными вакуолями**.

Помимо переваривания веществ, поступивших в клетку извне, лизосомы принимают участие в расщеплении внутренних компонентов клетки (молекул и целых органоидов), поврежденных или отслуживших свой срок. Этот процесс получил название аутофагии. Кроме того, под действием ферментов лизосом может происходить самопереваривание старых, утративших функциональную активность или поврежденных клеток и тканей.

? 1. К какой группе органоидов относятся лизосомы, эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи?

Одномембранные, двумембранные, немембранные.

2. Каково строение и функции эндоплазматической сети? Чем шероховатая ЭПС отличается от гладкой?

3. Как устроен комплекс Гольджи? Какие функции он выполняет?
4. Самые крупные комплексы Гольджи (до 10 мкм) обнаружены в клетках эндокринных желез. Как вы думаете, с чем это связано?
5. Что общего в строении и функциях эндоплазматической сети и комплекса Гольджи? Чем они отличаются?
6. Что представляют собой лизосомы? Как они образуются? Какие функции выполняют?
7. Предположите, почему ферменты, находящиеся в лизосоме, не расщепляют ее собственную мембрану. К каким последствиям для клетки может привести разрыв мембран лизосом?
8. Установлено, что к молекулам многих веществ, подлежащих выведению из клетки, в комплексе Гольджи «пришиваются» определенные олиго- или полисахариды, причем к разным веществам — различные углеводные компоненты. В таком модифицированном виде вещества и выводятся во внеклеточную среду. Как вы думаете, для чего это нужно?

§ 16. Вакуоли

В клетках растений, грибов и многих протистов содержатся **вакуоли** — крупные мембранные пузырьки или полости, заполненные преимущественно водным содержимым. Вакуоли образуются из пузыревидных расширений эндоплазматической сети или из пузырьков комплекса Гольджи.

Вакуоли растительных клеток. В молодых клетках растений возникает много небольших вакуолей. Увеличиваясь, они сливаются в одну центральную вакуоль, которая может занимать до 90 % объема клетки (рис. 40).

Содержимое вакуолей — **клеточный сок**. Он представляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ. Химический состав и концентрация клеточного сока очень изменчивы и зависят от вида растения, органа, ткани и возраста клетки. В клеточном соке могут содержаться соли, углеводы (прежде всего сахароза, глюкоза, фруктоза), карбоновые кислоты (яблочная, лимонная, щавелевая, уксусная), аминокислоты, белки. Это **запасные вещества**, которые временно выведены из обмена веществ и могут использоваться клеткой снова.

Помимо запасных веществ, клеточный сок содержит конечные продукты обмена, которые выводятся в вакуоль и таким образом изолируются. Это, например, танины (дубильные вещества), алкалоиды, некоторые пигменты. Считается, что танины с их вяжущим вкусом и алкалоиды выполняют защит-

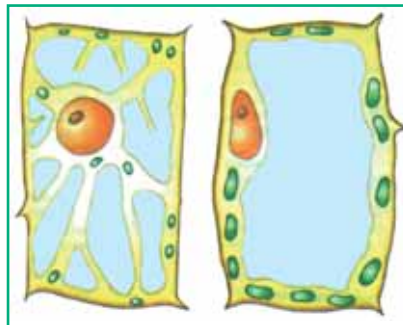


Рис. 40. Вакуоли в клетках растений

ную функцию: их неприятный (чаще горький) вкус и специфический запах отталкивают травоядных животных, что предотвращает поедание этих растений.

В вакуолях часто обнаруживаются разнообразные по форме кристаллы оксалата кальция, который также является конечным продуктом обмена веществ (рис. 41).

В клеточном соке многих растений содержатся пигменты. Самыми распространенными из них являются антоцианы, придающие клеточному соку пурпурный, красный, синий или фиолетовый цвет. Близкие к антоцианам флавоноиды окрашивают клеточный сок в желтые и кремовые оттенки. Именно эти пигменты определяют окраску лепестков, плодов, почек, листьев и корнеплодов многих растений. Например, цвет корнеплодов свеклы обусловлен антоцианами.

Цвет антоцианов может меняться в зависимости от кислотности среды: в кислой среде он красный, в нейтральной — фиолетовый, в щелочной — синий. Кроме того, могут наблюдаться все переходные оттенки. Реакция клеточного сока в процессе жизнедеятельности растений может меняться от сильнокислой до слабокислой или даже слабощелочной, что вызывает соответствующие изменения цвета пигментов. Поэтому цветки некоторых растений (например, *медуницы неясной*) во время цветения могут изменять свою окраску от розовой до синей.

Клеточный сок некоторых растений содержит биологически активные вещества, например фитогормоны (регуляторы и координаторы роста растений), фитонциды (вещества, убивающие или подавляющие рост микроорганизмов), ферменты. В последнем случае вакуоли действуют подобно лизосомам. После гибели клетки мембрана, ограничивающая вакуоль, теряет свою избирательную проницаемость, и ферменты, высвобождаясь из вакуолей, вызывают самопереваривание клетки (автолиз).

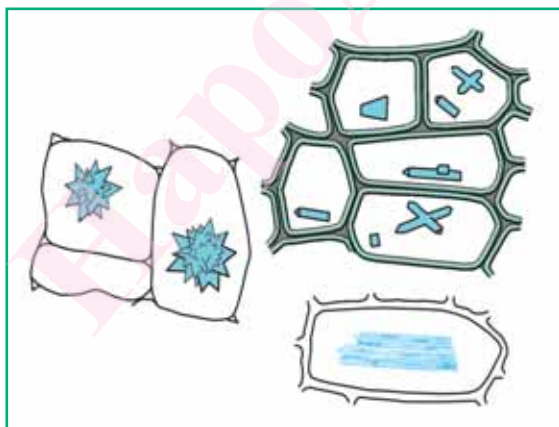


Рис. 41. Кристаллы оксалата кальция в вакуолях

Вакуоли играют главную роль в поглощении воды растительными клетками. Вода поступает в вакуоль путем осмоса (так как клеточный сок является более концентрированным раствором, чем гиалоплазма) и оказывает давление на цитоплазму, а тем самым и на оболочку клетки. В результате в клетке развивается тургорное давление, которое обуславливает напряженное состояние клеточной оболочки, а также ее растяжение во время роста клетки.

В запасающих тканях растений вместо одной центральной вакуоли часто бывает несколько. В них накапливаются запасные питательные вещества. Углеводы могут находиться в вакуолях в растворенном виде (моно- и олигосахариды) или в виде гранул (полисахариды). Белки откладываются в виде твердых зернистых образований. Их особенно много в клетках семян злаков и бобовых.

Сократительные (пульсирующие) вакуоли характерны для одноклеточных пресноводных протистов, например *инфузории туфельки* (рис. 42). Концентрация солей в речной или озерной воде значительно ниже, чем в клетках протистов, поэтому вода непрерывно поступает в их клетки путем осмоса. Избыток воды накапливается в сократительных вакуолях, которые периодически сокращаются благодаря взаимодействию расположенных вокруг них микротрубочек и микрофиламентов. Вода выводится наружу через специальную выделительную пору, и клетка сохраняет более или менее постоянный объем. Следовательно, сократительные вакуоли выполняют в клетках функцию осморегуляции — поддерживают на определенном уровне содержание воды и концентрацию солей.

Таким образом, вакуоли выполняют в клетках важные функции, связанные с регуляцией водного режима и поддержанием тургора клетки, а также с хранением запасных питательных веществ, биологически активных веществ и конечных продуктов жизнедеятельности клетки.

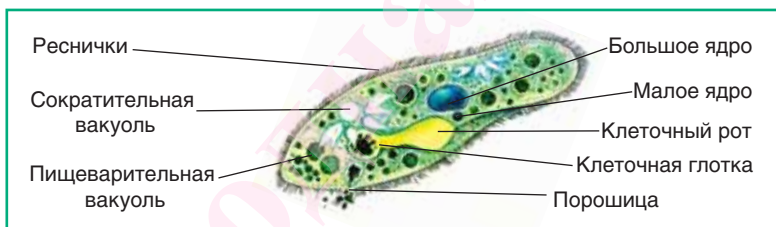


Рис. 42. Инфузория туфелька

1. Что представляют собой вакуоли? Как они образуются?
2. Какие вещества содержатся в клеточном соке вакуолей растительных клеток?
3. Какие функции выполняют вакуоли в растительных клетках?
4. У каких организмов имеются сократительные вакуоли? Какова их функция?
5. Чем пищеварительные вакуоли отличаются от других вакуолей клетки?
6. Амебу и эритроцит поместили в дистиллированную воду. Что произойдет с каждой клеткой? Почему?
7. Докажите справедливость утверждения: «Одномембранные органоиды клетки взаимосвязаны и образуют единую мембранную систему, каждый компонент которой специализирован на выполнении определенных функций».
8. У морских протистов сократительные вакуоли пульсируют очень редко или вообще отсутствуют. С чем это связано?

§ 17. Митохондрии. Пластиды

Митохондрии (от греч. *митос* — нить, *хондрион* — зерно) — органоиды, участвующие в процессе клеточного дыхания и обеспечивающие клетку энергией в виде АТФ. Митохондрии встречаются практически во всех эукариотических клетках. Их количество в различных клетках варьируется от одной или нескольких (одноклеточные протисты, сперматозоиды) до сотен тысяч. Особенно много митохондрий содержится в тех клетках, которые нуждаются в большом количестве энергии (клетки мышц, печени). В фотосинтезирующих клетках растений митохондрий меньше, чем в клетках животных, поскольку их функции (синтез АТФ) частично выполняют хлоропласты.

Митохондрии могут иметь вид округлых телец, палочек, нитей. Они образованы двумя мембранами — наружной и внутренней (рис. 43), между которыми имеется межмембранное пространство. Наружная мембрана гладкая, она отделяет содержимое митохондрии от гиалоплазмы и отличается высокой проницаемостью для различных веществ. Внутренняя мембрана менее проницаема, она образует кристы — многочисленные складки, направленные внутрь митохондрий. За счет крист площадь поверхности внутренней мембраны существенно увеличивается. Внутренняя мембрана митохондрий содержит ферменты, участвующие в процессе клеточного дыхания и обеспечивающие синтез АТФ.

Внутреннее пространство митохондрий заполнено гелеобразным матриксом. В нем содержатся различные белки, в том числе ферменты, аминокислоты, кольцевые молекулы ДНК, все типы РНК и другие вещества, а также рибосомы. Наличие собственных молекул ДНК и рибосом обеспечивает некоторую автономность митохондрий, хотя в целом их работа координируется ядром клетки.

Функция митохондрий — синтез АТФ за счет энергии, высвобождающейся при окислении органических соединений. Начальные этапы окисления веществ

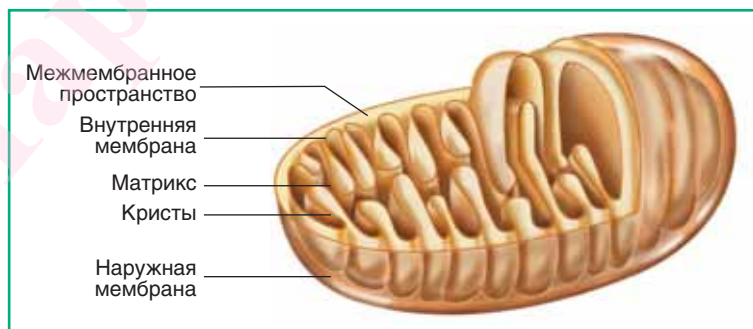


Рис. 43. Схема строения митохондрии

в митохондриях происходят в матриксе, а последующие — на внутренней мембране. Таким образом, митохондрии являются «энергетическими станциями» клетки.

Митохондрии в клетке постоянно обновляются. Например, в клетках печени средняя продолжительность жизни митохондрий составляет около 10 дней. Увеличение количества митохондрий в клетке происходит путем их деления.

Пластиды (от греч. *пластос* — вылепленный, оформленный) — органоиды клеток растений и водорослей. У растений различают три основных типа пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты (рис. 44).

Хлоропласты (от греч. *хлорос* — зеленый) — органоиды, осуществляющие процесс фотосинтеза. Зеленый цвет хлоропластов обусловлен присутствием в них основных фотосинтетических пигментов — хлорофиллов. Хлоропласты содержат также вспомогательные пигменты — оранжевые, желтые или красные каротиноиды.

У растений в одной клетке листа может находиться несколько десятков хлоропластов, а у некоторых водорослей — лишь 1—2 гигантских хлоропласта (вспомните строение *хлореллы* или *спирогиры*).

Чаще всего хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы. Как и для митохондрий, для хлоропластов характерно двумембранное строение (рис. 45). Между наружной и внутренней мембранами находится межмембранное пространство. Наружная мембрана ровная, она ограничивает хлоропласт. Внутренняя мембрана в ходе развития хлоропласта образует впячивания, которые превращаются в замкнутые дисковидные образования — тилакоиды. Стопки лежащих друг над другом тилакоидов называются гранами.

В мембранах тилакоидов расположены фотосинтетические пигменты, поглощающие свет, а также ферменты, которые участвуют в преобразовании энергии света.

Внутренняя среда хлоропласта — строма. В ней содержатся кольцевые молекулы ДНК, все типы РНК, рибосомы, запасные вещества (липиды, зерна крахмала) и различные белки, в том числе ферменты, участвующие в фиксации CO_2 .



Рис. 44. Три типа пластид в клетках растения

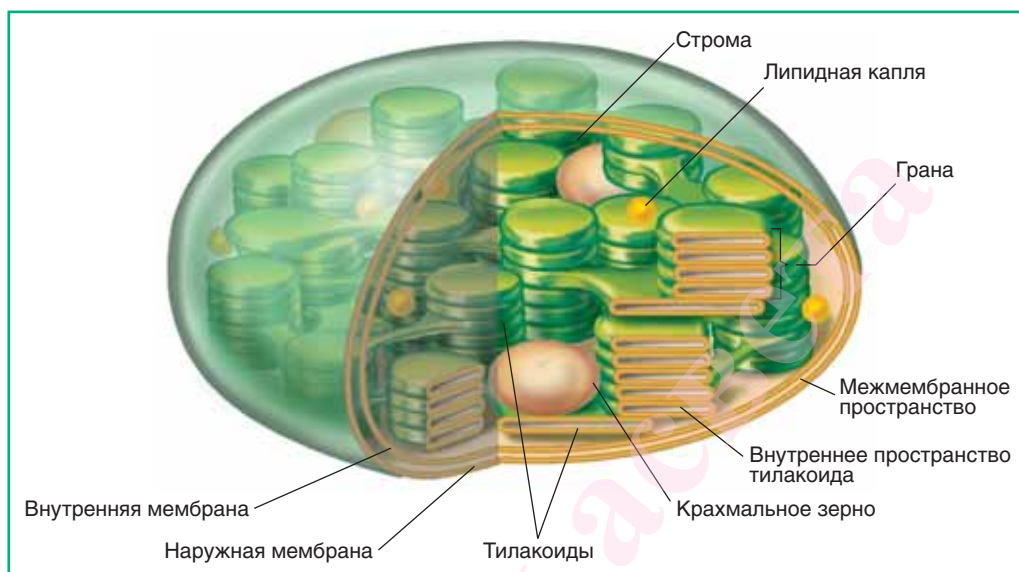


Рис. 45. Схема строения хлоропласта

Основная функция хлоропластов — осуществление фотосинтеза. Кроме того, в них происходит синтез АТФ, некоторых липидов и белков.

Как и митохондрии, хлоропласты способны делиться, благодаря чему их количество в клетке может увеличиваться.

Лейкопласты (от греч. *лейкос* — белый) — бесцветные пластиды. Они не имеют гран и не содержат пигментов (рис. 46). В лейкопластах откладываются запасные питательные вещества — крахмал, белки, жиры. В строме лейкопластов содержатся ДНК, РНК, рибосомы, а также ферменты, обеспечивающие синтез и расщепление запасных веществ. Некоторые лейкопласты полностью заполнены крахмалом. Они называются крахмальными зёрнами (рис. 47).

Хромопласты (от греч. *хроматос* — краска) отличаются от других пластид разнообразной формой и окраской. Они бывают дисковидными, серповидными, ромбическими, пирамидальными и др. (рис. 48). Оранжевый, желтый или красный цвет хромопластов обусловлен каротиноидами. Присутствием этих пигментов в хромопластах объясняется яркая окраска плодов *томатов*, *рябины*, *шиповника*, корнеплодов *моркови*. Внутренняя система мембран в хромопластах отсутствует.

Необходимо отметить, что в одной клетке могут содержаться пластиды только одного типа.



Рис. 46. Лейкопласты в клетках эпидермиса листа традесканции



Рис. 47. Крахмальные зерна

Пластиды разных типов имеют общее происхождение: все они развиваются из первичных пластид образовательной ткани, имеющих вид мелких (до 1 мкм) пузырьков. Пластиды одного типа могут превращаться в пластиды другого. Так, на свету в первичных пластидах формируется внутренняя мембранная система, синтезируется хлорофилл, и они превращаются в хлоропласты. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты или хромопласты. Например, клетки клубней картофеля, содержащие большое количество лейкопластов, на свету приобретают зеленую окраску. При старении листьев, созревании плодов в хлоропластах разрушается хлорофилл и внутренняя мембранная система, и они превращаются в хромопласты. Только хромопласты никогда не превращаются в пластиды других типов, так как являются конечным этапом развития пластид.

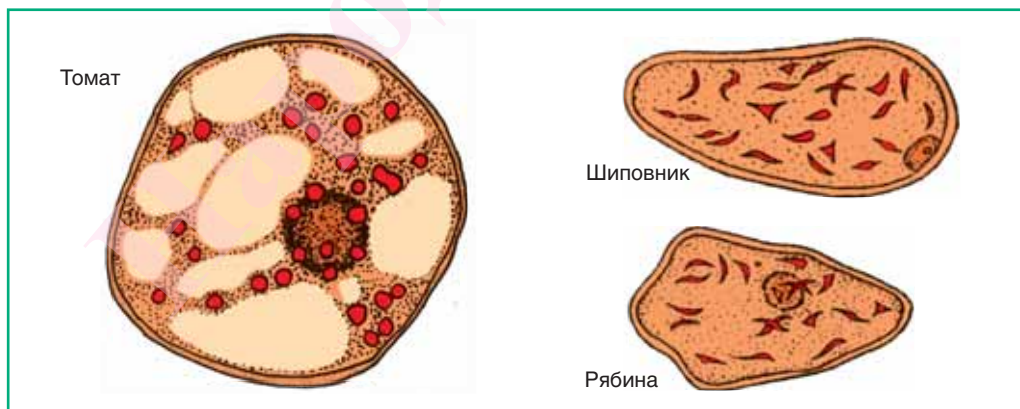


Рис. 48. Хромопласты в клетках мякоти зрелых плодов

- ? 1. Распределите органоиды на три группы: одномембранные, двумембранные и немембранные.

Рибосомы, лизосомы, пластиды, комплекс Гольджи, вакуоли, клеточный центр, митохондрии, эндоплазматическая сеть.

2. Как устроены митохондрии? Какую функцию они выполняют?
3. Какие типы пластид вам известны? Чем они различаются? Почему осенью листья меняют окраску с зеленой на желтую, красную, оранжевую?
4. Охарактеризуйте строение и функции хлоропластов.
5. Клетки летательных мышц насекомых содержат по несколько тысяч митохондрий. С чем это связано?
6. Сравните хлоропласты и митохондрии. Выявите черты их сходства и различия.
7. Докажите на конкретных примерах справедливость утверждения: «Клетка представляет собой целостную систему, все компоненты которой находятся в тесной взаимосвязи друг с другом».
8. В чем заключается относительная автономность митохондрий и хлоропластов в клетке? Чем она обусловлена?
9. В чем проявляется взаимосвязь и взаимозависимость митохондрий и рибосом?

§ 18. Ядро

Ядро — важнейшая структура клеток всех эукариот. Большинство клеток имеет одно ядро. Изредка встречаются двуядерные (*инфузория туфелька*) и многоядерные клетки (некоторые протисты, клетки грибов, поперечнополосатые мышечные волокна). Некоторые клетки в зрелом состоянии не имеют ядра, например эритроциты млекопитающих, клетки ситовидных трубок цветковых растений. Такие клетки не способны к размножению.

Обычно ядро имеет шаровидную форму, но может быть линзовидным, веретеновидным и даже многолопастным (в клетках зернистых лейкоцитов). В животной клетке ядро обычно расположено в центре, а в растительной, как правило, находится на периферии клетки (центральную часть часто занимает вакуоль).

Строение и функции ядра. Общий план строения ядра одинаков у всех клеток эукариот (рис. 49). Оно состоит из ядерной оболочки, ядерного сока, хроматина и ядрышка (одного или нескольких).

От цитоплазмы содержимое ядра отделено **ядерной оболочкой**, состоящей из двух мембран. Наружная мембрана граничит с цитоплазмой клетки, в некоторых местах она переходит в каналы эндоплазматической сети. К наружной мембране ядра прикрепляются рибосомы. Внутренняя мембрана, контактирующая с ядерным соком, гладкая. Ядерная оболочка пронизана множеством пор, через которые из ядра в цитоплазму выходят субъединицы рибосом, молекулы иРНК и тРНК, а в ядро из цитоплазмы поступают различные белки (в том числе ферменты), нуклеотиды, АТФ, неорганические ионы и т. д.

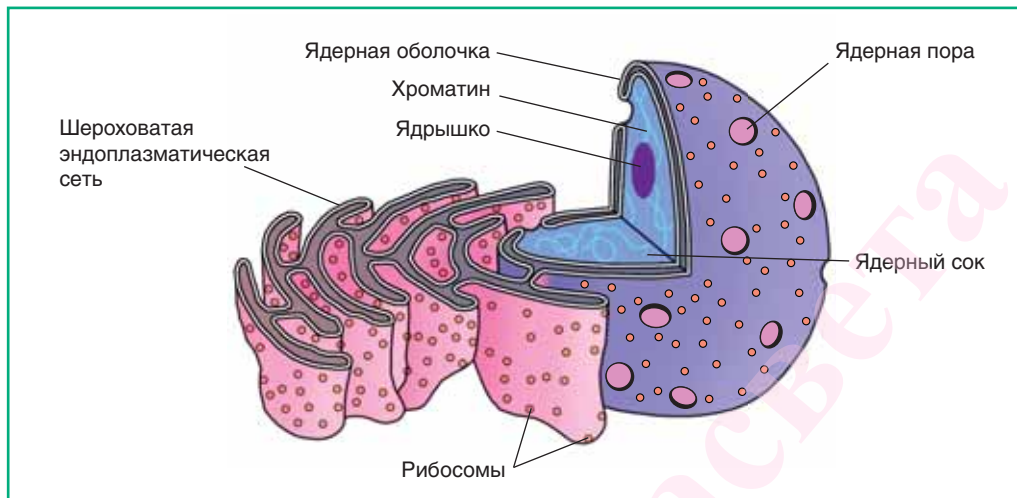


Рис. 49. Схема строения ядра

Ядерный сок имеет гелеобразную консистенцию, в его состав входят различные органические и неорганические вещества. В ядерном соке располагаются хроматин и ядрышки.

Хроматин под микроскопом имеет вид тонких тяжей, мелких гранул или глыбок. Основу хроматина составляют молекулы ДНК, соединенные со специфическими белками. В состав хроматина входят также молекулы РНК, синтез которых осуществляется на ДНК.

Ядрышки — плотные, округлые, не ограниченные мембраной участки ядра. Здесь происходит синтез рибосомных РНК и объединение их с молекулами белков, что приводит к образованию субъединиц рибосом. Таким образом, ядрышко представляет собой место синтеза рРНК и сборки отдельных субъединиц рибосом. В начале деления клетки ядрышки разрушаются, а в конце деления формируются вновь в определенных участках хромосом.

Важнейшими функциями ядра являются следующие.

1. Хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления. Как вы знаете, наследственная информация закодирована в молекулах ДНК.

2. Управление процессами жизнедеятельности клетки.

Хромосомы. В начале деления клетки хроматин уплотняется, образуя компактные структуры — **хромосомы**. Специальные ядерные белки при этом обеспечивают правильную укладку (спирализацию) молекулы ДНК, в результате чего ее длина во много раз уменьшается. Каждая хромосома образована двумя

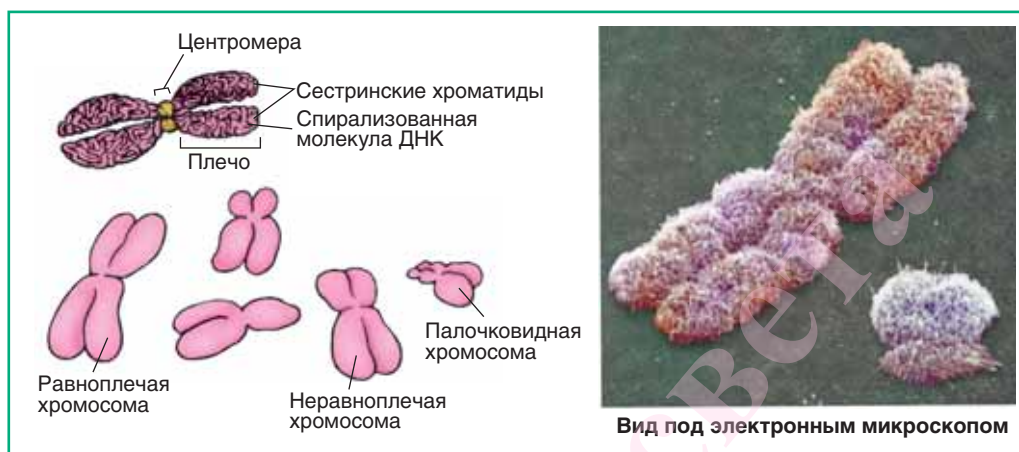


Рис. 50. Строение и типы хромосом

сестринскими хроматидами (рис. 50). В состав каждой хроматиды входит одна молекула ДНК. Молекулы ДНК в сестринских хроматидах одной хромосомы идентичны, т. е. имеют одинаковую последовательность нуклеотидов.

Сестринские хроматиды соединены друг с другом в области центромеры (первичной перетяжки). Центромера делит хромосому на два плеча. Хромосомы с равными или почти равными плечами называются равноплечими, с плечами неодинаковой длины — неравноплечими. Хромосомы с одним длинным, а другим очень коротким, едва заметным плечом называются палочковидными.

У живых организмов различают **половые** и **соматические** клетки. Набор хромосом, содержащийся в половых клетках (гаметах), называют **гаплоидным набором** и обозначают буквой n . Например, сперматозоиды и яйцеклетки человека содержат по 23 хромосомы ($n = 23$). В гаплоидном наборе каждая хромосома уникальна: невозможно найти две хромосомы, одинаковые по строению (форме, размерам, расположению перетяжек) и содержанию наследственной информации.

Соматические (от греч. *soma* — тело) клетки составляют тело живых организмов, образуя ткани и органы, и выполняют разнообразные функции. В отличие от гамет соматические клетки не принимают непосредственного участия в половом размножении и, как правило, содержат **диплоидный (двойной) набор хромосом**, обозначаемый $2n$.

В диплоидном наборе все хромосомы парные. В частности, соматические клетки человека содержат 46 хромосом, т. е. 23 пары ($2n = 46$). Парные хромосомы одинаковы по строению и сходны по содержанию наследственной информации,

но имеют разное происхождение (одна из них — материнская, другая — отцовская). Такие хромосомы называют гомологичными (см. рис. 100 на с. 188).

Клетки с набором хромосом, увеличенным в три и более раз (кратно гаплоидному набору), называют **полиплоидными**. Например, $3n$ — триплоидный набор, $4n$ — тетраплоидный и т. д.

Понятие о кариотипе. Организмы, принадлежащие к одному виду, имеют одинаковый набор хромосом в соматических клетках (при этом учитывается количество хромосом, их размеры, форма, особенности строения). И наоборот, в клетках разных биологических видов хромосомные наборы различны. Даже если совпадает число хромосом (например, у *картофеля* и *шимпанзе* $2n = 48$), их размеры, форма и строение будут разными.

Совокупность признаков хромосомного набора, характерных для клеток определенного вида живых организмов, называется **кариотипом** (от греч. *карион* — ядро, *типос* — образец). Кариотип — своего рода «хромосомный паспорт», по которому клетки одного вида организмов надежно отличаются от клеток других биологических видов.

Между количеством хромосом и сложностью организации живых организмов нет прямой связи. Например, клетки разных видов *радиолярий* (морских протистов) содержат 1000—1600 хромосом, клетки *курицы* — 78, а *шимпанзе* — всего 48. Диплоидный набор *ели* (голосеменное растение) составляет 24 хромосомы, а *березы* (покрытосеменное растение) — 18.

? 1. Для клеток каких живых организмов характерно наличие ядра?

Бактерий, протистов, грибов, растений, животных.

2. Из каких компонентов состоит ядро клетки? Какие функции оно выполняет? Каким образом отсутствие ядра может повлиять на жизнедеятельность клетки?

3. Что представляют собой ядрышки? Почему ядрышки в ядре клетки периодически появляются и исчезают?

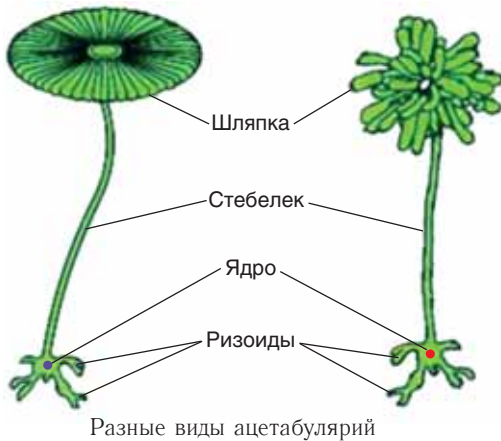
4. Что представляет собой хроматин? Что происходит с хроматином в начале деления клетки?

5. Чем гаплоидный набор хромосом отличается от диплоидного? Для каких типов клеток характерны данные хромосомные наборы?

6. Что такое кариотип? Почему существование видов связано со стабильностью их кариотипа?

7. В цикле развития растений происходит строгое чередование двух поколений — спорофита и гаметофита. Спорофиты развиваются из зигот, гаметофиты — из гаплоидных спор. Вспомните циклы развития мха, папоротника, голосеменного и покрытосеменного растений, изученные в 7-м классе. Как в ходе эволюции растений изменялись размеры, строение и роль каждого поколения в цикле развития? Как вы думаете, чем обусловлена обнаруженная закономерность?

8. В теплых морях обитают необычные зеленые водоросли — ацетабулярии. Известно несколько видов ацетабулярий, различающихся формой шляпки и некоторыми



другими признаками. Тело ацетабулярии представляет собой одну гигантскую клетку, состоящую из ножки с ризоидами, тонкого стебелька и шляпки. Стебелек достигает в длину 6 см, а шляпка — 1 см в диаметре. Ацетабулярии живут на мелководье и часто повреждаются прибоем. Однако они обладают способностью регенерировать все части своего тела, кроме ядра, которое находится в прикрепленной к камням ножке.

Какие эксперименты с этими водорослями можно провести, чтобы доказать, что именно ядро клетки является основным хранителем наследственной информации?

§ 19. Особенности строения клеток прокариот

Вам известно, что по особенностям строения клеток организмы принято делить на две группы: прокариоты (доядерные) и эукариоты (ядерные). К первой группе относятся бактерии, ко второй — протисты, грибы, растения и животные. Каковы отличительные признаки прокариотических клеток по сравнению с эукариотическими?

Размеры клеток прокариот, как правило, значительно меньше, чем эукариот, и в среднем составляют 0,25—10 мкм. Однако есть исключения. Клетки некоторых *нитчатых серобактерий* имеют диаметр около 50 мкм, обнаружены *спирохеты* длиной до 250 мкм, а крупнейшие из известных бактерий достигают размера 750 мкм (0,75 мм).

Клетки прокариот могут иметь различную форму: шаровидную (кокки), палочковидную (бациллы), изогнутую (вибрионы), спирально закрученную (спириллы) и др.

Поверхностный аппарат прокариотических клеток включает цитоплазматическую мембрану и клеточную стенку. У некоторых бактерий поверхностный аппарат имеет дополнительную наружную мембрану. Клеточная стенка многих бактерий может быть окружена слизистой капсулой (рис. 51).

Строение и функции цитоплазматической мембраны сходны с таковыми у эукариот.

Клеточная стенка бактерий существенно отличается по строению от оболочек клеток растений и грибов. Ее основу составляет жесткая решетка из полисахарида мурина.

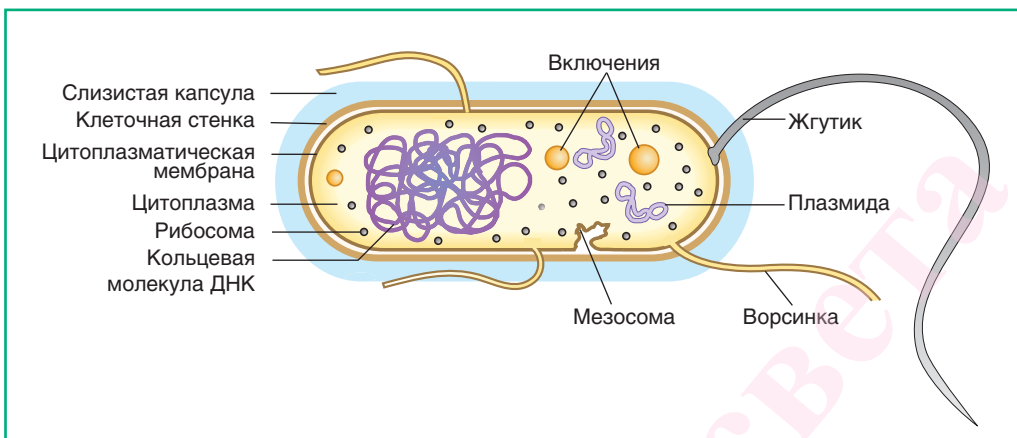


Рис. 51. Схема строения прокариотической клетки

Молекула муреина представляет собой правильную сеть из параллельно расположенных полисахаридных цепей, сшитых друг с другом короткими пептидными цепочками. Таким образом, бактериальная клетка окружена муреиновым мешком, образованным, по сути дела, одной молекулой. В состав клеточной стенки может входить множество таких муреиновых мешков, которые располагаются один поверх другого и образуют жесткий опорный каркас, обеспечивающий постоянную форму бактериальной клетки.

По строению клеточной стенки бактерии подразделяются на две группы — грамположительные и грамотрицательные (рис. 52). У грамположительных бактерий клеточная стенка толстая, многослойная, у грамотрицательных она тоньше, но снаружи от нее расположена

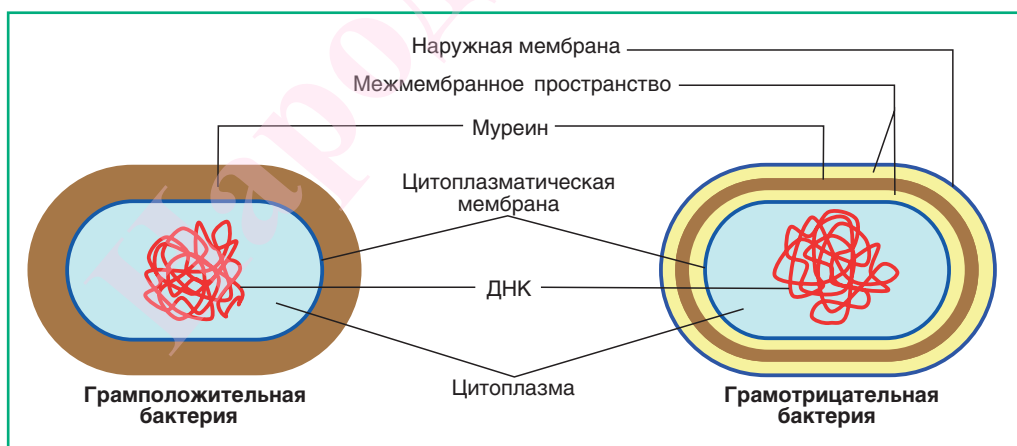


Рис. 52. Поверхностный аппарат клеток грамположительных и грамотрицательных бактерий

дополнительная мембрана, которая препятствует проникновению в клетку ряда веществ. Это делает грамотрицательные бактерии более устойчивыми к действию некоторых ядов, ферментов, антибиотиков.

Для выявления бактерий под микроскопом их обрабатывают специальными красителями по методу, разработанному датским ученым Х. Грамом (отсюда и названия групп бактерий). При этом грамположительные бактерии приобретают темно-синюю окраску, а грамотрицательные — розовую.

У некоторых бактерий имеются **ворсинки** — тонкие белковые выросты на поверхности клетки (см. рис. 51). Функция ворсинок заключается в прикреплении бактерий к клеткам других организмов, различным частицам, а также в переносе ДНК от одной бактериальной клетки к другой.

Клетки некоторых видов бактерий имеют **жгутики** (один, несколько или много), которые могут быть в несколько раз длиннее самой клетки.

Прокариоты, как следует из их названия, не имеют оформленного ядра. Их наследственная информация содержится, как правило, в кольцевой молекуле ДНК (см. рис. 51), которая располагается непосредственно в цитоплазме и условно называется **бактериальной хромосомой**. Помимо бактериальной хромосомы, в цитоплазме клеток могут содержаться небольшие молекулы ДНК, способные автономно удваиваться и при делении передаваться дочерним клеткам. Такие внехромосомные (дополнительные по отношению к хромосоме) структуры называются **плазмидами**.

Бактериальные клетки не имеют мембранных органоидов, характерных для клеток эукариот, — митохондрий, пластид, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосом. Функцию этих органоидов выполняет цитоплазматическая мембрана или ее производные. Цитоплазматическая мембрана прокариот может образовывать впячивания внутрь клетки — **мезосомы**, которые часто имеют вид закрученных в спираль или клубок образований (см. рис. 51). Считается, что мезосомы могут принимать участие в образовании поперечных перегородок при делении клеток, а также служить местом прикрепления бактериальных хромосом.

Кроме того, в прокариотических клетках отсутствует клеточный центр и цитоскелет. В то же время в цитоплазме располагаются многочисленные **рибосомы**, которые имеют сходное строение с рибосомами эукариот, но отличаются меньшими размерами.

У некоторых бактерий, обитающих в водоемах или капиллярах почвы, имеются особые газовые вакуоли. Изменяя их объем, бактерии могут перемещаться (всплывать и погружаться) с минимальными затратами энергии.

В клетках цианобактерий содержатся округлые замкнутые мембранные структуры — **хроматофоры** (от греч. *хрома* — краска, *форос* — несущий), в которых расположены фотосинтетические пигменты.

подавляющее большинство эукариот являются аэробами — так называют организмы, использующие для клеточного дыхания кислород. В отличие от них среди прокариот известно немало анаэробов — они способны существовать без доступа кислорода, а на клетки некоторых анаэробов кислород действует и вовсе губительно.

Некоторые бактерии способны усваивать атмосферный азот (N_2), чего эукариоты делать не могут. Такие бактерии называются азотфиксирующими.

В неблагоприятных условиях (холод, жара, засуха и т. д.) некоторые бактерии способны образовывать споры. При спорообразовании вокруг бактериальной хромосомы образуется плотная многослойная оболочка. Споры устойчивы к действию низких и высоких температур (в некоторых случаях выдерживают длительное кипячение), ионизирующего излучения, многих химических веществ и других факторов. Споры могут десятилетиями находиться в неактивном состоянии, а в благоприятных условиях снова превращаться в активных бактерий.

Большинство прокариот — одноклеточные организмы, но встречаются колониальные и многоклеточные формы (например, некоторые цианобактерии). Скопления клеток прокариот могут иметь вид нитей, шаров, гроздей, иногда они окружены общей слизистой капсулой.

? 1. Какие из перечисленных структур имеются в бактериальной клетке?

Цитоплазматическая мембрана, цитоплазма, разнообразные мембранные органоиды, немембранные органоиды.

2. Каковы особенности строения поверхностного аппарата клеток бактерий?

3. Что представляет собой бактериальная хромосома? Плазмиды? Что такое мезосомы?

4. Какие организмы называются аэробами? Анаэробами?

5. В клетках прокариот отсутствуют такие органоиды, как митохондрии, пластиды, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть. Каким образом их клетки могут функционировать без этих органоидов? Почему прокариоты не могут «обойтись» без рибосом?

6. Сравните по различным признакам прокариотическую и эукариотическую клетки, выявите черты сходства и различия.

7. Сравните строение двумембранных органоидов (митохондрий, хлоропластов) и бактериальных клеток. Какие черты сходства обнаруживаются? Предположите, чем они могут объясняться.

§ 20. Особенности строения клеток эукариот

Сходство в строении клеток эукариот. На Земле существует множество видов эукариотических организмов, объединяемых в четыре царства: Растения, Животные, Грибы и Протисты. Несмотря на значительные различия в строении и образе жизни представителей разных царств (и даже одного царства), для всех

эукариот характерен ряд общих признаков, касающихся строения и функционирования их клеток:

- единый план строения клетки;
- наличие ядра, цитоплазмы с разнообразными мембранными и немембранными органоидами, цитоскелета;
- сходство протекания процессов обмена веществ и энергии в клетке;
- сходные процессы деления клеток.

Различия в строении клеток эукариот. Сравнивая строение клеток организмов разных царств, помимо сходства, можно выделить существенные различия (см. рис. 29).

Клетки **растений** имеют жесткую клеточную стенку (оболочку). Оболочка придает клеткам механическую прочность, поддерживает их форму и размеры, защищает от повреждений и высыхания, а также препятствует разрыву клеток при поступлении в них большого количества воды.

Основу оболочки составляет жесткий каркас из параллельно расположенных волокон, погруженный в мягкий, пластичный матрикс. Волокнистым компонентом клеточных оболочек растений является целлюлоза, линейные цепочки которой объединяются в пучки и волокна (фибриллы) благодаря возникновению межмолекулярных водородных связей (рис. 53). Фибриллы параллельными рядами располагаются в матриксе. В состав матрикса входят различные полисахариды.

В оболочке молодых клеток содержание волокнистых элементов невысокое (не более 30 % сухой массы). Такая оболочка называется первичной. Оболочки молодых клеток способны к растяжению, благодаря чему возможен рост клетки. После прекращения роста на первичную

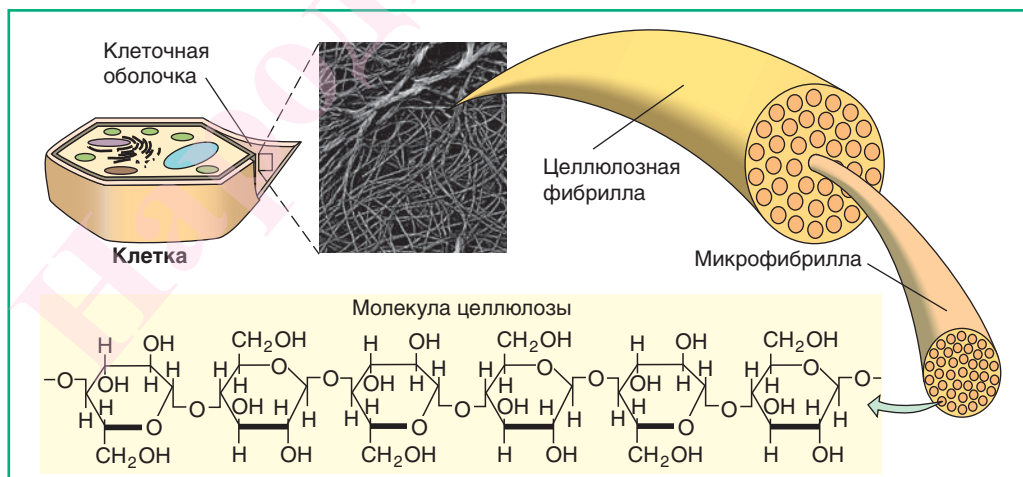


Рис. 53. Схема строения целлюлозных фибрилл клеточной оболочки растений

оболочку изнутри откладываются новые слои — так формируется прочная вторичная оболочка. Содержание волокнистых веществ в ней значительно больше.

Вторичные оболочки клеток растений способны пропитываться лигнином и одревесневать, что придает им особую прочность. В оболочках некоторых растительных клеток откладывается другое вещество — суберин. Этот процесс называется опробковением. Суберинизированные оболочки становятся непроницаемыми для воды, поэтому содержимое клеток отмирает, и они заполняются воздухом. На поверхности клеточных оболочек могут откладываться кутин и воски. Эти вещества также придают клеткам водонепроницаемость. Поэтому яблоки, закладываемые на хранение, нельзя мыть и вытирать во избежание повреждения воскового слоя.

Растения — автотрофные организмы. Клетки листьев и молодых стеблей растений содержат хлоропласты, в которых происходит фотосинтез. В мембранах хлоропластов находятся светопоглощающие пигменты — хлорофиллы и каротиноиды. В клетках растений могут присутствовать и другие пластиды — хромопласты и лейкопласты.

Для растительных клеток характерны крупные вакуоли, являющиеся резервуаром воды и хранилищем разнообразных веществ. В клетках большинства растений отсутствуют центриоли. Запасным углеводом растений является крахмал, который откладывается в виде крахмальных зерен.

Клетки **животных** покрыты только цитоплазматической мембраной. Надмембранный комплекс представлен гликокаликсом. Животные — гетеротрофы, источником углерода для синтеза органических веществ у них являются вещества, поступающие с пищей. Питательные вещества служат для животных также источником энергии. В клетках животных отсутствуют пластиды, нет крупных вакуолей, но есть центриоли. Запасным углеводом является гликоген, который откладывается в цитоплазме клеток.

У клеток **грибов**, как и у растений, есть жесткая клеточная стенка. У большинства грибов ее основу составляют фибриллы хитина. Хитин не переваривается большинством организмов из-за отсутствия фермента хитиназы, поэтому оболочка (клеточная стенка) надежно защищает внутреннее содержимое клеток грибов от повреждения другими организмами. Тело гриба (грибница) представляет собой совокупность тонких трубчатых нитей — гиф, образованных одним рядом клеток. У некоторых грибов перегородки в гифах отсутствуют, и грибница представляет собой одну гигантскую многоядерную клетку. В клетках грибов имеются крупные вакуоли, заполненные клеточным соком.

Грибы, как и животные, — гетеротрофы, питаются готовыми органическими веществами, пластид в их клетках нет. Запасным углеводом в клетках грибов (как и животных) является гликоген.

Протисты — неоднородная группа организмов. Среди них есть одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Некоторые одноклеточные и колониальные протисты способны передвигаться с помощью ресничек (*инфузории*),

жгутиков (*хламидомонада*, *эвглена зеленая*, *вольвокс*) или ложноножек (*амебы*). По типу питания протисты могут быть автотрофными, автогетеротрофными и гетеротрофными.

Автотрофные и автогетеротрофные протисты называются **водорослями**. В их клетках содержатся хлоропласты (от одного до нескольких десятков), осуществляющие на свету процесс фотосинтеза. Хлоропласты водорослей могут иметь разнообразную форму: чашевидную (у *хлореллы*), спиральную (у *спирогиры*) и т. д. Многие водоросли имеют клеточную стенку. В клетках автотрофных протистов содержатся вакуоли с клеточным соком. Некоторые одноклеточные водоросли имеют светочувствительный глазок и сократительные вакуоли.

В отличие от автотрофных автогетеротрофные протисты (*эвглена зеленая*, *хламидомонада*) могут не только осуществлять фотосинтез, но и поглощать всей поверхностью тела растворенные в воде органические вещества.

Гетеротрофные протисты (*амебы*, *инфузории* и др.) не способны к фотосинтезу, поэтому потребляют готовые органические вещества и переваривают их в пищеварительных вакуолях. В клетках гетеротрофных протистов отсутствуют пластиды и светочувствительный глазок. Не имеют они и клеточной стенки.

- ?** 1. Как называются живые организмы, клетки которых содержат оформленное ядро?
Автотрофы, гетеротрофы, прокариоты, эукариоты.
2. В чем проявляется сходство клеток протистов, грибов, растений и животных?
3. Чем растительная клетка отличается от животной?
4. Какие общие черты и какие различия можно выделить, сравнивая клетки разных групп протистов?
5. Сравните клетки грибов, растений и животных по различным критериям. Укажите черты сходства и различия между ними.
6. По содержанию белков грибы практически не уступают мясу. Почему же считается, что пищевая ценность грибов гораздо ниже, чем мяса?
7. Ученые предполагают, что первые (самые древние) живые организмы на Земле представляли собой наследственный материал (ДНК, РНК), который был окружен вязким раствором белков и ограничен от внешней среды мембраной. Предложите гипотезы, каким образом в процессе эволюции могло возникнуть ядро и различные органоиды, характерные для современных эукариотических клеток.

§ 21. Клеточный цикл

Биологическое значение деления клеток. Новые клетки возникают в результате деления уже существующих. Если делится одноклеточный организм, то из него образуются два новых. Многоклеточный организм также начинает свое развитие чаще всего с одной-единственной клетки. Путем многократных делений образуется огромное количество клеток, которые и составляют организм. Деле-

ние клеток обеспечивает размножение и развитие организмов, а значит, непрерывность жизни на Земле.

Клеточный цикл — жизнь клетки с момента ее образования в процессе деления материнской клетки до собственного деления (включая это деление) или гибели.

В течение этого цикла каждая клетка растет и развивается таким образом, чтобы успешно выполнять свои функции в организме. Далее клетка функционирует определенное время, по истечении которого либо делится, образуя дочерние клетки, либо погибает.

У различных видов организмов клеточный цикл занимает разное время: например, у *бактерий* он длится около 20 мин, у *инфузории туфельки* — от 10 до 20 ч. Клетки многоклеточных организмов на ранних стадиях развития делятся часто, а затем клеточные циклы значительно удлиняются. Например, сразу после рождения человека клетки головного мозга делятся огромное число раз: 80 % нейронов головного мозга формируется именно в этот период. Однако большинство этих клеток быстро теряет способность к делению, а часть доживает до естественной смерти организма, вообще не делясь.

Клеточный цикл состоит из интерфазы и митоза (рис. 54).

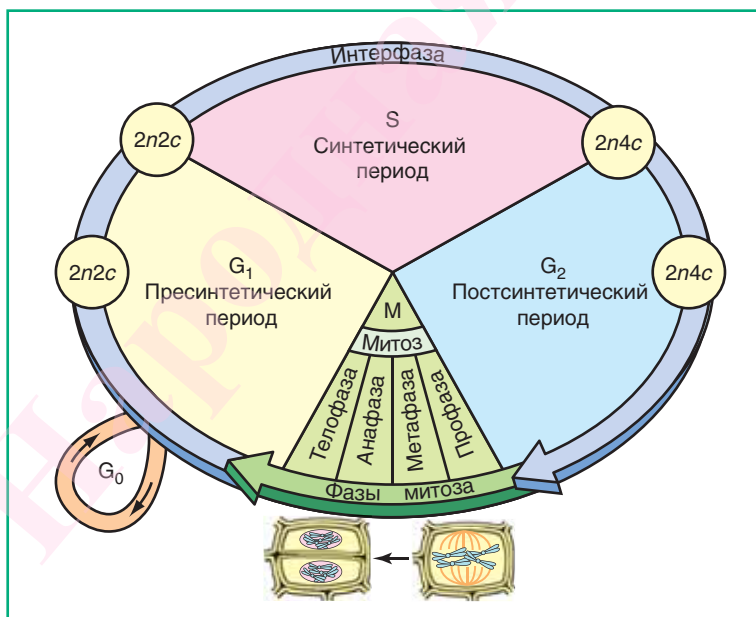


Рис. 54. Периоды клеточного цикла ($2n$ — диплоидный набор хромосом; $2c$, $4c$ — количество сестринских хроматид в наборе)

Интерфаза — промежуток клеточного цикла между двумя делениями. В течение всей интерфазы хромосомы неспирализованы, они находятся в ядре клетки в виде хроматина. Как правило, интерфаза состоит из трех периодов: пресинтетического, синтетического и постсинтетического.

Пресинтетический период (G_1) — наиболее продолжительная часть интерфазы. Он может продолжаться у различных типов клеток от 2—3 ч до нескольких суток. Во время этого периода клетка растет, в ней увеличивается количество органоидов, накапливается энергия и вещества для последующего удвоения ДНК. В течение G_1 -периода каждая хромосома состоит из одной хроматиды, т. е. количество хромосом (n) и хроматид (c) совпадает. Набор хромосом и хроматид (молекул ДНК) диплоидной клетки в G_1 -периоде клеточного цикла можно выразить записью $2n2c$.

В **синтетическом периоде (S)** происходит удвоение ДНК, а также синтез белков, необходимых для последующего формирования хромосом. В этот же период происходит удвоение центриолей.

Удвоение ДНК называют **репликацией**. В ходе репликации специальные ферменты разъединяют две цепи исходной материнской молекулы ДНК, разрывая водородные связи между комплементарными нуклеотидами. С разошедшимися цепями связываются молекулы ДНК-полимеразы — главного фермента репликации. Затем молекулы ДНК-полимеразы начинают двигаться вдоль материнских цепей, используя их в качестве матриц, и синтезировать новые дочерние цепи, подбирая для них нуклеотиды по принципу комплементарности (рис. 55). Например, если участок материнской цепи ДНК имеет последовательность нуклеотидов АЦГТГА, то участок дочерней

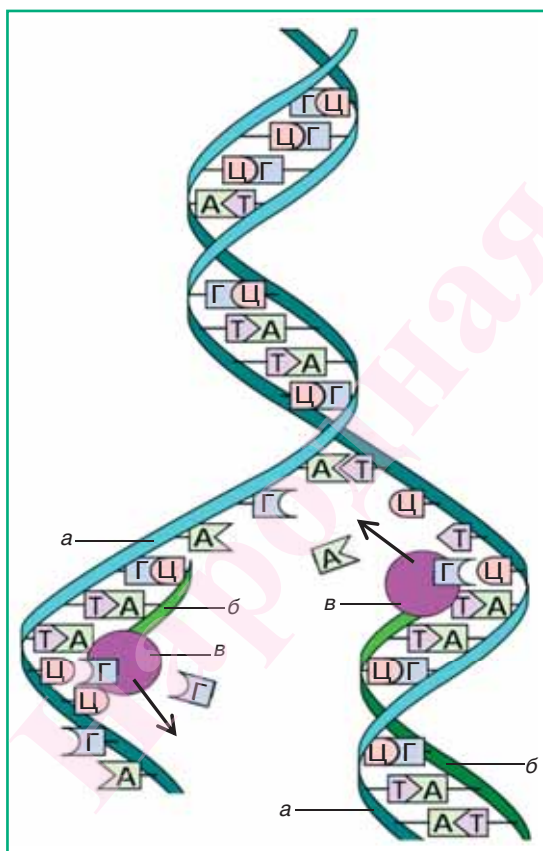


Рис. 55. Схема репликации молекулы ДНК: *а* — материнские цепи; *б* — дочерние цепи, *в* — ДНК-полимераза

цепи будет иметь вид ТГЦАЦТ. В связи с этим репликацию относят к **реакциям матричного синтеза**. В результате репликации образуются две идентичные двуцепочечные молекулы ДНК. В состав каждой из них входит одна цепочка исходной материнской молекулы и одна вновь синтезированная дочерняя цепочка.

К концу S-периода каждая хромосома состоит уже из двух идентичных сестринских хроматид, соединенных друг с другом в области центромеры. Количество хроматид в каждой паре гомологичных хромосом становится равным четырём. Таким образом, набор хромосом и хроматид диплоидной клетки в конце S-периода (т. е. после репликации) выражается записью $2n4c$.

Постсинтетический период (G_2) наступает после удвоения ДНК. В это время клетка накапливает энергию и синтезирует белки для предстоящего деления (например, белок тубулин для построения микротрубочек, образующих впоследствии веретено деления). В течение всего G_2 -периода набор хромосом и хроматид в клетке остается неизменным — $2n4c$.

Интерфаза завершается, и начинается **деление**, в результате которого образуются дочерние клетки. В ходе митоза (основного способа деления клеток эукариот) сестринские хроматиды каждой хромосомы отделяются друг от друга и попадают в разные дочерние клетки. Следовательно, молодые дочерние клетки, вступающие в новый клеточный цикл, имеют набор $2n2c$.

Таким образом, клеточный цикл охватывает промежуток времени от возникновения клетки до ее полного разделения на две дочерние и включает интерфазу (G_1 -, S-, G_2 -периоды) и митоз (см. рис. 54). Такая последовательность периодов клеточного цикла характерна для постоянно делящихся клеток, например для клеток росткового слоя эпидермиса кожи, красного костного мозга, слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта животных, клеток образовательной ткани растений. Они способны делиться каждые 12—36 ч.

В противоположность этому большинство клеток многоклеточного организма встают на путь специализации и после прохождения части G_1 -периода могут переходить в так называемый **период покоя (G_0 -период)**. Клетки, пребывающие в G_0 -периоде, выполняют свои специфические функции в организме, в них протекают процессы обмена веществ и энергии, но не происходит подготовка к репликации. Такие клетки, как правило, навсегда утрачивают способность к делению. Примерами могут служить нейроны, клетки хрусталика глаза и многие другие.

Однако некоторые клетки, находящиеся в G_0 -периоде (например, лейкоциты, клетки печени), могут выходить из него и продолжать клеточный цикл, пройдя все периоды интерфазы и митоз. Так, клетки печени могут снова приобретать способность к делению спустя несколько месяцев пребывания в периоде покоя.

Клеточная гибель. Гибель (смерть) отдельных клеток или их групп постоянно встречается у многоклеточных организмов, так же как гибель одноклеточных организмов. Гибель клеток можно разделить на две категории: некроз (от греч. *некрос* — мертвый) и апоптоз, который часто называют программируемой клеточной смертью или даже клеточным самоубийством.

Некроз — отмирание клеток и тканей в живом организме, вызванное действием повреждающих факторов. Причинами некроза может быть воздействие высоких и низких температур, ионизирующих излучений, различных химических веществ (в том числе токсинов, выделяемых болезнетворными микроорганизмами). Некротическая гибель клеток наблюдается также в результате их механического повреждения, нарушения кровоснабжения и иннервации тканей, при аллергических реакциях.

В поврежденных клетках нарушается проницаемость мембран, останавливается синтез белков, прекращаются другие процессы обмена веществ, происходит разрушение ядра, органоидов и, наконец, всей клетки. Особенностью некроза является то, что такой гибели подвергаются целые группы клеток (например, при инфаркте миокарда из-за прекращения снабжения кислородом отмирает участок сердечной мышцы, содержащий множество клеток). Обычно отмирающие клетки подвергаются атаке лейкоцитов, и в зоне некроза развивается воспалительная реакция.

Апоптоз — запрограммированная гибель клеток, регулируемая организмом. В ходе развития и функционирования организма часть его клеток погибает без непосредственного повреждения. Этот процесс протекает на всех стадиях жизни организма, даже в эмбриональный период.

Во взрослом организме также постоянно происходит запланированная гибель клеток. Миллионами гибнут клетки крови, эпидермиса кожи, слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта и др. После овуляции погибает часть фолликулярных клеток яичника, после лактации — клетки молочных желез. В организме взрослого человека ежедневно в результате апоптоза гибнет 50—70 миллиардов клеток. При апоптозе клетка распадается на отдельные фрагменты, окруженные плазмалеммой. Обычно фрагменты погибших клеток поглощаются лейкоцитами или соседними клетками без запуска воспалительной реакции. Восполнение утраченных клеток обеспечивается путем деления.

Таким образом, апоптоз как бы прерывает бесконечность клеточных делений. От своего «рождения» до апоптоза клетки проходят определенное количество нормальных клеточных циклов. После каждого из них клетка переходит либо к новому клеточному циклу, либо к апоптозу.

- ? 1. Что такое клеточный цикл?
2. Что называется интерфазой? Какие основные события происходят в G_1 -, S- и G_2 -периодах интерфазы?

3. Для каких клеток характерен G_0 -период? Что происходит в этот период?
4. Каким образом осуществляется репликация ДНК?
5. Одинаковы ли молекулы ДНК, входящие в состав гомологичных хромосом? В состав сестринских хроматид? Почему?
6. Что представляет собой некроз? Апоптоз? В чем заключается сходство и различия некроза и апоптоза?
7. Каково значение запрограммированной гибели клеток в жизни многоклеточных организмов?
8. Как вы думаете, почему у подавляющего большинства живых организмов основным хранителем наследственной информации является ДНК, а РНК выполняет лишь вспомогательные функции?

§ 22. Простое бинарное деление. Митоз. Амитоз

Простое бинарное деление характерно только для клеток прокариот. Бактериальные клетки содержат одну хромосому — кольцевую молекулу ДНК. Перед делением клетки происходит репликация и образуются две одинаковые молекулы ДНК, каждая из которых прикреплена к цитоплазматической мембране (рис. 56).

При делении клетки цитоплазматическая мембрана врастает между двумя молекулами ДНК таким образом, что в итоге делит клетку на двое. В каждой образовавшейся клетке оказывается по одной идентичной молекуле ДНК. Такой процесс получил название **простого бинарного деления**.

Для эукариотических клеток характерны другие способы деления: митоз, а митоз, мейоз.

Митоз (от греч. *митос* — нить) — основной способ деления эукариотических клеток, в результате которого **из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом**. В митоз могут вступать клетки с различными наборами хромосом — диплоидные, гаплоидные, полиплоидные. Продолжительность митоза у животных клеток в среднем составляет 30—60 мин, а у растительных — 2—3 ч.

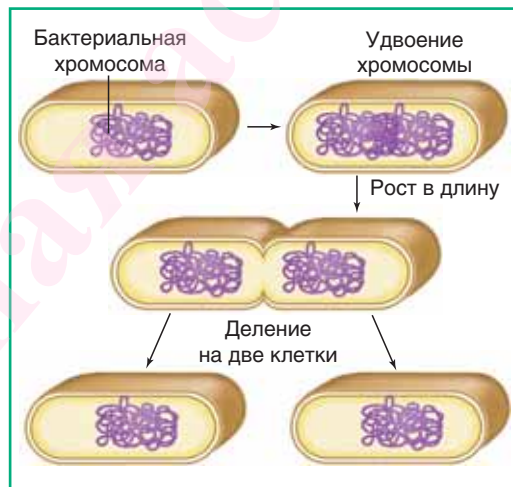


Рис. 56. Простое бинарное деление

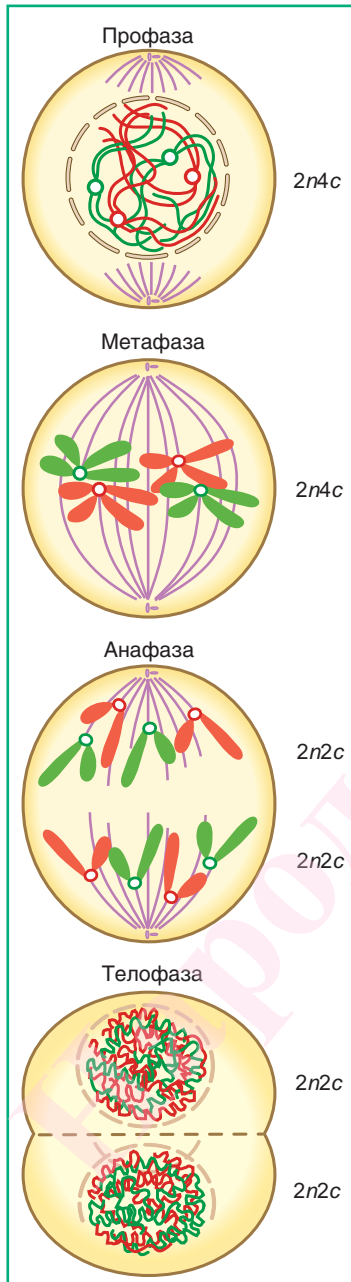


Рис. 57. Фазы митоза

Митоз — процесс непрерывный, но для удобства его подразделяют на четыре последовательные фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 57).

Профаза. В клетке увеличивается объем ядра, начинает спирализоваться хроматин, в результате чего формируются хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры (в диплоидной клетке — набор $2n4c$). Постепенно растворяются ядрышки, распадается ядерная оболочка. Частично спирализованные хромосомы оказываются в гиалоплазме и располагаются в ней беспорядочно (хаотически).

Центриоли попарно расходятся к полюсам клетки, где инициируют образование микротрубочек, из которых начинает формироваться веретено деления. Часть нитей веретена деления идет от полюса к полюсу, другие нити прикрепляются к центромерам хромосом и способствуют их перемещению в экваториальную плоскость клетки. В клетках большинства растений центриоли отсутствуют. В этом случае центрами образования микротрубочек веретена деления являются особые структуры, состоящие из мелких вакуолей.

Метафаза. Завершается формирование веретена деления. Хромосомы достигают максимальной спирализации и располагаются упорядоченно в экваториальной плоскости клетки. Образуется так называемая метафазная пластинка, состоящая из двуххроматидных хромосом. В эту фазу можно легко подсчитать количество хромосом и изучить особенности их строения.

Анафаза. Нити веретена деления укорачиваются, в результате чего сестринские хроматиды каждой хромосомы отделяются друг от друга и растягиваются к противоположным полюсам клетки. Поскольку сестринские хроматиды идентичны друг другу, у двух полюсов клетки оказывается одинаково-

вый генетический материал (в диплоидной клетке — $2n2c$ у каждого полюса). Теперь разошедшиеся хроматиды называются дочерними хромосомами.

Телофаза. Дочерние хромосомы деспирализуются (раскручиваются) у полюсов клетки с образованием хроматина. Вокруг ядерного материала каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируются ядерные оболочки. В двух образовавшихся ядрах возникают ядрышки. Нити веретена деления разрушаются.

На этом деление ядра заканчивается, и начинается разделение клетки надвое. У клеток животных в экваториальной плоскости возникает кольцевая перетяжка. Она углубляется, пока не произойдет разделение двух дочерних клеток. В образовании перетяжки важную роль играют структуры цитоскелета.

Клетки растений не могут делиться перетяжкой, так как имеют жесткую клеточную стенку. В экваториальной плоскости растительной клетки из содержимого пузырьков комплекса Гольджи образуется так называемая срединная пластинка, которая и разделяет две дочерние клетки.

С момента разделения дочерних клеток каждая из них вступает в интерфазу нового клеточного цикла.

Биологическое значение митоза заключается в том, что он обеспечивает передачу наследственных признаков и свойств в ряду поколений клеток, что необходимо для нормального развития многоклеточного организма. Благодаря точному и равномерному распределению хромосом при митозе все клетки организма генетически идентичны.

Митоз обуславливает важнейшие процессы жизнедеятельности — рост, развитие, регенерацию (восстановление поврежденных тканей и органов). Митотическое деление клеток лежит в основе бесполого размножения многих организмов.

Амитоз осуществляется путем прямого деления клеточного ядра перетяжкой. При амитозе не образуется веретено деления и не происходит спирализация хроматина, поэтому наследственный материал распределяется между дочерними ядрами неравномерно, случайным образом. Такой тип деления встречается у одноклеточных организмов. Например, амитозом делится большое полиплоидное ядро *инфузорий*. Амитозом делятся также некоторые клетки многоклеточных организмов: высокоспециализированные с ослабленной физиологической активностью, стареющие, обреченные на гибель. Кроме того, амитоз наблюдается при различных патологических процессах, таких как рост злокачественных опухолей, воспаление и др. Для таких клеток становится невозможным возврат в нормальный клеточный цикл, подготовка к делению и митоз.

Амитоз можно наблюдать в тканях растущего клубня картофеля, эндосперме семян, стенках завязи пестика и паренхиме черешков листьев. У животных и человека такой тип деления характерен для клеток печени, хрящей, роговицы глаза.

При амитозе часто наблюдается только деление ядра без дальнейшего разделения клетки на две дочерние. В этом случае возникают двуядерные и даже мно-

гоядерные клетки. Если же дочерние клетки все-таки образуются, то клеточные компоненты, как и ДНК, распределяются между ними случайно и неравномерно.

? 1. Какие способы деления характерны для клеток эукариот? Для прокариотических клеток?

Митоз, amitoz, простое бинарное деление, мейоз.

2. Что представляет собой простое бинарное деление?

3. Что такое митоз? Охарактеризуйте фазы митоза.

4. Благодаря чему дочерние клетки в результате митоза получают идентичную наследственную информацию? В чем заключается биологическое значение митоза?

5. Количество хромосом — n , хроматид — c . Каким будет соотношение n и c для соматических клеток человека в следующих периодах интерфазы и митоза. Установите соответствие.

1) G_1 -период	a) $n = 23, c = 23$
2) G_2 -период	б) $n = 23, c = 46$
3) Профаза	в) $n = 46, c = 46$
4) Метафаза	г) $n = 46, c = 92$
5) У каждого полюса клетки в конце анафазы	
6) В каждой дочерней клетке в конце телофазы	

6. Чем amitoz отличается от митоза? Как вы думаете, почему amitoz называют прямым делением клетки, а митоз — непрямым?

7. В ядре неделяющейся клетки наследственный материал (ДНК) находится в виде аморфного рассредоточенного вещества — хроматина. Перед делением хроматин спирализуется и образует компактные структуры — хромосомы, а после деления возвращается в исходное состояние. Для чего клетки совершают такие сложные видоизменения своего наследственного материала?

8. Установлено, что у дневных животных максимальная митотическая активность клеток наблюдается вечером, а минимальная — днем. У животных, ведущих ночной образ жизни, клетки наиболее интенсивно делятся утром, ночью же митотическая активность ослаблена. Как вы думаете, с чем это связано?

§ 23. Мейоз и его биологическое значение

Мейоз (от греч. *мейозис* — уменьшение) — это способ деления эукариотических клеток, в результате которого из одной материнской клетки образуются четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом. Если в мейоз вступает диплоидная соматическая клетка ($2n4c$), то образуются четыре гаплоидные клетки ($1n1c$). Клетки с гаплоидным набором хромосом не могут делиться мейозом.

Мейоз представляет собой непрерывный процесс, состоящий из двух последовательных делений, называемых мейозом I и мейозом II. В каждом делении различают профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 58). В результате первого

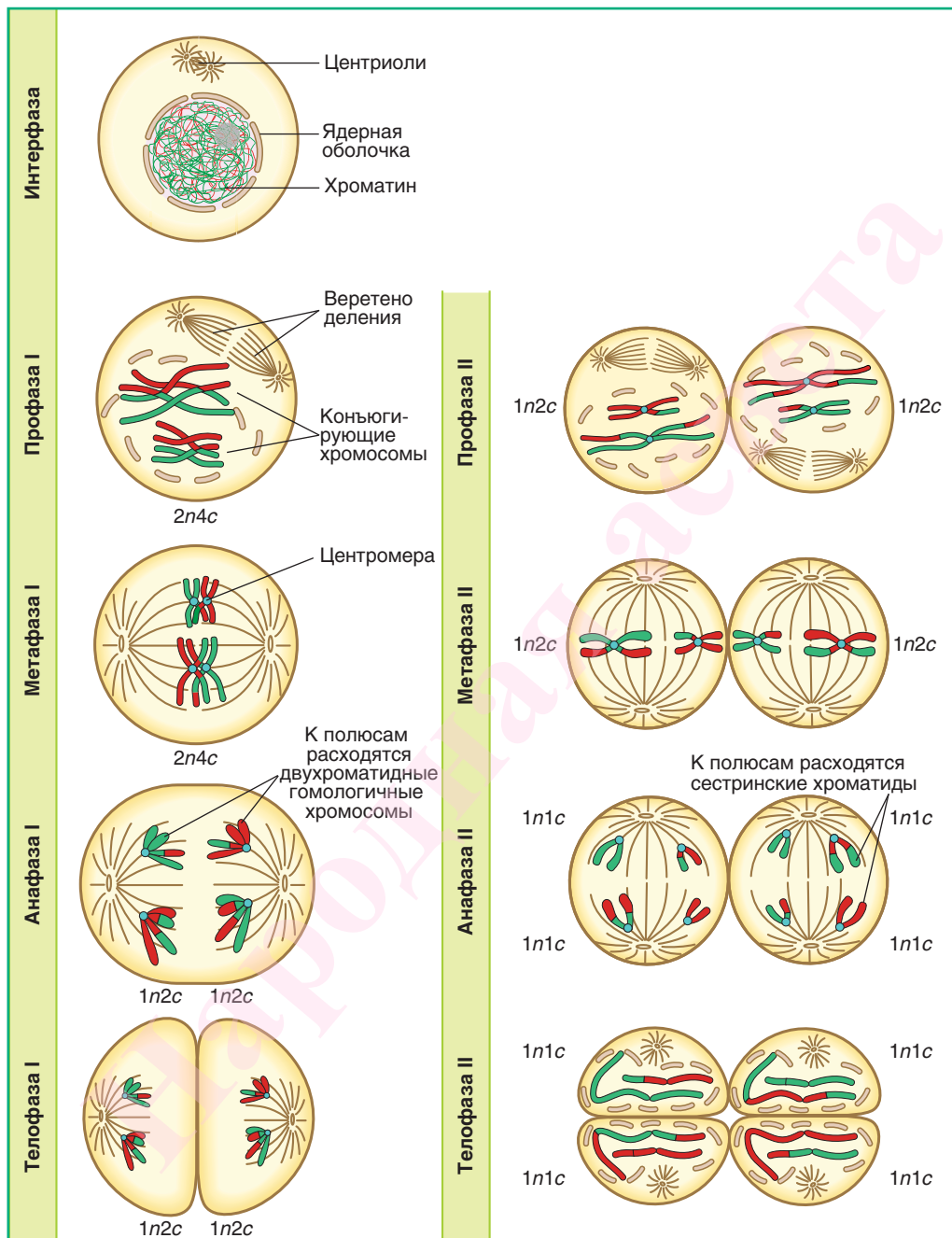


Рис. 58. Мейоз

деления мейоза число хромосом уменьшается вдвое, в ходе второго деления мейоза гаплоидность клеток сохраняется.

В **профазе мейоза I** (или **профазе I**) растворяются ядрышки, распадается ядерная оболочка и начинается формирование веретена деления. Хроматин спирализуется с образованием двуххроматидных хромосом (в диплоидной клетке — набор $2n4c$). Гомологичные хромосомы попарно сближаются, этот процесс называется конъюгацией хромосом. При конъюгации хроматиды гомологичных хромосом в некоторых местах перекрещиваются. Между некоторыми хроматидами гомологичных хромосом может происходить обмен соответствующими участками — кроссинговер.

В **метафазе I** пары гомологичных хромосом располагаются в экваториальной плоскости клетки. В этот момент спирализация хромосом достигает максимума.

В **анафазе I** гомологичные хромосомы (а не сестринские хроматиды, как при митозе) отходят друг от друга и растягиваются нитями веретена деления к противоположным полюсам клетки. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадет только одна. Таким образом, в конце анафазы I набор хромосом и хроматид у каждого полюса делящейся клетки составляет $1n2c$ — он уже уменьшился вдвое, но хромосомы все еще остаются двуххроматидными.

В **телофазе I** веретено деления разрушается, происходит формирование двух ядер и деление цитоплазмы. Образуются две дочерние клетки, содержащие гаплоидный набор хромосом, каждая хромосома состоит из двух хроматид ($1n2c$).

Промежуток между мейозом I и мейозом II очень короткий. Интерфаза II практически отсутствует. В это время не происходит репликация ДНК и две дочерние клетки быстро вступают во второе деление мейоза, протекающее по типу митоза.

В **профазе II** происходят те же процессы, что и в профазе митоза: формируются хромосомы, они беспорядочно располагаются в цитоплазме клетки. Начинает формироваться веретено деления.

В **метафазе II** хромосомы располагаются в экваториальной плоскости.

В **анафазе II** сестринские хроматиды каждой хромосомы разделяются и отходят к противоположным полюсам клетки. В конце анафазы II набор хромосом и хроматид у каждого полюса — $1n1c$.

В **телофазе II** образуются четыре гаплоидные клетки, каждая хромосома состоит из одной хроматиды ($1n1c$).

Таким образом, мейоз представляет собой два последовательных деления ядра и цитоплазмы, перед которыми репликация происходит только один раз. Энергия и вещества, необходимые для обоих делений мейоза, накапливаются во время интерфазы I.

В профазе мейоза I происходит кроссинговер, что ведет к рекомбинации наследственного материала. В анафазе I гомологичные хромосомы случайным образом расходятся к разным полюсам клетки, в анафазе II то же самое происходит с сестринскими хроматидами. Все эти процессы обуславливают комбинативную изменчивость живых организмов, о которой будет говориться позже.

Биологическое значение мейоза. У животных и человека мейоз приводит к образованию гаплоидных половых клеток — гамет. В ходе последующего процесса оплодотворения (слияния гамет) организм нового поколения получает диплоидный набор хромосом, а значит, сохраняет присущий данному виду организмов кариотип. Следовательно, мейоз препятствует увеличению числа хромосом при половом размножении. Без такого механизма деления хромосомные наборы удваивались бы с каждым следующим поколением.

У растений, грибов и некоторых протистов путем мейоза образуются споры. Процессы, протекающие в ходе мейоза, служат основой комбинативной изменчивости организмов.

? 1. Сколько дочерних клеток и с каким набором хромосом образуется из одной диплоидной клетки в результате: а) митоза; б) мейоза?

Две гаплоидные, две диплоидные, четыре гаплоидные, четыре диплоидные.

2. Что представляет собой конъюгация хромосом? В какую фазу мейоза происходит кроссинговер? Какое значение имеет этот процесс?

3. Какие события, протекающие в мейозе, обеспечивают уменьшение вдвое набора хромосом в дочерних клетках?

4. Каково биологическое значение мейоза?

5. Сравните митоз и мейоз, выявите черты сходства и различия. В чем заключается главное отличие мейоза от митоза?

6. Клетка корня березы содержит 18 хромосом.

1) Диплоидная клетка пыльника березы претерпела мейоз. Образовавшиеся при этом микроспоры поделались митозом. Сколько клеток образовалось? Сколько хромосом содержится в каждой из них?

2) Определите число хромосом и общее количество хроматид в клетках березы во время мейотического деления: а) в экваториальной плоскости клетки в метафазе I; б) в метафазе II; в) у каждого полюса клетки в конце анафазы I; г) у каждого полюса клетки в конце анафазы II.

7. Почему мейоз не наблюдается у организмов, которым не свойственно половое размножение?

8. Для чего нужно второе деление мейоза, ведь уменьшение числа хромосом в 2 раза уже произошло в результате первого деления?

Глава 3 Обмен веществ и преобразование энергии в организме

§ 24. Общая характеристика обмена веществ и преобразование энергии

Понятие обмена веществ. Существование живых организмов обеспечивается непрерывным поглощением определенных веществ из окружающей среды. Гетеротрофные организмы (животные, грибы, многие протисты и бактерии) нуждаются в поступлении готовых органических соединений, а также воды и минеральных веществ. Автотрофные организмы (растения, водоросли, некоторые бактерии) также находятся в постоянном обмене веществами с окружающей средой, но при этом поглощают из нее только неорганические вещества.

Вещества, поступившие в организм, подвергаются превращениям в результате различных биохимических реакций. Некоторые вещества используются клетками организма в качестве строительного материала, другие расщепляются и служат источником энергии. Конечные продукты расщепления выводятся из организма в окружающую среду. Совокупность процессов химического превращения веществ в организме называется **обменом веществ** или **метаболизмом** (от греч. *метаболе* — перемена, превращение). Процессы обмена веществ обеспечивают рост, развитие, жизнедеятельность, размножение организмов, а также их взаимодействие с окружающей средой.

Обмен веществ сопровождается преобразованием энергии. Например, при расщеплении питательных веществ высвобождается энергия, заключенная в их химических связях. Часть этой энергии рассеивается в виде тепла (т. е. преобразуется в тепловую), другая часть запасается в виде молекул АТФ. Фотосинтезирующие организмы поглощают световую энергию и преобразуют ее в энергию химических связей органических веществ.

Ассимиляция и диссимиляция. В живом организме одновременно происходят процессы двух типов: синтеза и расщепления веществ (рис. 59). Совокупность реакций синтеза сложных органических веществ из более простых соединений называется **ассимиляцией** (от лат. *ассимиляцио* — усвоение), **анаболизмом** (от греч. *анаболе* — подъем) или **пластическим обменом**. Реакции пластического обмена идут с затратами (поглощением) энергии. В ходе ассимиляции из разнообразных химических соединений, поступивших в организм, синтезируются вещества, специфичные для данного организма. Образованные вещества используются для роста клеток и обновления клеточных структур, идут на построение новых клеток и тканей. Некоторая часть продуктов пластического обмена

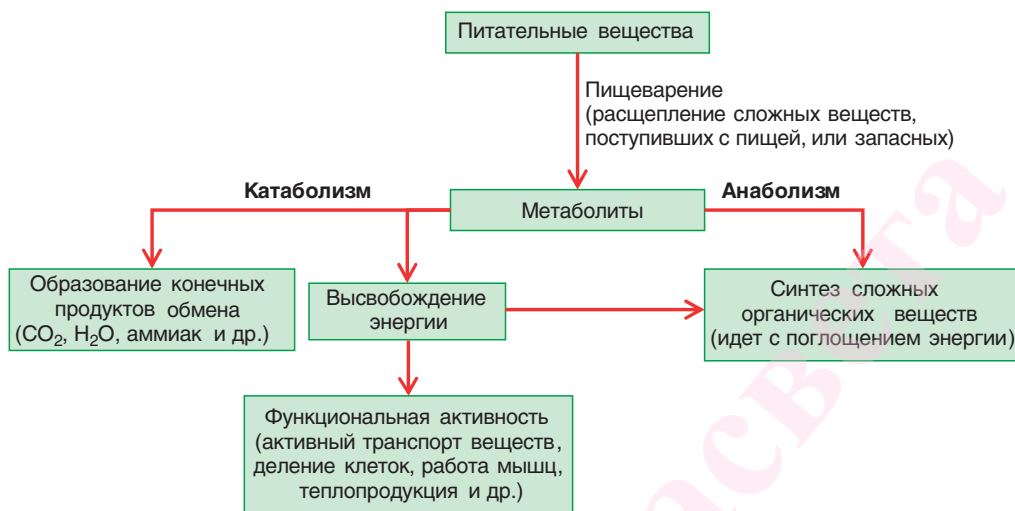


Рис. 59. Схема взаимосвязи обмена веществ и превращения энергии в организме

откладывается в клетках в качестве запасных веществ. Процессами пластического обмена являются: фотосинтез, биосинтез ДНК (репликация), биосинтез РНК, белков, липидов, полисахаридов и т. д.

Процессы расщепления сложных органических веществ до более простых соединений сопровождаются выделением (высвобождением) энергии их химических связей. Как уже отмечалось, одна часть этой энергии рассеивается в виде тепла, а другая аккумулируется в виде макроэргических связей АТФ. Такие процессы называются **диссимиляцией** (от лат. *дис* — приставка, означающая «нарушение»; *ассимиляция* — усвоение), **катаболизмом** (от греч. *катаболе* — разрушение) или **энергетическим обменом**. Конечными продуктами процессов диссимиляции являются углекислый газ, вода, аммиак. К энергетическому обмену относится брожение и клеточное дыхание.

Молекулы АТФ, синтезированные в ходе реакций энергетического обмена, служат поставщиками энергии для процессов синтеза органических веществ, активного транспорта веществ через плазмалемму, деления клеток, передачи нервных импульсов. Благодаря энергии АТФ поддерживается постоянная температура тела у птиц и млекопитающих, осуществляются все виды движения (в том числе и мышечного) и т. д.

Процессы пластического и энергетического обмена тесно связаны между собой. Многие вещества, образующиеся в ходе энергетического обмена, могут использоваться в пластическом обмене для синтеза более сложных органических

веществ. И наоборот, продукты ассимиляции могут подвергаться расщеплению и служить источником энергии в процессах диссимиляции. АТФ, которая образуется в ходе энергетического обмена, расщепляется до АДФ и H_3PO_4 и служит источником энергии для реакций пластического обмена.

Таким образом, **ассимиляция и диссимиляция — две взаимосвязанные стороны единого процесса обмена веществ и преобразования энергии в живых организмах.**

Процессы ассимиляции не всегда уравновешены процессами диссимиляции. Так, в молодых организмах преобладают процессы ассимиляции. Благодаря этому обеспечивается накопление веществ, интенсивный рост и развитие организма. В старом организме, как правило, преобладают процессы диссимиляции. То же самое наблюдается при высоких физических нагрузках и недостатке питательных веществ. Если не компенсировать энергетические затраты усиленным питанием, произойдет постепенное истощение организма, ведущее в конце концов к его гибели.

Интенсивность процессов энергетического и пластического обмена регулируется нервной системой и гормонами. Например, адреналин сдвигает баланс в сторону энергетического обмена, а инсулин и соматотропин (гормон роста) — в сторону пластического обмена.

? 1. Какие понятия пропущены в биологических «уравнениях» и заменены вопросительными знаками?

Обмен веществ = ? + энергетический обмен

Анаболизм + ? = метаболизм

Ассимиляция + диссимиляция = ?

2. Какие процессы называют ассимиляцией и диссимиляцией? Приведите примеры.
3. Чем автотрофные организмы принципиально отличаются от гетеротрофных?
4. Для осуществления каких процессов организмы используют энергию АТФ?
5. В каких случаях процессы энергетического обмена в организме преобладают над процессами пластического обмена и наоборот?
6. Приведите примеры преобразования энергии в живом организме.
7. Докажите справедливость утверждения: «Ассимиляция и диссимиляция — две стороны единого процесса обмена веществ и преобразования энергии в живых организмах».
8. Суточная норма углеводов для взрослого человека составляет 5—8 г на 1 кг массы тела (в зависимости от энергетических затрат организма). При окислении 5 г углеводов выделяется 88 кДж энергии, что достаточно для нагревания 1 кг тела человека от температуры $36,6\text{ }^\circ\text{C}$ до температуры $62\text{ }^\circ\text{C}$. Попробуйте самостоятельно произвести этот несложный расчет на основании знаний, полученных при изучении физики в 8-м классе. Учтите, что средняя удельная теплоемкость человеческого тела $3,47\text{ кДж}/(\text{кг}\cdot^\circ\text{C})$. К чему могло бы привести разогревание клеток тела человека до такой температуры? Почему этого на самом деле не происходит?

§ 25. Клеточное дыхание

Клеткам живых организмов постоянно требуется энергия для осуществления различных процессов жизнедеятельности. Универсальным поставщиком этой энергии служит АТФ, которая образуется в реакциях энергетического обмена. У большинства организмов АТФ синтезируется главным образом в процессе клеточного дыхания. **Клеточное дыхание** — сложный процесс, в ходе которого происходит расщепление органических веществ (в конечном итоге — до простейших неорганических соединений), а высвобождающаяся энергия их химических связей запасается и затем используется клеткой (рис. 60).

Большинство живых организмов (все растения, большинство животных, грибов и протистов, многие бактерии) использует в процессе клеточного дыхания кислород. Такие организмы называются аэробами (от греч. *αέρ* — воздух, *βίος* — жизнь), а их тип дыхания — аэробным дыханием. Рассмотрим, как протекает процесс клеточного дыхания в аэробных условиях (т. е. в условиях свободного доступа кислорода).

Этапы клеточного дыхания. Подготовительный этап заключается в расщеплении крупных органических молекул до более простых соединений. Эти процессы происходят в пищеварительной системе (у животных) и цитоплазме клеток без использования кислорода. Под действием пищеварительных ферментов полисахариды расщепляются до моносахаридов, жиры — до глицерина и высших карбоновых кислот, белки — до аминокислот, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. При этом выделяется мало энергии, она не запасается в виде АТФ, а рассеивается в виде тепла. Более того, для протекания реакций расщепления требуются определенные затраты энергии.

Вещества, образовавшиеся в результате подготовительного этапа, могут использоваться клеткой как в реакциях пластического обмена, так и для дальнейшего расщепления с целью получения энергии.

Второй этап энергетического обмена называется **бескислородным** или **анаэробным**. Он заключается

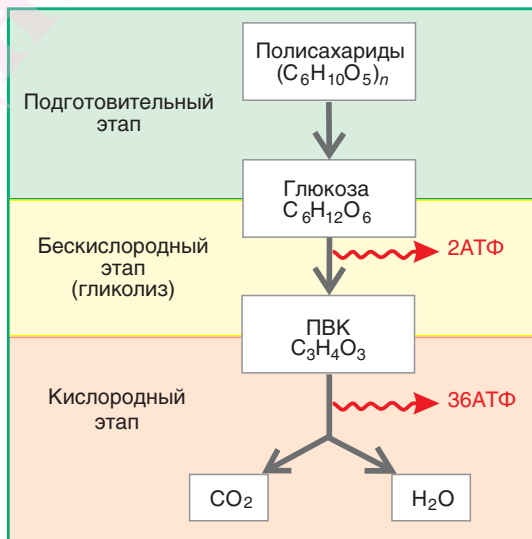


Рис. 60. Схема этапов клеточного дыхания

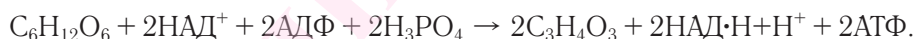
в ферментативном расщеплении органических веществ, полученных в ходе подготовительного этапа. Кислород в реакциях этого этапа не участвует, более того, анаэробный этап может протекать в условиях полного отсутствия кислорода. Основным источником энергии в клетке является глюкоза, поэтому второй этап мы рассмотрим именно на примере бескислородного расщепления глюкозы — гликолиза.

Гликолиз — многоступенчатый процесс бескислородного расщепления глюкозы ($C_6H_{12}O_6$) до пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$). Реакции гликолиза катализируются специальными ферментами и протекают в цитоплазме клеток.

В ходе гликолиза каждая молекула глюкозы расщепляется до двух молекул пировиноградной кислоты (ПВК). При этом высвобождается энергия, часть которой рассеивается в виде тепла, а оставшаяся используется для синтеза **2 молекул АТФ**. Промежуточные продукты гликолиза подвергаются окислению — от них отщепляются атомы водорода, которые используются для восстановления $НАД^+$.

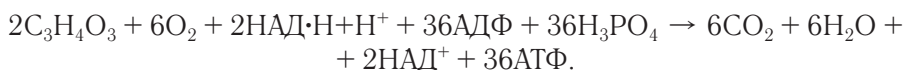
НАД — никотинамидадениндинуклеотид (полное название приводится не для запоминания) — вещество, которое выполняет в клетке функцию переносчика атомов водорода. НАД, присоединивший два атома водорода, называется восстановленным (записывается как $НАД \cdot H + H^+$). Восстановленный НАД может отдавать атомы водорода другим веществам и переходить в окисленную форму ($НАД^+$).

Таким образом, процесс гликолиза можно выразить следующим суммарным уравнением (для упрощения во всех уравнениях реакций энергетического обмена не указаны молекулы воды, образующиеся при синтезе АТФ):



В результате гликолиза высвобождается лишь около 5 % энергии, заключенной в химических связях молекул глюкозы. Значительная часть энергии содержится в продукте гликолиза — ПВК. Поэтому при аэробном дыхании после гликолиза следует завершающий этап — **кислородный**, или **аэробный**.

Пировиноградная кислота, образовавшаяся в результате гликолиза, поступает в матриксе митохондрий, где полностью расщепляется и окисляется до конечных продуктов — CO_2 и H_2O . Восстановленный НАД, образовавшийся при гликолизе, также поступает в митохондрии, где подвергается окислению. В ходе аэробного этапа дыхания потребляется кислород и синтезируются **36 молекул АТФ** (в расчете на 2 молекулы ПВК). CO_2 выделяется из митохондрий в гиалоплазму клетки, а затем в окружающую среду. Итак, суммарное уравнение кислородного этапа дыхания можно представить следующим образом:



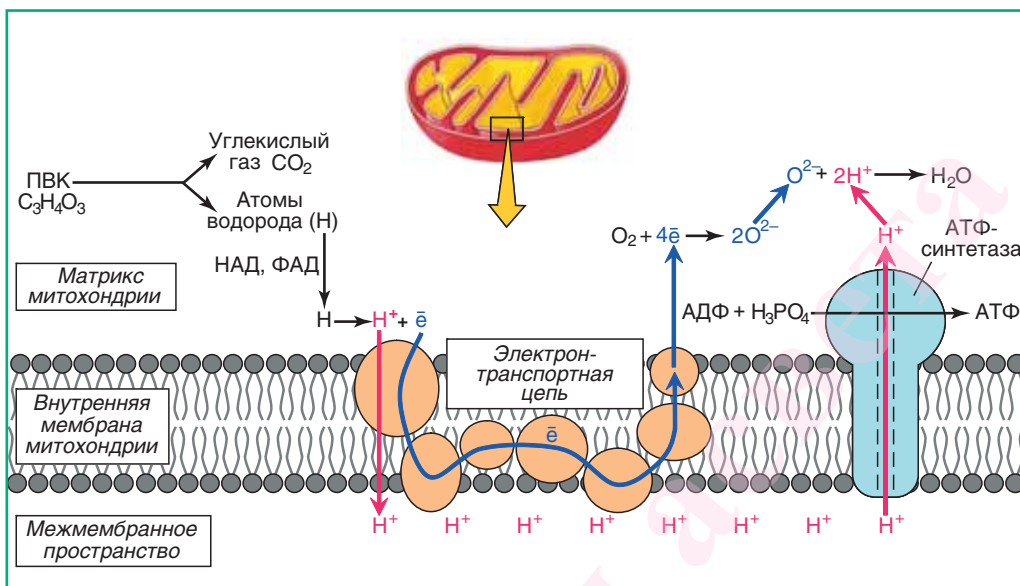


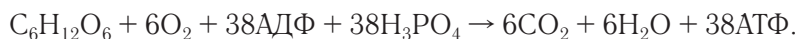
Рис. 61. Схема кислородного этапа клеточного дыхания

В матриксе митохондрий ПВК подвергается сложному ферментативному расщеплению, продуктами которого являются углекислый газ и атомы водорода. Последние доставляются переносчиками НАД и ФАД (флавинадениндуклеотид) на внутреннюю мембрану митохондрии (рис. 61).

Во внутренней мембране митохондрий содержится фермент АТФ-синтетаза, а также белковые комплексы, образующие электрон-транспортную цепь (ЭТЦ). В результате функционирования компонентов ЭТЦ атомы водорода, полученные от НАД и ФАД, разделяются на протоны (H^+) и электроны. Протоны переносятся через внутреннюю мембрану митохондрий и накапливаются в межмембранном пространстве. Электроны с помощью ЭТЦ доставляются в матрикс на конечный акцептор — кислород (O_2). В результате образуются анионы O^{2-} .

Накопление протонов в межмембранном пространстве ведет к возникновению электрохимического потенциала на внутренней мембране митохондрий. При достижении определенной концентрации протоны начинают перемещаться в матрикс, проходя через специальные каналы фермента АТФ-синтетазы. Электрохимическая энергия используется для синтеза большого количества молекул АТФ. В матриксе протоны соединяются с анионами кислорода и образуется вода: $2H^+ + O^{2-} \rightarrow H_2O$.

Следовательно, при полном расщеплении одной молекулы глюкозы клетка может синтезировать **38 молекул АТФ** (2 молекулы в процессе гликолиза и 36 молекул в ходе кислородного этапа). Общее уравнение аэробного дыхания можно записать следующим образом:



Основным источником энергии для клеток являются углеводы, но в процессах энергетического обмена также могут использоваться продукты расщепления жиров и белков.

- ? 1. Клеточное дыхание относится к процессам ассимиляции или диссимиляции? Почему?
2. Что представляет собой процесс клеточного дыхания? Откуда берется энергия для синтеза АТФ в процессе клеточного дыхания?
3. Перечислите этапы клеточного дыхания. Какие из них сопровождаются синтезом АТФ? Какое количество АТФ (в расчете на 1 моль глюкозы) может образоваться в ходе каждого этапа?
4. Где осуществляется гликолиз? Какие вещества необходимы для протекания гликолиза? Какие конечные продукты при этом образуются?
5. В каких органоидах происходит кислородный этап клеточного дыхания? Какие вещества вступают в этот этап? Какие продукты образуются?
6. В подготовительный этап клеточного дыхания вступает 81 г гликогена. Какое максимальное количество АТФ (моль) может синтезироваться в результате последующего гликолиза? В ходе аэробного этапа дыхания?
7. Почему расщепление органических соединений при участии кислорода энергетически более эффективно, чем при его отсутствии?
8. Длина митохондрий колеблется от 1 до 60 мкм, а ширина — в пределах 0,25—1 мкм. Почему при столь значительных различиях в длине митохондрий их ширина относительно невелика и сравнительно постоянна?

§ 26. Брожение

Жизнь некоторых организмов возможна в бескислородной среде. Такие организмы называются *анаэробами*. К анаэробам относятся многие бактерии, некоторые протисты, грибы (например, *дрожжи*) и животные (например, *сосальщики*, *ленточные черви*, *аскариды*). Большинство анаэробных организмов получает энергию, необходимую для жизнедеятельности, в процессе брожения.

Брожение — процесс анаэробного расщепления органических веществ, преимущественно углеводов, происходящий под действием ферментов. Брожение может протекать и в клетках аэробных организмов в условиях дефицита кислорода.

На первом этапе брожения глюкоза расщепляется до пировиноградной кислоты (как и в процессе гликолиза). При этом образуется 2 молекулы НАД·Н+Н⁺ и 2 молекулы АТФ. Затем пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту, этиловый спирт, уксусную кислоту или другие продукты (рис. 62). В зависимости от конечного продукта различают молочнокислое, спиртовое, уксуснокислое и другие виды брожения.

Термин «брожение» был введен голландским алхимиком ван Гельмонтом в XVII в. для процессов, идущих с выделением газов. В XIX в. основоположник современной микробиологии Луи Пастер показал, что брожение является результатом жизнедеятельности микроорганизмов, и установил, что различные типы брожения вызываются разными группами микроорганизмов.

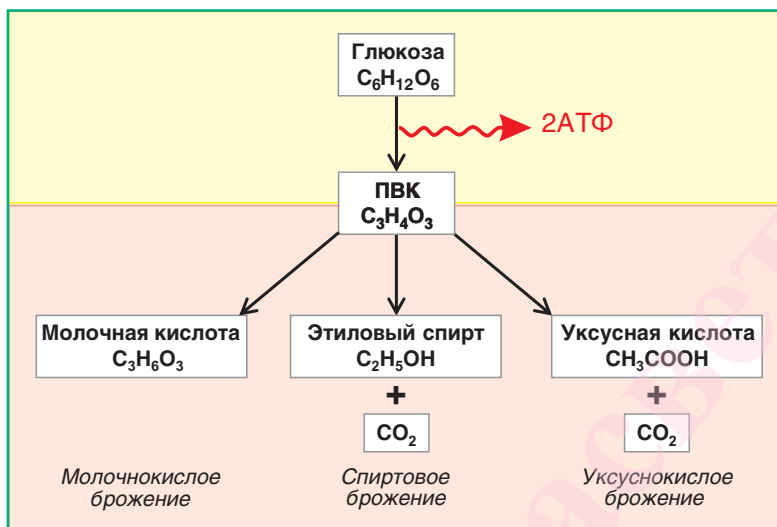


Рис. 62. Схема основных типов брожения

Молочнокислое брожение осуществляют *молочнокислые бактерии*. При этом типе брожения глюкоза расщепляется до пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которая затем восстанавливается до молочной кислоты ($C_3H_6O_3$).

Схематически молочнокислое брожение можно выразить следующими уравнениями:

- 1) $C_6H_{12}O_6 + 2НАД^+ + 2АДФ + 2Н_3РО_4 \rightarrow 2C_3H_4O_3 + 2НАД \cdot Н + Н^+ + 2АТФ$;
- 2) $2C_3H_4O_3 + 2НАД \cdot Н + Н^+ \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 2НАД^+$.

Суммарное уравнение молочнокислого брожения таково:



Молочнокислое брожение осуществляется также в мышечных клетках человека и животных в условиях дефицита кислорода. Накопление молочной кислоты является одной из причин развития утомления мышц. С током крови молочная кислота поступает в печень и почки, где перерабатывается в глюкозу.

Спиртовое брожение вызывают *дрожжи*, а также некоторые *анаэробные бактерии*. Этот тип брожения наблюдается и в растительных клетках при отсутствии кислорода. При спиртовом брожении глюкоза расщепляется до ПВК, которая, в свою очередь, расщепляется с образованием этилового спирта (C_2H_5OH) и углекислого газа.

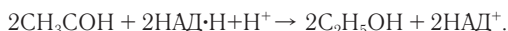
Вначале спиртовое брожение идет аналогично молочнокислому:



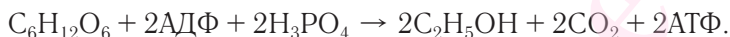
2) Затем пировиноградная кислота расщепляется с образованием уксусного альдегида (CH_3COH) и углекислого газа:



3) Уксусный альдегид восстанавливается до этилового спирта за счет $\text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$:



Процесс спиртового брожения можно выразить общим уравнением:



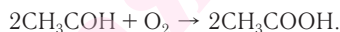
Уксуснокислое брожение осуществляется *уксуснокислыми бактериями*.

При таком типе брожения образуются уксусная кислота (CH_3COOH) и углекислый газ.

Первые два этапа уксуснокислого брожения протекают аналогично спиртовому:



3) Завершающий этап идет с участием кислорода, который окисляет уксусный альдегид в уксусную кислоту:



При любом типе брожения не происходит полного окисления глюкозы, поэтому значительная часть энергии остается в конечных продуктах — молочной кислоте, этиловом спирте и др. Энергетический выход брожения — **2 молекулы АТФ** (из расчета на одну молекулу глюкозы). Поэтому при расщеплении одинакового количества углеводов в ходе энергетического обмена анаэробы получают гораздо меньше энергии, чем аэробы.

Практическое значение брожения. Брожение известно людям с незапамятных времен. Тысячелетиями человек использовал спиртовое брожение для изготовления вина, а молочнокислое — для получения кисломолочных продуктов, изготовления сыров. В те времена люди не знали, что все эти процессы происходят с помощью микроорганизмов.

Процессы брожения находят широкое практическое применение и в настоящее время. Спиртовое брожение лежит в основе промышленного получения различных спиртов, прежде всего этилового, а также вина и пива. Использование дрожжей в хлебопечении связано с тем, что пузырьки углекислого газа, образующегося в процессе спиртового брожения, разрыхляют тесто, делая его пышным.

В разных частях света для получения спирта используют различные микроорганизмы. Например, в Европе чаще всего применяют дрожжи из рода *Saccharomyces*, в Южной Америке — бактерии *Pseudomonas lindneri*, в Азии — *мукововые грибы*.

Уксуснокислое брожение лежит в основе получения пищевого уксуса. Молочнокислое брожение используется для получения различных кисломолочных продуктов, при солении и квашении овощей, силосовании кормов и т. д. Продуктом совместной деятельности молочнокислых бактерий и дрожжей является кефир. Известно множество национальных кисломолочных продуктов (кумыс, айран, йогурт и др.), для изготовления которых используют коровье, кобылье, верблюжье, овечье, козье молоко, а в качестве заквасок — естественно возникшие и сохраняемые комплексы молочнокислых бактерий и дрожжей.

Скисание сливок, необходимых для получения сливочного масла, вызывают бактерии рода *стрептококк*. Помимо молочной кислоты, некоторые из них образуют ацетон и диацетил, придающие сливочному маслу характерный запах и вкус. Субстратом при этом служит лимонная кислота, содержание которой в молоке достигает 1 г/л.

Также необходимо отметить, что процессы брожения играют важную роль в круговороте веществ в природе.

- ? 1. Что такое брожение? Может ли брожение протекать в клетках аэробных организмов?
2. Какие типы брожения вам известны? Назовите конечные продукты каждого типа брожения.
3. Охарактеризуйте практическое значение различных типов брожения. Чем обусловлено использование дрожжей в виноделии? В хлебопечении?
4. Известно, что при изготовлении вина в домашних условиях иногда вместо вина образуется продукт с высоким содержанием уксусной кислоты. Чем это можно объяснить?
5. Почему при брожении высвобождается меньше энергии, чем при клеточном дыхании?
6. В чем заключается сходство брожения и клеточного дыхания? Чем брожение отличается от клеточного дыхания?
7. Определите массу глюкозы, расщепленной молочнокислыми бактериями, если ими было образовано 135 г молочной кислоты. Какое максимальное количество АТФ (моль) могло синтезироваться в клетках молочнокислых бактерий?
8. Дрожжи утилизировали 90 г глюкозы, при этом часть глюкозы подверглась полному окислению, а другая часть была расщеплена в ходе спиртового брожения. В результате было образовано 61,6 г углекислого газа. Какое максимальное количество АТФ (моль) могло образоваться при этом в клетках дрожжей? Какая часть глюкозы (%) была расщеплена в ходе брожения?

§ 27. Фотосинтез

Понятие фотосинтеза. Для живых организмов Земли основным источником энергии является солнечный свет, благодаря которому прямо или косвенно удовлетворяются их энергетические потребности. В процессе фотосинтеза растения, водоросли, цианобактерии с помощью специальных пигментов поглощают солнечную энергию и преобразуют ее в энергию химических связей органических веществ. При этом исходными соединениями для синтеза органических веществ

служат бедные энергией неорганические вещества — углекислый газ и вода. Таким образом, **фотосинтез** (от греч. *фотос* — свет) — это процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды на свету при участии фотосинтетических пигментов.

Фотосинтетические пигменты — это органические вещества, способные поглощать энергию света. При этом они поглощают свет определенной длины волны, а другие световые волны отражают. Различают три класса фотосинтетических пигментов — хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины.

Наиболее важными пигментами являются хлорофиллы (от греч. *хлорос* — зеленый, *филлон* — лист). Известно несколько форм хлорофилла (*a*, *b*, *c* и др.), различающихся строением молекул. Все хлорофиллы интенсивно поглощают красный и синий свет, а зеленый отражают, что и определяет зеленую окраску этих пигментов, а следовательно, и листьев растений.

Другую группу фотосинтетических пигментов составляют каротиноиды (от лат. *карота* — морковь), имеющие различную окраску — оранжевую, желтую, красную и др. Они содержатся в хлоропластах и хромопластах. Осенью, когда хлорофиллы разрушаются, каротиноиды становятся хорошо заметными (листья меняют окраску). Каротиноиды поглощают свет, недоступный другим пигментам, и передают поглощенную энергию хлорофиллам.

Для красных водорослей и цианобактерий, кроме хлорофиллов, характерны также фикобилины (от греч. *фикос* — водоросль и лат. *билис* — желчь). Эти пигменты имеют красную или синюю окраску и способны поглощать зеленый, синий и фиолетовый свет, проникающий в глубину морей и океанов.

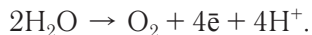
Образованные в ходе фотосинтеза органические соединения являются не только источником энергии, но и источником атомов углерода, водорода и кислорода для синтеза веществ, необходимых организму при построении новых клеток и структур. Значительная часть продуктов фотосинтеза может преобразовываться и запасаться в виде крахмала, жиров или белков.

У растений и водорослей фотосинтез осуществляется в специальных органах — **хлоропластах**. Вы уже знаете, что внутренняя мембрана хлоропластов образует тилакоиды — плоские мешочки, уложенные в стопки (граны). В мембранах тилакоидов расположены особые пигмент-белковые комплексы — фотосистемы.

Существует два типа фотосистем — фотосистема I и фотосистема II. В состав каждой входит светособирающая антенна, образованная молекулами пигментов, реакционный центр и переносчики электронов. Светособирающая антенна функционирует наподобие воронки: молекулы пигментов поглощают свет и передают всю собранную энергию в реакционный центр, где находится молекула-ловушка, представленная хлорофиллом *a* (рис. 63). Поглотив энергию, молекула-ловушка переходит в возбужденное состояние и отдает один из своих электронов специальному переносчику, т. е. окисляется.

Главное различие фотосистем заключается в том, что в состав фотосистемы II входит особый ферментный комплекс, осуществляющий на свету фото-

лиз воды — расщепление молекул воды с образованием кислорода (O₂), электронов и протонов (H⁺):



Полученные при этом электроны используются фотосистемой II для восстановления молекулы-ловушки в реакционном центре. В фотосистеме I отсутствует подобный ферментный комплекс, и, следовательно, она не способна использовать воду в качестве источника электронов для восстановления своей молекулы-ловушки.

Фотосинтез происходит в две фазы — световую и темновую (рис. 64). Световая фаза осуществляется на мембранах тилакоидов и только при наличии света. Реакции темновой фазы протекают в строме хлоропласта и не требуют света, однако для их прохождения необходимы продукты световой фазы. Поэтому темновая фаза идет практически одновременно со световой.

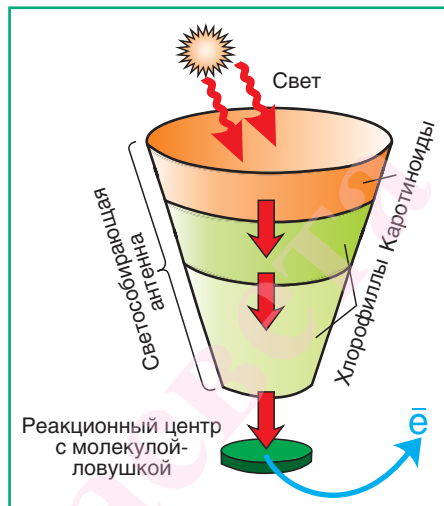


Рис. 63. Схема строения и работы фотосистемы

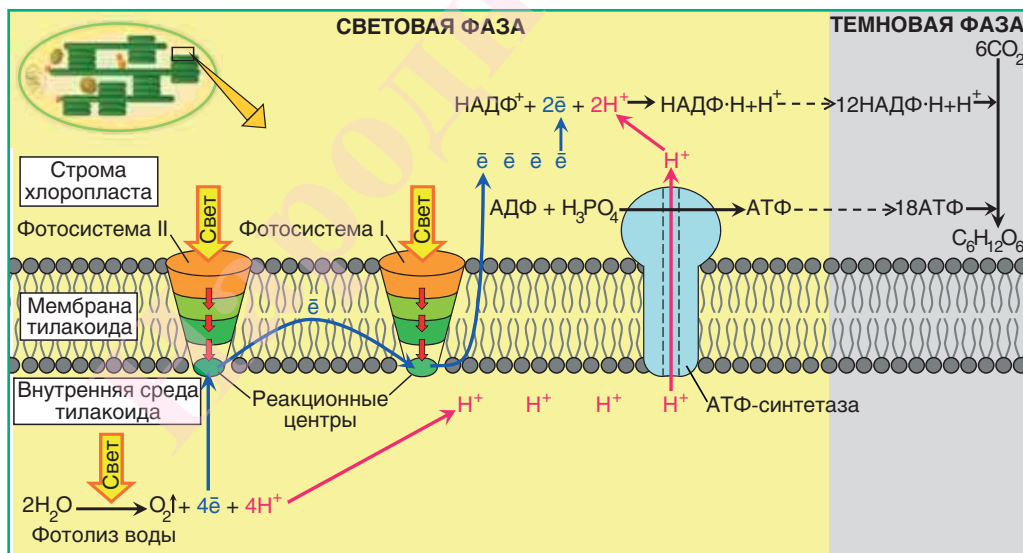


Рис. 64. Схема процесса фотосинтеза

Световая фаза фотосинтеза. Процессы, протекающие в световой фазе, можно представить следующим образом.

1. Пигменты обеих фотосистем поглощают свет, полученная энергия передается в реакционные центры на молекулы хлорофилла *a* (молекулы-ловушки), которые переходят в возбужденное состояние и отдают электроны переносчикам.

Электрон из фотосистемы I транспортируется переносчиками на внешнюю сторону тилакоида. Электрон из фотосистемы II с помощью переносчиков доставляется в фотосистему I и восстанавливает молекулу-ловушку в реакционном центре. Так фотосистема I восстанавливается за счет электронов из фотосистемы II, которая, в свою очередь, получает электроны, как вы уже знаете, за счет фотолиза воды.

Кислород, который образуется при фотолизе воды, выделяется из хлоропласта в гиалоплазму клетки, затем в окружающую среду, а протоны (H^+) накапливаются внутри тилакоида.

2. Накопление протонов внутри тилакоида ведет к возникновению электрохимического потенциала на его мембране. В мембране тилакоида содержится фермент АТФ-синтетаза. Когда концентрация протонов достигает определенного уровня, они устремляются в строму хлоропласта, проходя через специальные каналы АТФ-синтетазы. При этом АТФ-синтетаза использует энергию движения протонов для синтеза АТФ.

3. На внешней стороне тилакоида происходит восстановление НАДФ⁺ за счет присоединения к нему электронов и протонов. НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат (полное название приводится не для запоминания) — переносчик атомов водорода в процессе фотосинтеза.



Таким образом, в ходе световой фазы энергия света поглощается и преобразуется в энергию макроэргических связей АТФ, происходит расщепление воды с выделением кислорода и накопление атомов водорода (в форме НАДФ·H+H⁺). Продуктами световой фазы фотосинтеза являются АТФ, восстановленный НАДФ и кислород. Кислород — побочный продукт фотосинтеза, он выделяется в окружающую среду. АТФ и НАДФ·H+H⁺ используются в темновой фазе фотосинтеза.

Темновая фаза фотосинтеза. Из окружающей среды в хлоропласты поступает углекислый газ, а в строме хлоропластов происходит его восстановление до органических веществ. Это сложный многоступенчатый процесс, который можно выразить общим уравнением:



Годнев Тихон Николаевич (1893—1982) — известный белорусский ученый, физиолог растений, исследователь механизмов фотосинтеза.



Из приведенного уравнения видно, что для синтеза одной молекулы глюкозы необходимо окислить 12 молекул НАДФ·Н+Н⁺ (служит источником атомов водорода) и расщепить 18 молекул АТФ (служит источником энергии для синтеза глюкозы). Таким образом, в темновой фазе фотосинтеза энергия макроэргических связей АТФ преобразуется в энергию химических связей органических веществ.

В темновой фазе фотосинтеза, как уже отмечалось ранее, используются продукты световой фазы (НАДФ·Н+Н⁺ и АТФ), поэтому реакции темновой фазы проходят почти одновременно с реакциями световой фазы. Если объединить процессы, протекающие в обеих фазах, исключив все промежуточные стадии и вещества, можно получить суммарное уравнение процесса фотосинтеза:



Значение фотосинтеза. Уникальность и биологическое значение фотосинтеза определяются тем, что жизнь на нашей планете всем своим существованием обязана этому процессу. Фотосинтез является основным источником питательных веществ для живых организмов, а также единственным поставщиком свободного кислорода на Земле. Из кислорода сформировался и поддерживается озоновый слой, защищающий живые организмы Земли от губительного воздействия коротковолнового ультрафиолетового излучения. Кроме того, благодаря фотосинтезу поддерживается относительно постоянное содержание CO₂ в атмосфере.

В изучение процесса фотосинтеза, раскрытие его механизма большой вклад внесли ученые разных стран: выдающийся русский ученый К. А. Тимирязев, американец М. Кальвин, австралийцы М. Д. Хетч и Р. Ч. Слэк, а также белорусские ученые Т. Н. Годнев и А. А. Шлык.

- ? 1. Фотосинтез относится к процессам пластического или энергетического обмена? Почему?
2. В каких органоидах растительной клетки происходит фотосинтез? Что представляет собой фотосистема? Какую функцию выполняют фотосистемы?
3. Каково значение фотосинтеза на Земле? Почему без фототрофных организмов существование биосферы было бы невозможным?

4. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза по плану: 1) место протекания; 2) исходные вещества; 3) происходящие процессы; 4) конечные продукты. Какие продукты световой фазы фотосинтеза используются в темновой фазе?
5. Сравните фотосинтез и аэробное дыхание. Укажите черты сходства и различия.
6. Человек за сутки потребляет примерно 430 г кислорода. Дерево средней величины поглощает около 30 кг углекислого газа в год. Сколько деревьев необходимо, чтобы обеспечить одного человека кислородом?
7. Исследователи разделили растения пшеницы на две группы и выращивали их в лаборатории в одинаковых условиях, за исключением того, что растения первой группы освещали красным светом, а растения второй группы — зеленым. У растений какой группы фотосинтез протекал более интенсивно? С чем это связано?
8. С помощью какого эксперимента можно доказать, что кислород, выделяющийся при фотосинтезе, образуется именно из молекул воды, а не из молекул углекислого газа или какого-либо другого вещества?

§ 28. Хранение наследственной информации

Понятие о генетическом коде. Одним из важнейших процессов, происходящих в клетках живых организмов, является синтез белков. Белки выполняют в организме самые разнообразные функции, поэтому необходимо синтезировать тысячи различных белков. Учитывая, что большинство белков имеют ограниченный срок функционирования, их синтез не должен прекращаться ни на минуту.

Каждый вид живых организмов имеет свой собственный, строго определенный набор белков. Белки являются основой уникальности каждого вида. В то же время некоторые из них, выполняющие одну и ту же функцию в разных организмах, могут быть похожими и даже одинаковыми. Кроме того, особи одного вида хоть немного, но отличаются друг от друга. Индивидуальную неповторимость каждой особи также обеспечивают различия в структуре белков.

Свойства белков определяются прежде всего их первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислот. Информацию о первичной структуре всех белков организма содержат молекулы ДНК. Следовательно, информация о строении и жизнедеятельности как каждой отдельной клетки, так и всего многоклеточного организма заключена в последовательности нуклеотидов ДНК. Эта информация называется **наследственной** или **генетической**.

Участок молекулы ДНК, содержащий информацию о первичной структуре одного белка, получил название **ген**. Кроме того, генами называют участки ДНК, содержащие информацию о структуре молекул рРНК и тРНК. В молекуле ДНК каждое «сообщение» представляет собой специфическую последовательность, «записанную» с использованием четырех «знаков» — нуклеотидов А, Т, Г, Ц, подобно тому как письменные сообщения записываются буквами алфавита.

Система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов получила название **генетического кода**.

Свойства генетического кода. Генетический код характеризуется следующими свойствами.

1. Код является **триплетным**, т. е. каждая аминокислота кодируется триплетом (кодоном) — сочетанием трех последовательно расположенных нуклеотидов. К настоящему времени известно, какие триплеты информационной РНК (и, соответственно, ДНК) кодируют каждую из 20 белокобразующих аминокислот (табл. 3).

Таблица 3. **Генетический код, указаны нуклеотиды иРНК**

(первый нуклеотид триплета берут из левого вертикального ряда, второй — из горизонтального ряда, третий — из правого вертикального)

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	Стоп	Стоп	А
	Лей	Сер	Стоп	Трп	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Обратите внимание, что некоторые триплеты иРНК (УАА, УАГ, УГА) не кодируют аминокислоты. Это так называемые **терминирующие кодоны** (стоп-кодны). Они служат сигналом окончания синтеза белка.

2. Код **не перекрывается** — один и тот же нуклеотид не может входить одновременно в состав двух соседних триплетов.

3. Код **однозначен** — каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

4. Нетрудно подсчитать, что число возможных комбинаций из четырех типов нуклеотидов по три составляет $4^3 = 64$. Этого более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот, входящих в состав белков. В связи с этим код является **избыточным (вырожденным)** — одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими разными триплетами. Например, в иРНК фенилаланин может кодироваться триплетом УУУ или триплетом УУЦ; изолейцин — АУУ, АУЦ, АУА; пролин — ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ; серин — УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ.

Исключение составляют метионин и триптофан. Метионин кодируется только одним триплетом — АУГ, триптофан — только триплетом УГГ.

5. Код **непрерывен**, или, иначе говоря, **не имеет знаков препинания**. Это значит, что если произойдет выпадение одного нуклеотида, то при считывании его место займет ближайший нуклеотид из соседнего кодона. Из-за этого изменится и весь порядок считывания. Изменение порядка считывания происходит не только в случае выпадения нуклеотидов, но и из-за вставки лишних нуклеотидов.

Правильное считывание кода с иРНК обеспечивается только в том случае, если оно начинается со строго определенного пункта. В молекуле иРНК стартовым кодоном является АУГ, именно с него начинается считывание.

6. Код **универсален** — у всех живых организмов одним и тем же триплетам соответствуют одни и те же аминокислоты. Иными словами, у всех живых организмов генетический код расшифровывается одинаково (за редким исключением). Универсальность генетического кода свидетельствует о единстве происхождения живых организмов.

В каждой молекуле ДНК, как правило, закодирована информация о первичной структуре множества разных белков, т. е. в каждой хромосоме содержится много генов. Различают гены, в которых закодирована информация о структуре белков (на этих генах происходит синтез иРНК), а также гены, на которых происходит синтез рРНК и тРНК.

? 1. Установите соответствие:

- | | |
|---|---------------------|
| 1) система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов | а) ген |
| 2) участок молекулы ДНК, содержащий информацию о первичной структуре одного белка | б) кодон |
| 3) три последовательно расположенных нуклеотида, кодирующие одну аминокислоту | в) генетический код |

2. Что представляет собой наследственная информация? Каким образом в клетках хранится наследственная информация?
3. Охарактеризуйте свойства генетического кода.
4. Что представляют собой терминирующие кодоны? Какую роль играет стартовый кодон АУГ?
5. Почему аминокислота кодируется не одним и не двумя, а тремя последовательно расположенными нуклеотидами?
6. Молекула иРНК начинается со следующей последовательности нуклеотидов: АУГГУАЦЦУУГГЦАЦ... С какой последовательности аминокислотных остатков начинается белок, закодированный этой иРНК?
7. Как вы думаете, какое биологическое значение имеет свойство вырожденности генетического кода?
8. Действие некоторых факторов (рентгеновских лучей, ультрафиолетового излучения, определенных химических веществ и др.) или ошибки, иногда возникающие при репликации, могут приводить к изменению последовательности нуклеотидов ДНК. При этом может происходить вставка или выпадение нуклеотидов либо замена одних нуклеотидов на другие. Как вы считаете, какие изменения чаще приводят к нарушению нормального функционирования клеток (и даже к их гибели) — вставки и выпадения или же замены нуклеотидов ДНК? Обоснуйте ответ.

§ 29. Реализация наследственной информации

Процесс биосинтеза белка осуществляется на рибосомах, а хранителем генетической информации является ДНК. Для передачи информации с ДНК, находящейся в ядре, к месту синтеза белка требуется посредник. Его роль выполняет **информационная (матричная) РНК**, которая синтезируется на одной из цепей молекулы ДНК по принципу комплементарности.

Таким образом, реализация наследственной информации в клетке осуществляется в два этапа: сначала информация о структуре белка копируется с ДНК на иРНК (транскрипция), а затем реализуется на рибосоме в виде конечного продукта — белка (трансляция). Это можно представить в виде схемы:



Транскрипция. Переписывание наследственной информации с ДНК на иРНК называется **транскрипцией** (от лат. *транскрипцио* — переписывание). Этот процесс происходит следующим образом.

На определенном участке молекулы ДНК происходит разъединение комплементарных цепей. Вдоль одной из цепей (ее называют **транскрибируемой** цепью) начинается движение фермент РНК-полимераза.

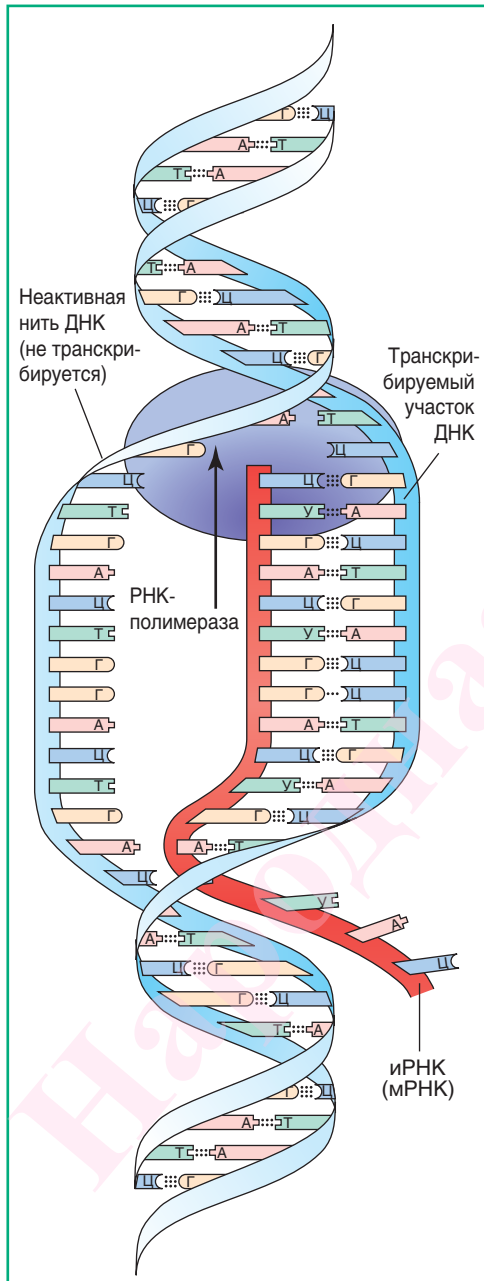


Рис. 65. Схема транскрипции

РНК-полимераза синтезирует из нуклеотидов молекулу иРНК, при этом транскрибируемая цепь ДНК используется в качестве матрицы (рис. 65). Полученная иРНК комплементарна участку транскрибируемой цепи ДНК, значит, порядок нуклеотидов в иРНК строго определен порядком нуклеотидов в ДНК. Например, если участок транскрибируемой цепи ДНК имеет последовательность нуклеотидов АЦГТГА, то соответствующий участок молекулы иРНК будет иметь вид УГЦАЦУ (обратите внимание, что в состав нуклеотидов РНК вместо тимина входит урацил). Таким образом, в результате транскрипции генетическая информация переписывается с ДНК на иРНК.

Транскрипция может происходить одновременно на нескольких генах одной хромосомы и на генах, расположенных в разных хромосомах.

Поскольку в одной молекуле ДНК содержится множество генов, очень важно, чтобы РНК-полимераза начала синтез иРНК со строго определенного участка ДНК. Поэтому в начале каждого гена находится особая специфическая последовательность нуклеотидов, называемая промотором. РНК-полимераза распознает промотор, взаимодействует с ним и начинает синтез цепочки иРНК с нужного места. Фермент синтезирует иРНК, присоединяя к ней новые нуклеотиды, пока не дойдет до особой последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК — терминатора. Эта последовательность нуклеотидов указывает на то, что синтез иРНК нужно прекратить.

У прокариот синтезированные молекулы иРНК могут сразу же взаимодействовать с рибосомами и участвовать в синтезе белков. У эукариот иРНК синтезируется в ядре. Там она взаимодействует со специальными ядерными белками и переносится через поры в ядерной мембране в цитоплазму.

На специальных генах синтезируются и два других типа РНК: тРНК и рРНК.

Трансляция. Процесс синтеза белка из аминокислот, происходящий на рибосомах, называется **трансляцией** (от лат. *трансляцио* — перевод). В ходе трансляции осуществляется перевод последовательности нуклеотидов молекулы иРНК в последовательность аминокислот молекулы белка. Иными словами, «язык» нуклеотидов переводится на «язык» аминокислот.

В цитоплазме обязательно должен быть полный набор аминокислот, необходимых для синтеза белков. Эти аминокислоты образуются в результате расщепления белков, получаемых организмом с пищей, или синтезируются в самом организме.

Информационная РНК связывается с малой субъединицей рибосомы, после этого присоединяется большая субъединица (рис. 66).

Синтез белка начинается со стартового кодона **АУГ**. Так как этот триплет кодирует аминокислоту метионин, то все белки (за исключением особых случаев) будут начинаться с остатка метионина. Отщепление этого остатка у большинства белков происходит позднее, в ходе созревания белковой молекулы.

Начиная со стартового кодона, молекула иРНК последовательно, триплет за триплетом, продвигается через рибосому, что сопровождается ростом полипептидной цепочки. Соединение аминокислот в нужную последовательность (в соответствии с кодонами иРНК) осуществляется на рибосомах при участии транспортных РНК.

Благодаря специфическому расположению комплементарных нуклеотидов молекула тРНК, как уже отмечалось, имеет форму, напоминающую лист клевера (рис. 67). У каждой тРНК имеется акцепторный конец, к которому присоединяется определенная аминокислота, предварительно активированная энергией АТФ. Для активации одной аминокислоты необходимо расщепить одну молекулу АТФ.

В противоположной части молекулы тРНК находится специфический триплет — антикодон, ответственный за прикрепление по принципу комплементарности к соответствующему триплету иРНК (кодону).

Молекула тРНК с присоединенной активированной аминокислотой благодаря антикодону комплементарно связывается с соответствующим кодоном иРНК. Таким же образом к следующему кодону иРНК прикрепляется вторая тРНК с активированной аминокислотой. Между двумя аминокислотами возникает пептидная связь, после чего первая тРНК освобождается от аминокислоты и покидает рибосому.

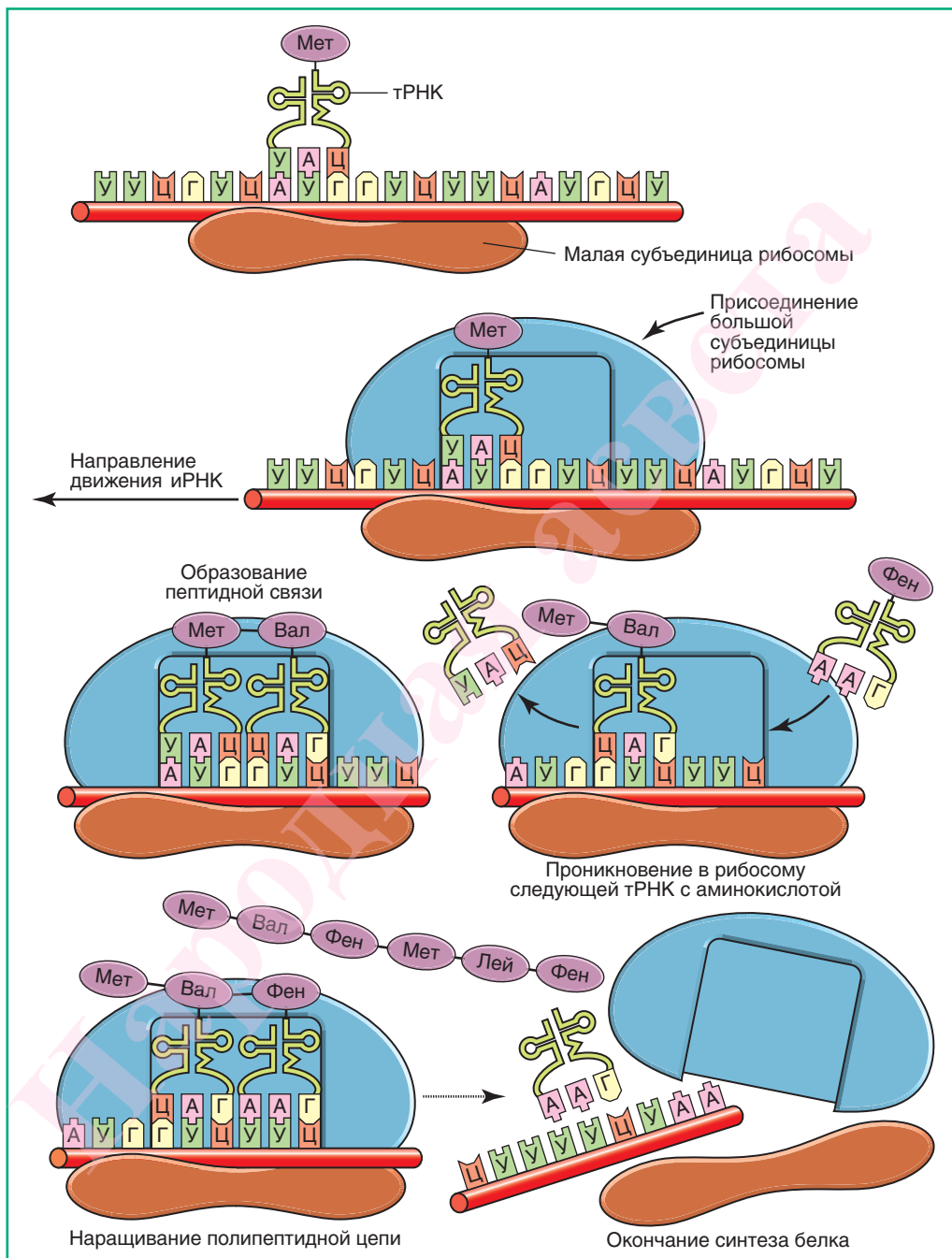


Рис. 66. Схема трансляции

После этого иРНК сдвигается на один триплет, а в рибосому проникает следующая молекула тРНК с аминокислотой. В результате к образованному дипептиду присоединяется третья аминокислота и иРНК сдвигается еще на один триплет. Так происходит наращивание полипептидной цепочки.

Процесс трансляции продолжается до тех пор, пока в рибосому не попадет один из трех стоп-кодонов: **УАА**, **УАГ** или **УГА**, после чего синтез белка прекращается и рибосома распадается на две субъединицы.

Все описанные реакции происходят очень быстро. Подсчитано, что синтез крупной молекулы белка осуществляется приблизительно за 1—2 мин. Каждый этап биосинтеза белка катализируется соответствующими ферментами и снабжается энергией за счет расщепления АТФ.

Молекула иРНК может связываться одновременно с несколькими рибосомами. Комплекс из иРНК и рибосом (от 5—6 до нескольких десятков) называется полисомой. Образование полисом повышает эффективность функционирования иРНК, так как позволяет одновременно осуществлять синтез нескольких одинаковых молекул белка.

Если синтез белка происходил на рибосомах, связанных с шероховатой ЭПС, то образовавшаяся полипептидная цепь сначала оказывается внутри полости эндоплазматической сети, а затем транспортируется в комплекс Гольджи. В этих органоидах происходит созревание белка — формирование вторичной, третичной и четвертичной структуры, присоединение к белковой молекуле небелковых компонентов и др. Если синтез белка осуществлялся на свободных рибосомах, расположенных в гиалоплазме, то синтезированная белковая молекула транспортируется в нужную часть клетки, где и приобретает соответствующую структуру.

Таким образом, генетическая информация, которая содержится в ДНК, в результате процессов транскрипции и трансляции реализуется в клетке в виде

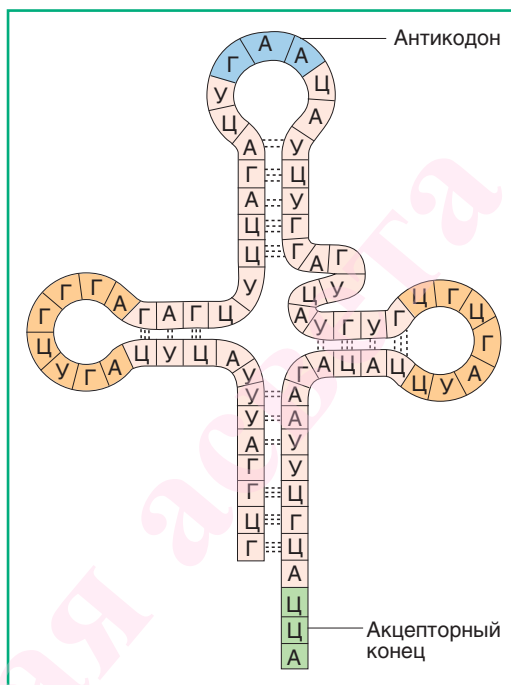


Рис. 67. Схема строения тРНК

молекул белков. Синтез белка обеспечивается взаимодействием всех типов РНК: рРНК является главным структурным компонентом рибосом, иРНК — носителем информации о первичной структуре белка, тРНК доставляют на рибосому аминокислоты, а также обеспечивают их правильное включение в полипептидную цепь.

Биосинтез РНК (транскрипция) и биосинтез белка (трансляция) осуществляются с использованием матриц — ДНК и иРНК соответственно. Поэтому, так же как и репликация, процессы транскрипции и трансляции являются **реакциями матричного синтеза**.

? 1. Какие процессы относятся к реакциям матричного синтеза?

Брожение, трансляция, транскрипция, фотосинтез, репликация.

2. Что такое транскрипция? Как протекает этот процесс?

3. Какой процесс называется трансляцией? Охарактеризуйте основные этапы трансляции.

4. Почему при трансляции в состав белка включаются не любые аминокислоты в случайном порядке, а только те, которые закодированы триплетами иРНК, причем в строгом соответствии с последовательностью этих триплетов? Как вы думаете, сколько видов тРНК участвует в синтезе белков в клетке?

5. Реакции матричного синтеза следует относить к процессам ассимиляции или диссимиляции? Почему?

6. Участок транскрибируемой цепи ДНК имеет следующий порядок нуклеотидов: ТАЦТГГАЦАТАТТАЦААГАЦТ. Установите последовательность аминокислотных остатков пептида, закодированного этим участком.

7. Исследования показали, что в молекуле иРНК 34 % от общего числа азотистых оснований приходится на гуанин, 18 % — на урацил, 28 % — на цитозин и 20 % — на аденин. Определите процентный состав азотистых оснований двуцепочечного участка ДНК, одна из цепей которого служила матрицей для синтеза данной иРНК.

8. В эритроцитах млекопитающих синтез гемоглобина может происходить еще в течение нескольких дней после утраты этими клетками ядер. Как вы можете это объяснить?

§ 30. Структурная организация живых организмов

Для организмов, населяющих нашу планету, характерны различные формы структурной организации. Наиболее часто встречаются следующие.

1. Одноклеточный организм. У таких организмов все функции жизнедеятельности выполняет одна-единственная клетка. При размножении одноклеточный организм обычно делится надвое, и каждая дочерняя клетка представляет собой новый организм. Одноклеточными организмами являются большинство бактерий, многие протисты (*инфузория туфелька*, *амеба*, *хлорелла*, *эвглена зеленая* и др.).

2. Сифоновая организация. Тело некоторых организмов представляет собой одну гигантскую многоядерную, часто разветвленную клетку. Такая структурная организация называется сифоновой. Она характерна для некоторых грибов (например, *муко́ра*) и водорослей (например, *каулерпы*). На рисунке 68 вы видите, что тело каулерпы разделено на части, напоминающие листья и корни.

3. Колониальная форма. Среди водорослей часто встречаются колониальные формы в виде собрания отдельных клеток, объединенных слизью в одно целое. Форма таких колоний, их размеры и количество слизи у разных водорослей могут существенно различаться. В отличие от многоклеточных организмов колониальные формы состоят из слабо дифференцированных и относительно самостоятельных клеток. На отдельные раздражители у таких организмов часто реагируют отдельные клетки, а не вся колония в целом. В большинстве случаев клетки, искусственно извлеченные из колонии, не погибают, а приступают к активному делению, формируя новые колонии.

Только у немногих колониальных водорослей наблюдается специализация клеток. Например, у *вольвокса* большинство клеток колонии — вегетативные, они мелкие и не принимают участия в процессе размножения. Между ними разбросаны более крупные — генеративные — клетки, обеспечивающие размножение вольвокса.



Рис. 68. Сифоновая водоросль каулерпа

Вольвокс представляет собой полый шар диаметром около 1 мм, состоящий из полужидкого студенистого вещества, в которое погружены клетки (рис. 69). Каждая из них имеет два жгутика. Клетки находятся у самой поверхности студенистого вещества, так что жгутики выступают наружу. Соседние клетки колонии соединены между собой цитоплазматическими мостиками, что дает им возможность координировать свои реакции. Благодаря согласованной работе жгутиков вольвокс перекачивается в воде («вольвокс» означает «катящийся»).

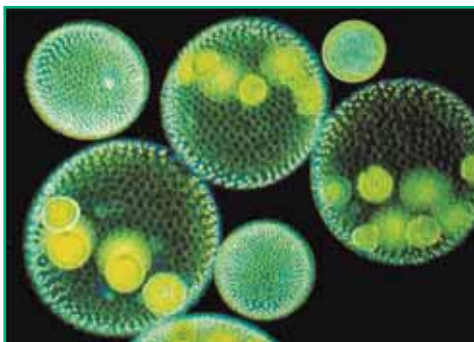


Рис. 69. Вольвокс

Колониальные организмы типа вольвокса рассматриваются как переходная форма от одноклеточных организмов к многоклеточным. Колониальные формы встречаются не только среди водорослей, но и в других группах живых организмов.

4. Многоклеточный организм.

Тело многоклеточных организмов состоит из большого количества клеток. Клетки многоклеточного организма имеют одинаковый набор хромосом и генов, но при этом различаются по форме, разме-

рам, расположению в организме, функциям. Различные типы клеток образуются путем **клеточной дифференцировки** — приобретения клетками индивидуальных специфических различий в ходе развития (рис. 70). С повышением уровня сложности организма число различных типов клеток в нем увеличивается. Благодаря специализации клеток возрастают функциональные способности организмов. Многоклеточными являются многие водоросли и грибы, а также все растения и животные.

Дифференцировка клеток приводит к формированию у растений и животных (кроме губок и кишечнополостных) тканей и органов. **Ткань** — это система межклеточного вещества и клеток, сходных по строению, происхождению и выполняющих одинаковые функции. Различают простые ткани, состоящие из клеток одного типа, и сложные, состоящие из нескольких типов клеток. Например, эпидермис у растений состоит из собственно покровных клеток, а также замыкающих и побочных клеток, образующих устьичные аппараты.

Из тканей формируются **органы**. В состав органа входит несколько типов тканей, связанных структурно и функционально, но обычно один из них преобладает. Например, сердце образовано в основном мышечной, а головной мозг — нервной тканью. В состав листовой пластинки растения входят покровная ткань (эпидермис), основная ткань (хлорофиллоносная паренхима), проводящие ткани (ксилема и флоэма) и др. Однако преобладает в листе основная ткань.

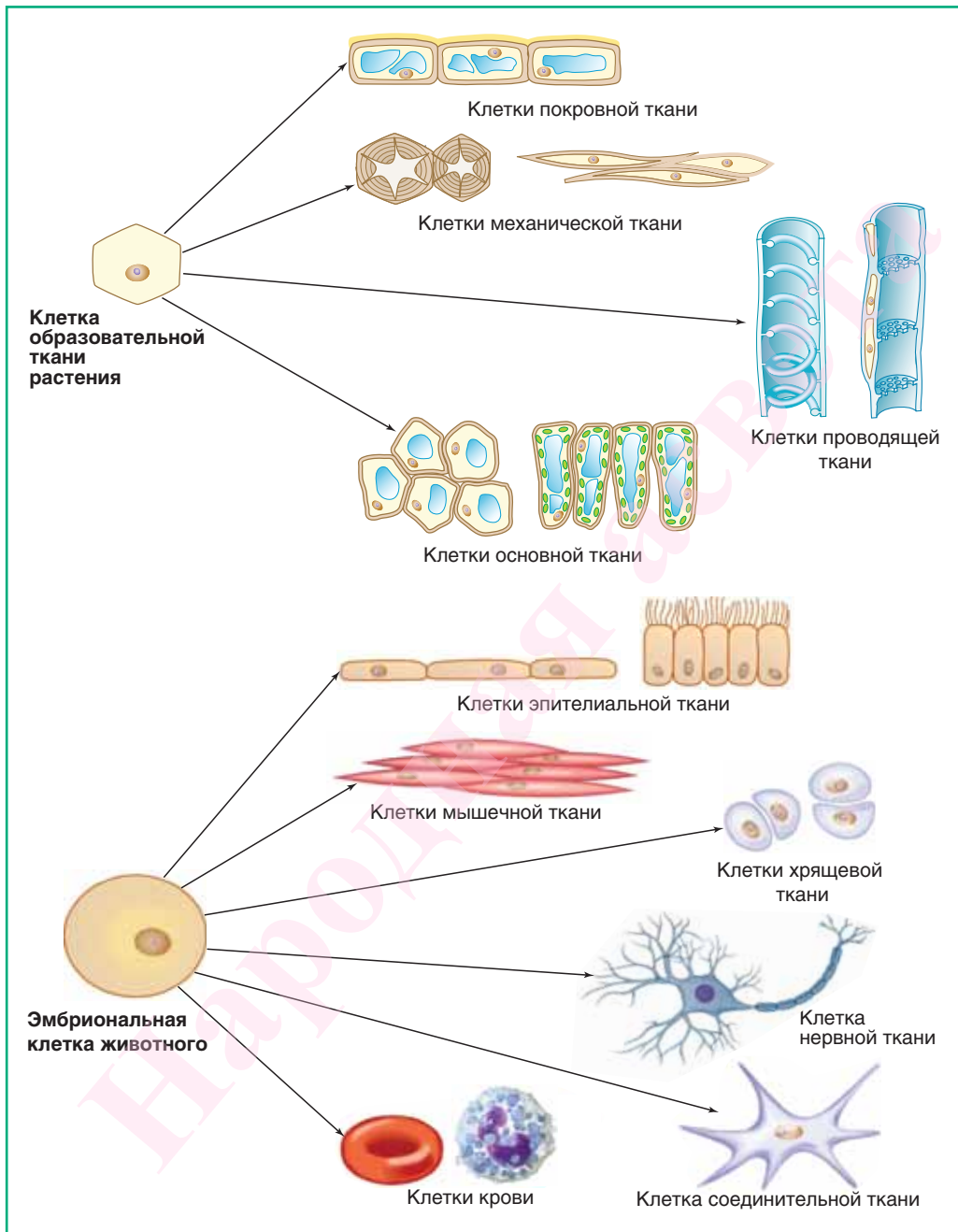


Рис. 70. Схема дифференцировки клеток растений и животных

Органы, выполняющие общие функции, образуют **системы органов**.

Ткани, органы и системы органов растений и животных. У растений выделяют образовательные, покровные, механические, проводящие и основные ткани.

Клетки **образовательных тканей** (меристем) в течение длительного времени сохраняют способность к делению. Благодаря этому они принимают участие в образовании всех остальных типов тканей и обеспечивают рост растения. Верхушечные меристемы находятся на кончиках побегов и корней, а боковые (например, камбий и перицикл) — внутри этих органов.

Покровные ткани расположены на границе с внешней средой, т. е. на поверхности корней, стеблей, листьев и других органов. Они защищают внутренние структуры растения от повреждений, действия низких и высоких температур, излишнего испарения и иссушения, проникновения болезнетворных организмов и т. п. Кроме того, покровные ткани регулируют газообмен и испарение воды. К покровным тканям относятся эпидермис, перидерма и корка.

Механические ткани (колленхима и склеренхима) выполняют опорную и защитную функции, придавая прочность органам и образуя «внутренний скелет» растения.

Проводящие ткани обеспечивают в организме растения передвижение воды и растворенных в ней веществ. Ксилема доставляет воду с растворенными минеральными веществами от корней ко всем органам растения. Флоэма осуществляет транспорт растворов органических веществ. Ксилема и флоэма обычно расположены рядом, образуя слои или проводящие пучки. В листьях их можно легко заметить в виде жилок.

Основные ткани, или паренхима, составляют основную часть тела растения. В зависимости от расположения в организме растения и особенностей среды его обитания основные ткани способны выполнять различные функции — осуществлять фотосинтез, запасать питательные вещества, воду или воздух. В связи с этим различают хлорофиллоносную, запасную, водоносную и воздухоносную паренхиму.

Как вы помните из курса биологии 7-го класса, у растений выделяют вегетативные и генеративные органы. Вегетативными органами являются корень и побег (стебель с листьями и почками). Генеративные органы подразделяются на органы бесполого и полового размножения.

Органы бесполого размножения растений называются спорами. Они располагаются поодиночке или объединяются в сложные структуры (например, сорусы у папоротников, спороносные колоски у хвощей и плаунов).

Органы полового размножения обеспечивают образование гамет. Мужские (антеридии) и женские (археогонии) органы полового размножения разви-

ваются у мхов, хвощей, плаунов и папоротников. Для голосеменных растений характерны только архегонии, развивающиеся внутри семязачатка. Антеридии у них не формируются, и мужские половые клетки — спермии — образуются из генеративной клетки пыльцевого зерна. У цветковых растений отсутствуют как антеридии, так и архегонии. Генеративным органом у них является цветок, в котором происходит образование спор и гамет, оплодотворение, формирование плодов и семян.

У *животных* также выделяют несколько типов тканей. **Эпителиальные ткани** покрывают организм снаружи, выстилают полости тела и стенки полых органов, входят в состав большинства желез. Эпителиальная ткань состоит из клеток, плотно прилегающих друг к другу, межклеточное вещество не развито. Главные функции эпителиальных тканей — защитная и секреторная.

Ткани внутренней среды характеризуются хорошо развитым межклеточным веществом, в котором поодиночке или группами располагаются клетки. Межклеточное вещество, как правило, содержит большое количество волокон. Ткани внутренней среды — самая разнообразная по строению и функциям группа тканей животных. Сюда относятся костная, хрящевая и жировая ткани, собственно соединительные ткани (плотная и рыхлая волокнистые), а также кровь, лимфа и др. Основные функции тканей внутренней среды — опорная, защитная, трофическая.

Мышечные ткани характеризуются наличием сократительных элементов — миофибрилл, расположенных в цитоплазме клеток и обеспечивающих сократимость. Мышечные ткани выполняют двигательную функцию.

Нервная ткань состоит из нервных клеток (нейронов) и клеток глии. Нейроны способны возбуждаться в ответ на действие различных факторов, генерировать и проводить нервные импульсы. Глиальные клетки обеспечивают питание и защиту нейронов, формирование их оболочек.

Ткани животных участвуют в формировании органов, которые, в свою очередь, объединяются в системы органов. В организме позвоночных животных и человека различают следующие системы органов: костную, мышечную, пищеварительную, дыхательную, мочевыделительную, половую, кровеносную, лимфатическую, иммунную, эндокринную и нервную. Кроме того, у животных имеются различные сенсорные системы (зрительная, слуховая, обонятельная, вкусовая, вестибулярная и др.), с помощью которых организм воспринимает и анализирует разнообразные раздражители внешней и внутренней среды.

Многоклеточный организм — целостная интегрированная система. Любому живому организму свойственно получение из окружающей среды строительного и энергетического материала, обмен веществ и превращение энергии, рост, развитие, способность к размножению и т. п. У многоклеточных организмов разнообразные процессы жизнедеятельности (питание, дыхание, выделение и др.) реализуются благодаря взаимодействию определенных тканей

и органов. При этом все процессы жизнедеятельности проходят под контролем регуляторных систем. Благодаря этому сложный многоклеточный организм функционирует как единое целое.

У животных к регуляторным системам относятся нервная и эндокринная. Они обеспечивают согласованную работу клеток, тканей, органов и их систем, обуславливают целостные реакции организма на изменения условий внешней и внутренней среды, направленные на поддержание гомеостаза. У растений жизненные функции регулируются с помощью различных биологически активных веществ (например, фитогормонов).

Таким образом, в многоклеточном организме все клетки, ткани, органы и системы органов взаимодействуют друг с другом, слаженно функционируют, благодаря чему организм представляет собой целостную биологическую систему.

? 1. Выберите из списка ткани: а) растений; б) животных.

Проводящие, эпителиальные, мышечные, покровные, механические, образовательные, основные, ткани внутренней среды, нервная ткань.

2. Какие формы структурной организации свойственны живым организмам?

3. В чем заключается главное отличие колониальных форм от многоклеточных? Почему колониальные организмы типа вольвокса считаются переходными формами от одноклеточных организмов к многоклеточным?

4. Как вы думаете, почему ткани возникли у наземных растений, а не у водорослей, от которых произошли растения?

5. Как вы понимаете выражение: «Многоклеточный организм — целостная интегрированная система»?

6. Приведите примеры взаимосвязи тканей и органов в ходе выполнения растительным или животным организмом каких-либо функций.

7. Клетки одного и того же многоклеточного организма могут существенно различаться по форме, особенностям строения и химического состава, выполняемым функциям (например, нейроны, лейкоциты, клетки эпидермиса кожи и др.). Однако в ядрах этих клеток содержится одинаковая наследственная информация. Чем можно объяснить данное противоречие?

§ 31. Регуляция жизненных функций организма

Понятие о саморегуляции. Саморегуляция — это способность живых организмов поддерживать постоянство своей структуры, химического состава и интенсивности физиологических процессов. Сигналом для включения того или иного механизма саморегуляции может быть изменение концентрации какого-либо вещества или состояния какой-либо системы, проникновение во внутреннюю среду организма чужеродного вещества и т. п.

Например, хлоропласты под влиянием света способны к передвижению в клетках с током гиалоплазмы. В яркий солнечный день хлоропласты распола-

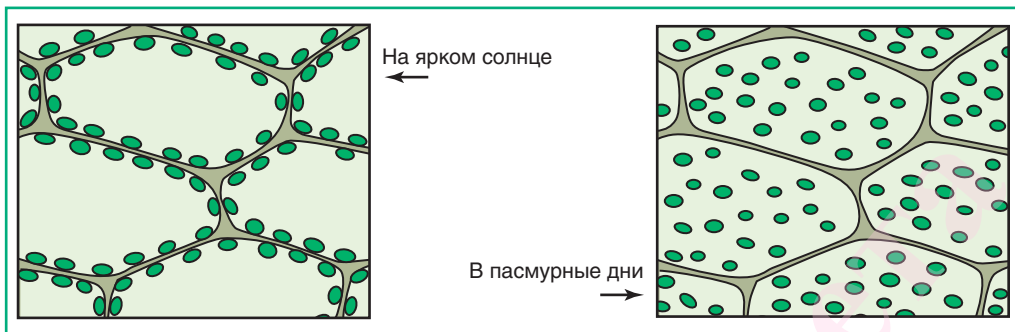


Рис. 71. Перемещение хлоропластов в клетке под действием солнечного света

гаются вдоль клеточной оболочки, как бы стараясь избежать действия сильного света. А в пасмурные или облачные дни они равномерно распределяются по всей цитоплазме клетки, чтобы поглощать больше солнечного света (рис. 71). Переход хлоропластов из одного положения в другое под влиянием света совершается благодаря механизмам клеточной регуляции.

Регуляция функций у растений. Процессы жизнедеятельности растительного организма, как уже отмечалось, регулируются с помощью биологически активных веществ. Ведущая роль в регуляции процессов деления, роста и дифференцировки клеток растений принадлежит **фитогормонам**. Даже в незначительных количествах они могут ускорять или замедлять различные жизненные функции растений: формирование корней, развитие почек, рост побегов, цветение, созревание плодов, опадание листьев, прорастание семян и др. Фитогормоны образуются определенными клетками и транспортируются к месту действия по проводящим тканям или непосредственно от одной клетки к другой.

Растения, как и другие живые организмы, способны воспринимать изменения в окружающей среде и определенным образом реагировать на них. В результате действия некоторых раздражителей может наблюдаться появление изгибов побегов и корней, изменение положения листьев и других органов. Такие реакции получили название тропизмов и настий.

Тропизмы (от греч. *τροπος* — поворот, изменение направления) — это ростовые движения органов растений в ответ на раздражитель, имеющий определенную направленность. Эти движения могут осуществляться как к раздражителю, так и в противоположную сторону. Они являются результатом неравномерного деления клеток на разных сторонах органов в ответ на действие фитогормонов.

Настии (от греч. *наστος* — уплотненный) — это движения органов растений в ответ на действие раздражителя, не имеющего определенного направления (например, изменение освещенности, температуры). Примером настий может служить раскрытие и закрывание венчиков цветков в зависимости от освещенности, складывание листьев при изменении температуры. Настии могут быть обусловлены растяжением органов вследствие их неравномерного роста или изменением тургорного давления в определенных группах клеток.

Регуляция жизненных функций организма животных. Жизненные функции организма животного в целом, а также его отдельных органов и систем, согласованность их деятельности, поддержание определенного физиологического состояния и гомеостаза регулируются нервной и эндокринной системами.

Нервная система регулирует жизненные функции организма с помощью нервных импульсов, имеющих электрическую природу. Нервные импульсы передаются от рецепторов к определенным центрам нервной системы, где осуществляется их анализ и формирование соответствующих «команд» рабочим органам. Импульсы из нервных центров направляются к рабочим органам, изменяя их деятельность.

Нервная система быстро воспринимает изменения, происходящие во внешней и внутренней среде организма, и быстро на них реагирует. Вспомним, что ответные реакции организма на раздражители внешней или внутренней среды, происходящие при участии нервной системы, называют рефлексам и (от лат. *рефлексус* — отраженный). Следовательно, для нервной системы характерен рефлекторный принцип работы. В основе сложной работы нервных центров лежат процессы возникновения нервного возбуждения и его торможения. Именно на этих процессах основывается нервная деятельность человека и животных, обеспечивающая адаптацию организма к изменениям в окружающей среде.

Гуморальная регуляция (от лат. *гумор* — жидкость) — один из механизмов координации процессов жизнедеятельности в организме, осуществляемый через жидкие среды организма (кровь, лимфу, тканевую жидкость) с помощью биологически активных веществ, выделяемых клетками, тканями и органами. Ведущая роль в гуморальной регуляции процессов жизнедеятельности принадлежит эндокринной системе. Эндокринные железы животных и человека (железы внутренней секреции) вырабатывают гормоны, которые с током крови, лимфы или полостной жидкости распространяются по организму и оказывают воздействие на соответствующие органы-мишени. Способностью секретировать гормоны также обладают железы смешанной секреции и некоторые другие органы животных.

Эндокринные железы в большинстве случаев не связаны пространственно, их работа согласовывается благодаря нервной регуляции или с помощью гормонов. При этом гормоны, вырабатываемые одними железами, влияют на работу других желез. Кроме того, гормоны влияют на деятельность нервной системы.

Гуморальная регуляция может осуществляться и с помощью других биологически активных веществ. Например, изменение концентрации углекислого газа в крови влияет на деятельность дыхательного центра головного мозга наземных позвоночных, а изменение концентрации ионов кальция и калия — на работу сердца.

Сравнительная характеристика нервной и гуморальной регуляции приведена в таблице 4.

Таблица 4. Особенности нервной и гуморальной регуляции

Нервная регуляция	Гуморальная регуляция
Осуществляется с помощью нервных импульсов, возникающих в нейронах	Осуществляется с помощью гормонов и других биологически активных веществ
Сигналы (нервные импульсы) имеют электрическую природу, распространяются по нервным волокнам	Сигналы (биологически активные вещества) имеют химическую природу, распространяются жидкими средами организма
Высокая скорость передачи сигналов (например, у человека — до 120 м/с)	Сравнительно медленная передача сигналов (например, у человека — до 0,5 м/с)
Нервные импульсы направляются на конкретный орган или группу органов	Биологически активные вещества действуют на чувствительные к ним клетки-мишени во всех органах, в которых такие клетки имеются
Обеспечивает точный и быстрый ответ организма на действие раздражителей в виде двигательной активности, различных поведенческих реакций	Контролирует длительно протекающие процессы в организме: рост, развитие, обмен веществ и др. В определенных ситуациях переводит в активированное состояние сразу несколько систем организма

Гуморальная регуляция подчинена нервной, в то же время оба механизма регуляции (нервный и гуморальный) работают согласованно, в тесном взаимодействии. Вместе они составляют единую систему **нейрогуморальной регуляции**, обеспечивающую поддержание гомеостаза в организме.

Например, у человека после приема пищи происходит повышение концентрации глюкозы в крови, что вызывает возбуждение соответствующих рецепторов, передающих импульсы в центральную нервную систему. Нервная система стимулирует секрецию гормона **инсулина** клетками поджелудочной железы. Инсулин, в свою очередь, стимулирует поступление глюкозы в клетки организма, а также способствует ее превращению в запасной углевод — гликоген. Благодаря этому содержание глюкозы в крови снижается до нормального уровня.

И наоборот, при физической нагрузке глюкоза активно потребляется клетками в качестве источника энергии, поэтому ее содержание в крови уменьшается. Нервная система посылает импульсы в мозговое вещество надпочечников. Эти железы выделяют в кровь гормон **адреналин**. Под действием адреналина происходит расщепление гликогена до глюкозы, и ее концентрация в крови увеличивается.

Таким образом, в результате совместного действия нервных и гуморальных механизмов регуляции поддерживается относительно постоянный уровень глюкозы в крови.

- ? 1. Каким образом осуществляется регуляция процессов жизнедеятельности у животных? У растений?
- Только благодаря гуморальной регуляции;
 - только благодаря нервной регуляции;
 - за счет согласованной работы гуморальных и нервных механизмов регуляции.
2. Как осуществляется регуляция жизненных функций у растений?
3. Вспомните, что такое гомеостаз. Какие механизмы его поддержания вам известны?
4. Какая связь существует между нервной и эндокринной системами?
5. Что общего в процессах нервной и гуморальной регуляции? Чем они отличаются?
6. Каким образом может регулироваться содержание глюкозы в крови человека?
7. Некоторые недобросовестные спортсмены, а иногда и люди, далекие от профессионального спорта, принимают особые препараты — анаболические стероиды. Почти все они являются синтетическими производными гормона тестостерона. Анаболические стероиды ускоряют рост мышц, уменьшают жировую прослойку, повышают уровень гемоглобина. Однако, несмотря на все плюсы, эти вещества разрушительно действуют на организм человека. У женщин, принимающих анаболические стероиды, наблюдается усиление роста волос на теле, огрубление голоса, уменьшение молочных желез, нарушения менструального цикла и др. У мужчин происходит разрастание молочных желез, наблюдается атрофия яичек, снижение половой потенции, бесплодие и т. д. Почему данные стероиды названы «анаболическими»? Как вы думаете, каковы причины изменений, происходящих при их приеме в организме женщин? Мужчин?

§ 32. Общая неспецифическая защита организма

Понятие об иммунной защите организма. Живые организмы могут существовать только при условии постоянства их внутренней среды. В то же время вокруг существует множество «врагов», которые постоянно стремятся проникнуть внутрь организма и нарушить его целостность. В их числе — болезнетворные агенты (*вирусы, бактерии, протисты, микроскопические грибы*), а также более крупные паразиты (например, *гельминты*). Кроме того, организм должен защищаться от агрессивного проникновения во внутреннюю среду через барьерные ткани (кожу, слизистые оболочки желудочно-кишечного тракта, дыхательной и выделительной систем) различных чужеродных веществ из окружающей среды. Порой даже собственные клетки могут представлять угрозу для организма, например клетки, зараженные вирусами, а также злокачественные (раковые) и поврежденные клетки.

Существование и жизнедеятельность организма как целостной системы обеспечивает иммунитет. Как вы уже знаете из курса биологии 9-го класса, **иммунитет** — это способность организма противостоять вмешательству чужеродных веществ и инфекционных агентов (антигенов), а также сохранять постоянство внутренней среды и свою биологическую индивидуальность.

Понятие «иммунитет» появилось в XIX в. благодаря трудам Луи Пастера и И. И. Мечникова. Они заложили основы иммунологии — науки о защитных реакциях организма, об иммунитете.

В 1880 г. французский ученый Л. Пастер провел опыты с возбудителем куриной холеры и убедился в том, что прививка птицам ослабленных или убитых бактерий защищала их в дальнейшем от живого возбудителя. Л. Пастер предположил, что ослабленные возбудители болезни, введенные в организм, вызывают в нем развитие невосприимчивости к данному заболеванию. Именно это наблюдение дало название явлению иммунитета (от лат. *immunitas* — невосприимчивость).

Огромный вклад в становление иммунологии внесли лауреаты Нобелевской премии (1908) И. И. Мечников, обосновавший значение фагоцитирующих клеток в защитных реакциях, и П. Эрлих, доказавший важнейшую роль антител в формировании иммунитета.

В процессе эволюции развилось множество механизмов, защищающих организмы от проникновения в их внутреннюю среду чужеродных агентов. Все эти механизмы можно разделить на две группы: неспецифический (врожденный) и специфический (приобретенный) иммунитет.

Неспецифический иммунитет обеспечивается функционированием естественных механических барьеров, препятствующих проникновению антигенов в организм (кожи, слизистых оболочек), некоторых клеток (например, фагоцитов) и рядом физиологических факторов. К врожденному иммунитету относятся такие защитные реакции, как чиханье, кашель, рвота, понос, повышение температуры тела и др. Неспецифическую защиту организма обеспечивают и некоторые вещества, связывающие или повреждающие микроорганизмы (лизоцим, белки системы комплемента) или обеспечивающие противовирусную защиту (интерфероны).

Специфические механизмы иммунитета обеспечиваются иммунной системой, которая распознает и обезвреживает антигены.

Общая (неспецифическая) защита организма. Рассмотрим более подробно некоторые механизмы врожденного иммунитета.

Кожные покровы. Внешний слой кожи — эпидермис — представлен многослойным плоским эпителием. Живые клетки росткового слоя эпидермиса интенсивно делятся и продвигаются к поверхностным слоям, где ороговевают, отмирают и слущиваются. Вместе со слущивающимися ороговевшими клетками с поверхности эпидермиса механически удаляются попавшие на него микроорганизмы и продукты их жизнедеятельности.

Потовая жидкость, вырабатываемая потовыми железами дермы и выделяемая на поверхность эпидермиса, помимо терморегулирующей функции, выполняет и защитную. Благодаря наличию в ее составе низкомолекулярных органических кислот рН потовой жидкости составляет 5,5. Такая кислая среда создает неблагоприятные условия для расселения на коже бактерий и грибов.

В секрете сальных желез дермы также содержатся неблагоприятно действующие на микроорганизмы органические вещества. Кроме того, жировой секрет защищает кожу от иссушения и растрескивания.

На поверхности кожи постоянно обитают представители нормальной кожной микрофлоры, которые могут выступать в качестве антагонистов болезнетворных микроорганизмов, препятствуя их внедрению и размножению.

Таким образом, благодаря совместному действию ряда защитных механизмов здоровая кожа представляет собой серьезную преграду для проникновения патогенных микроорганизмов. Участки кожи, поврежденные в результате травм или ожогов, нередко становятся входными воротами для инфекции.

Слизистые оболочки пищеварительного тракта, дыхательных путей и других органов также препятствуют проникновению болезнетворных микроорганизмов. Барьерная и защитная функции слизистых оболочек обусловлены выделением секретов, содержащих слизь и ряд биологически активных веществ, а также высокой способностью клеток к регенерации.

В состав секретов большинства слизистых оболочек входит бактерицидный белок **лизоцим**. Он содержится в слюне, слезной жидкости, выделениях слизистых оболочек кишечника, мочевыводящих путей, органов половой системы позвоночных, а также в плазме крови, тканевой жидкости и др. Лизоцим вызывает гибель бактерий, однако он не активен в отношении вирусов.

Бактерицидными свойствами обладают соляная кислота и пищеварительные ферменты, выделяемые клетками слизистой оболочки желудка, а также компоненты желчи, поступающие в просвет тонкого кишечника.

Неповрежденная кожа и слизистые оболочки, как правило, надежно защищают организм от проникновения чужеродных агентов. Однако иногда им удается попасть во внутреннюю среду организма. В этом случае на помощь приходит **фагоцитоз**. Это защитный механизм, осуществляемый путем захвата и переваривания чужеродных частиц специальными клетками — фагоцитами (от греч. *фагос* — пожиратель, *цитос* — клетка). При фагоцитозе происходит связывание и поглощение фагоцитом чужеродного агента, например бактерии (рис. 72). К фагоцитам относятся зернистые лейкоциты и тканевые макрофаги. Они способны поглощать

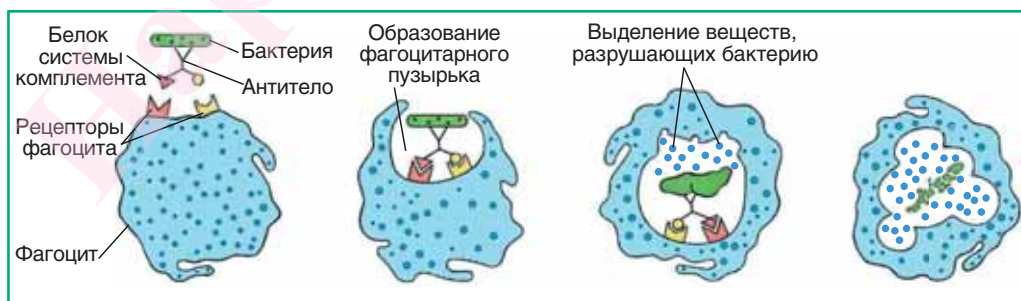


Рис. 72. Схема фагоцитоза

и переваривать микроорганизмы и другие чужеродные объекты, а также мертвые, поврежденные и патогенные клетки собственного организма. Защитная функция фагоцитов впервые была открыта русским ученым И. И. Мечниковым.

И. И. Мечников поместил в тело *дафнии* спору гриба и заметил, что на спору нападают особые подвижные клетки. Если он вводил слишком много спор, клетки не могли их переварить и животное погибало. Введение шипа розы в прозрачное тело личинки *морской звезды* привело к сходному результату — вокруг шипа скопилось множество «блуждающих» клеток, пытающихся переварить инородное тело. Свои многочисленные исследования И. И. Мечников положил в основу теории фагоцитоза, созданию которой он посвятил 25 лет своей жизни.

Интерфероны — это белки, обладающие противовирусными и противоопухолевыми свойствами. Они вырабатываются лейкоцитами и другими типами клеток. Интерфероны влияют на процессы синтеза белков и нуклеиновых кислот, вызывая в клетках такие изменения, которые препятствуют размножению и распространению вирусов. Как правило, они не спасают клетки, уже пораженные вирусом, но предохраняют от заражения соседние клетки. Кроме того, интерфероны подавляют размножение внутриклеточных бактерий и способны препятствовать развитию злокачественных опухолей.

В состав **системы комплемента** входит около 20 особых белков, постоянно присутствующих в крови. Некоторые из них могут прикрепляться к мембране бактериальных и других чужеродных клеток. Затем к этим белкам в определенном порядке присоединяются другие белки системы комплемента. В результате образуется комплекс, перфорирующий (т. е. продырявливающий) мембрану, что часто приводит к разрушению чужеродной клетки. Кроме того, клетки, «помеченные» системой комплемента, активно уничтожаются фагоцитами.

В ответ на повреждение клеток и тканей организма (например, в результате травмы) или на действие патогенного раздражителя развивается местная реакция окружающих тканей, которая проявляется в покраснении, отеке, болезненности и часто — в повышении температуры. Такой процесс называется воспалением.

Воспаление — защитная реакция организма, которая помогает справиться с инфекцией и восстановить нормальную работу поврежденных тканей.

Воспаление представляет собой целый комплекс событий. Например, в результате травмы под кожу попало определенное количество бактерий. Что при этом происходит? Поврежденные клетки и лейкоциты, находящиеся в травмированном участке тела, выделяют специальные вещества — гистамин и серотонин. Под действием этих веществ расширяются кровеносные сосуды, что усиливает приток крови к поврежденному участку и, как следствие, приводит к покраснению и повышению температуры.

Возрастает также проницаемость стенок капилляров, в результате чего усиливается выход плазмы крови в межклеточное пространство. Это вызывает

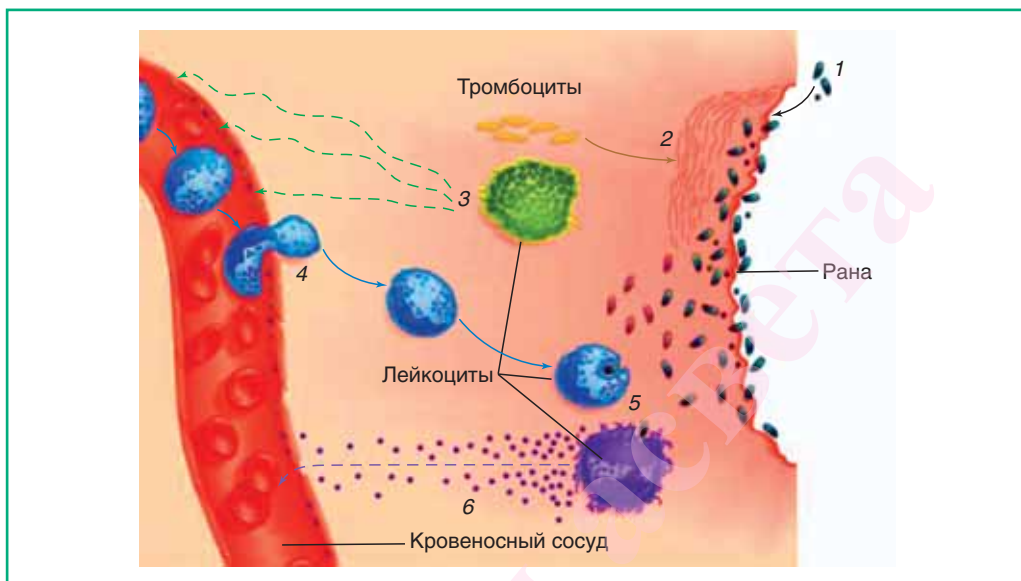


Рис. 73. Воспалительная реакция: 1 — проникновение в рану бактерий; 2 — свертывание крови в месте ранения; 3 — выделение гистамина и серотонина; 4 — выход лейкоцитов из кровеносного сосуда; 5 — фагоцитоз; 6 — выделение веществ, привлекающих клетки иммунной системы в очаг воспаления

набухание поврежденного участка ткани — развивается отек. Через стенки капилляров в очаг воспаления активно проникают фагоцитирующие клетки, которые поглощают чужеродные вещества, микроорганизмы, омертвевшие клетки собственных тканей организма и переваривают их (рис. 73). Нередко фагоциты сами погибают, защищая организм. Гной, образующийся в очаге воспаления, представляет собой совокупность мертвых клеток организма (в том числе погибших лейкоцитов), микроорганизмов и различных биологически активных веществ.

Все рассмотренные защитные механизмы являются врожденными и лежат в основе неспецифического иммунитета. Название «неспецифический» обусловлено тем, что данная форма иммунитета обеспечивает стандартные, однотипные реакции на антигены без их специфического распознавания. Иными словами, неспецифический иммунитет работает по принципу «свой или чужой», препятствуя проникновению в организм любых чужеродных объектов либо уничтожая их.

- ? 1. Что такое иммунитет?
2. Что представляют собой неспецифические механизмы иммунитета? Почему они называются неспецифическими?
3. Какие особенности кожного покрова и слизистых оболочек обуславливают их барьерную и защитную функции?

4. Почему фагоцитоз относят к неспецифическим защитным реакциям организма?
5. В чем заключается защитная роль интерферонов и системы комплемента?
6. В каких случаях может развиваться воспалительный процесс? С чем связано покраснение, развитие отека и повышение температуры в очаге воспаления? В чем заключается защитная функция воспалительной реакции?
7. Почему медицинским работникам (даже тем, кто работает в инфекционных больницах) не делают прививки от всех инфекционных болезней? Назовите несколько причин.

§ 33. Специфическая иммунная защита организма

Понятие о специфической иммунной защите. Если неспецифическим механизмам защиты не удастся обезвредить возбудителя болезни или чужеродное вещество, то в действие включается специфическая защита — **иммунный ответ организма**. Его отличительной особенностью является распознавание чужеродного объекта — антигена — и выработка факторов защиты, направленных специально против него. Иммунный ответ организма осуществляется благодаря функционированию и взаимодействию особых групп лейкоцитов.

Как вы помните из курса биологии 9-го класса, различают зернистые и незернистые лейкоциты, к незернистым относятся моноциты и лимфоциты. Именно лимфоциты играют главную роль в осуществлении специфической защиты организма. Их принято делить на две группы — Т-лимфоциты и В-лимфоциты. Через некоторое время после проникновения в организм антигена среди Т- и В-лимфоцитов появляются особые клетки, предназначенные для защиты от данного чужеродного агента, — формируется **специфический (приобретенный) иммунитет**.

Образование и созревание лимфоцитов происходит в органах **иммунной системы**.

Различают центральные и периферические органы иммунной системы (рис. 74). К центральным относятся красный костный мозг и тимус.

Красный костный мозг содержит стволовые клетки, из которых образуются все форменные элементы крови,



Рис. 74. Иммунная система человека

в том числе и лимфоциты. Образовавшиеся лимфоциты перемещаются в тимус или в периферические органы иммунной системы, где происходит их дифференцировка (созревание).

Тимус (вилочковая железа) — один из самых загадочных и малоизученных органов нашего тела. Вилочковая железа расположена в верхней части грудной клетки, за грудиной. Тимус максимально развит в раннем детском возрасте, а у подростков начинается его инволюция, т. е. обратное развитие органа. В тимусе созревают Т-лимфоциты. Зрелые Т-лимфоциты обеспечивают распознавание и уничтожение антигенов, а также регулируют работу некоторых других клеток иммунной системы.

К периферическим органам иммунной системы относятся селезенка, лимфатические узлы, миндалины, а также скопления лимфоидной ткани в стенках кишечника и других органов. Здесь происходит созревание В-лимфоцитов, главной функцией которых является выработка антител (иммуноглобулинов).

Иммунный ответ. Попадая в организм, возбудитель размножается и привлекает к себе внимание клеток иммунной системы. Иммунокомпетентные клетки отличаются тем, что умеют распознавать различные типы антигенов и использовать наиболее эффективные методы защиты против каждого.

Допустим, в организме происходит размножение болезнетворных бактерий. Их обнаруживают крупные фагоциты — макрофаги (от греч. *макрос* — большой, *фагос* — пожиратель). Макрофаги не просто поглощают и переваривают чужеродные объекты. Они особым образом расщепляют их, а затем размещают антигенные фрагменты на собственной мембране и представляют для распознавания Т-лимфоцитам.

Т-лимфоциты неоднородны, в зависимости от выполняемых функций выделяют три основных класса: Т-хелперы (в переводе с английского — помощники), Т-киллеры (убийцы) и Т-супрессоры (подавители). Итак, макрофаг встречается с Т-хелперами и «демонстрирует» им антигены. Т-хелперы способны не только распознавать антигены, но и определять, встречался ли с ними организм раньше. Распознав определенный антиген, Т-хелперы начинают стимулировать В-лимфоциты к выработке соответствующих антител — «оружия» против данного антигена.

Весь процесс, приводящий к иммунному ответу организма, обычно развивается 7—14 дней. Именно через этот срок плазмочиты (активированные В-лимфоциты) начинают интенсивно выделять антитела, которые поступают в кровь, лимфу, тканевую жидкость и распространяются по организму. Антитела (иммуноглобулины) — это специфические белки, способные связываться с определенным антигеном (рис. 75). Различные антитела выполняют разные функции: способствуют уничтожению определенных микроорганизмов или подавляют их жизнедеятельность, обезвреживают чужеродные клетки, нейтрализуют токсичные вещества и т. п. Поскольку антитела выделяются в жидкие среды ор-

ганизма, транспортируются ими и сам процесс связывания антител с антигенами также происходит в жидкой среде, данную форму защиты относят к **гуморальным** (от лат. *гумор* — жидкость) механизмам иммунитета.

Антитела вырабатываются именно против того антигена, который попал в организм. Они по-разному действуют на «врагов»: одни склеивают антигены (агглютинины), другие осаждают (преципитины), третьи активируют систему комплемента и тем самым приводят чужеродные клетки к разрушению (лизины). А такие антитела, как опсонины, играют «рекламную» роль — они прикрепляются к чужеродным клеткам, делая их более привлекательными для поглощения фагоцитами. В любом случае антигены обезвреживаются.

Проследим всю цепочку взаимодействий, которая приводит к иммунному ответу: антигены → макрофаги → Т-хелперы → В-лимфоциты → антитела → обезвреживание антигенов.

Однако не все чужеродные агенты можно распознать и уничтожить с помощью фагоцитоза и антител. Такие способы годятся, например, для борьбы с бактериями, однако они неэффективны в отношении вирусов. Дело в том, что вирусы проникают в клетки организма, где и протекает их цикл развития. Антитела и фагоциты не могут обезвредить вирусы, «спрятавшиеся» внутри клеток. Чтобы справиться с вирусами, зачастую приходится уничтожать собственные клетки, зараженные ими.

Эту функцию успешно выполняют Т-киллеры. Они специфически распознают и уничтожают клетки, зараженные вирусами. Т-киллеры эффективно разрушают и другие «дефектные» клетки, например опухолевые (рис. 76). При этом происходит непосредственный контакт иммунокомпетентной клетки (Т-киллера) с антигеном, поэтому функционирование Т-киллеров относят к **клеточным** механизмам иммунитета.

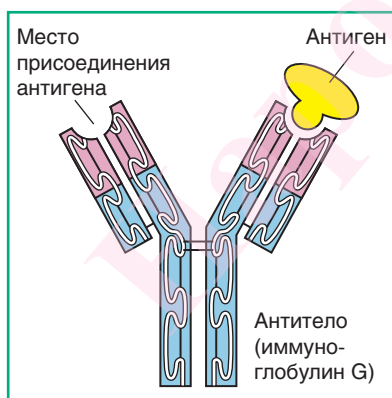


Рис. 75. Связывание антитела с антигеном

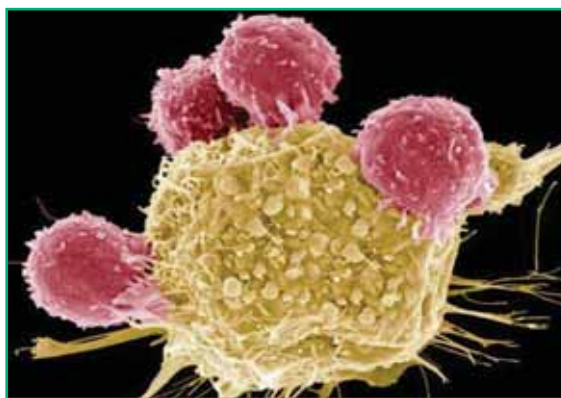


Рис. 76. Т-киллеры уничтожают опухолевую клетку

Итак, в течение определенного времени иммунный ответ развивается, набирая силу. И вот «враг» уже отступает. Организм не должен тратить силы зря — иммунную реакцию нужно остановить. Это осуществляется с помощью Т-супрессоров. Если бы Т-супрессоров не было, иммунная реакция постоянно нарастала бы и становилась неуправляемой.

Некоторые клетки, обеспечивающие специфическую защиту организма, способны не только распознавать, но и «запоминать» конкретные антигены. Это клетки иммунной памяти, которые могут существовать 20 и более лет, а иногда в течение всей жизни организма. Благодаря им при повторной встрече с антигеном иммунный ответ развивается быстрее, во многих случаях еще до того, как чужеродный объект успевает причинить вред организму. Такой иммунный ответ называется **вторичным**.

Активация приобретенного иммунитета сопровождается повышением температуры и общей слабостью, т. к. организм направляет основные силы на борьбу с антигенами. Повышенная температура тела губительно действует на возбудителей многих заболеваний, стимулирует процессы обмена веществ и повышает активность клеток иммунной системы. Поэтому нежелательно сбивать температуру, если во время болезни она ниже 38 °С.

Врожденный (неспецифический) и приобретенный (специфический) иммунитет тесно связаны, однако постоянно активен только врожденный иммунитет. Благодаря ему организм быстро реагирует на любое чужеродное вмешательство. Специфический иммунный ответ — это второй этап защитной реакции организма, он развивается сравнительно медленнее.

Как неспецифический, так и специфический иммунитет опираются на клеточные и гуморальные факторы, которые обобщены в таблице 5. Клеточные и гуморальные механизмы иммунитета взаимосвязаны и действуют согласованно.

Таблица 5. Основные механизмы неспецифического и специфического иммунитета

Механизмы иммунитета	Неспецифический (врожденный) иммунитет	Специфический (приобретенный) иммунитет
Гуморальные	Функционирование лизоцима, системы комплемента, интерферонов, других веществ	Функционирование антител (иммуноглобулинов)
Клеточные	Фагоцитоз	Деятельность Т-киллеров

Аллергия. Иногда иммунная система может давать сбой. Например, у некоторых людей наблюдается повышенная чувствительность к определенным веществам. Обычно эти вещества не представляют угрозы для организма, но в случае их проникновения развивается мощный, неадекватный иммунный ответ. Такая реакция организма называется **аллергией**, а вызывающие ее вещества — **аллергенами**.

Аллергенами могут быть компоненты домашней пыли, шерсть животных, пыльца растений, пищевые продукты (цитрусовые, орехи, мед, шоколад, яйца, рыба и др.), а также лекарственные препараты, вещества, входящие в состав средств бытовой химии, косметики, парфюмерии и др.

Аллергия нередко сопровождается насморком, слезотечением, сильным кашлем, расстройством пищеварения, различными кожными высыпаниями. В некоторых случаях аллергическая реакция может представлять опасность для организма и даже приводить к смерти. Многие симптомы аллергии сходны с ранними признаками инфекционных заболеваний, поэтому заключение о наличии у человека аллергии на то или иное вещество может дать только врач.

В последние десятилетия наблюдается рост заболеваемости различными формами аллергии. Его связывают с загрязнением окружающей среды, использованием продуктов химической промышленности в быту, сельском хозяйстве и другими факторами. Однако причины и механизмы развития аллергии еще недостаточно изучены, что затрудняет лечение аллергических заболеваний.

Решение этой и многих других актуальных проблем иммунологии (противоопухолевая защита, трансплантация органов и тканей, СПИД, создание эффективной иммунной защиты против возбудителей опасных инфекций) является задачей медицины XXI в.

- ?
1. Ответ организма на определенный антиген, осуществляемый с помощью иммунной системы, следует относить к специфическому или неспецифическому иммунитету? Чем отличаются специфические механизмы защиты от неспецифических?
 2. Какие виды иммунокомпетентных клеток образуются в организме? Каковы их функции?
 3. Что такое вторичный иммунный ответ? Почему он развивается быстрее первичного? Чем обусловлена устойчивость к ветряной оспе у людей, переболевших этой болезнью?
 4. Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) поражает Т-хелперы и способствует их гибели. К каким последствиям для организма это может приводить?
 5. В чем состоит различие между гуморальными и клеточными механизмами иммунитета? Приведите примеры.
 6. Какие вещества могут вызывать аллергию? Почему аллергию называют «неадекватным иммунным ответом»?
 7. Лимфоциты в ходе созревания приобретают специфические мембранные рецепторы, позволяющие этим клеткам взаимодействовать друг с другом и распознавать определенные антигены. По химической природе рецепторы лимфоцитов представляют собой сложные белки. Синтезу рецепторов предшествуют многократные случайные перестановки участков генов, кодирующих данные белки. Как вы думаете, в чем заключается биологическое значение таких перестановок?

§ 34. Типы размножения организмов. Бесполое размножение

Сущность процесса размножения. Размножение — это свойство живых организмов воспроизводить себе подобных. При размножении происходит передача наследственной информации от родительских форм потомству, что обеспечивает воспроизведение признаков не только данного вида, но и конкретных родительских особей. Следовательно, размножение поддерживает длительное существование вида, сохраняя при этом преемственность между родителями и их потомством в ряду многих поколений.

Различают два типа размножения: бесполое и половое.

Бесполое размножение — это размножение организмов без участия половых клеток. В бесполом размножении участвует только одна родительская особь, что в большинстве случаев ведет к появлению однообразного потомства, унаследовавшего все признаки родителя. Существует несколько способов бесполого размножения: деление клетки, почкование, фрагментация, вегетативное размножение, спорообразование и др.

Бактерии и многие одноклеточные протисты (*амебы, эвглены, инфузории* и др.) размножаются **делением клетки**. Образовавшиеся дочерние клетки растут, достигая величины материнского организма, и снова делятся.

При **почковании** новый организм образуется на теле родительской особи в виде небольшого выроста — почки, которая растет, а затем отделяется, превращаясь в самостоятельный организм (рис. 77). Почкование характерно для *губок, кишечнополостных, некоторых червей*. Если при этом дочерние особи не отделяются от материнской (например, у *кораллов*), то формируется колония.

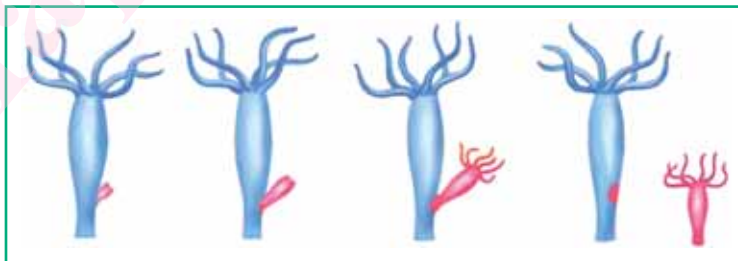


Рис. 77. Почкование гидры

Многие *грибы* могут размножаться фрагментами (участками) гиф, а *лишайники* и *многоклеточные водоросли* — фрагментами слоевищ. Такой способ размножения называется **фрагментацией**. Размножение организмов путем фрагментации основано на регенерации — способности восстанавливать утраченные или поврежденные части тела. Фрагментация также наблюдается у *губок*, *кишечнополостных*, *плоских* и некоторых *кольчатых червей*.

Вегетативное размножение — это образование новых особей из вегетативных органов. Вегетативное размножение, как и фрагментация, основано на явлении регенерации. Этот способ размножения широко распространен в растительном мире, но наибольшего разнообразия достигает у *цветковых растений* (рис. 78).



Рис. 78. Способы вегетативного размножения растений

В природе при вегетативном размножении новые особи могут формироваться из корней, на которых образуются придаточные почки (корневая поросль *вишни*, *шиповника*, *сирени*), из побегов (стеблевые отводки *смородины*, *крыжовника*) или их частей (например, из черенков *ивы ломкой*, листьев *каланхоэ*). При этом на фрагменте побега обязательно должна присутствовать верхушечная или боковая почка либо под влиянием внешних условий (например, травмы) должны сформироваться придаточные почки.

Вегетативное размножение может осуществляться также при помощи видоизмененных побегов: клубней (*картофель*, *топинамбур*), луковиц (*лук*, *чеснок*, *тюльпан*, *нарцисс*), корневищ (*пырей*, *ландыш*, *крапива*), усов (*земляника*, *лютик ползучий*).

У некоторых растений (*осины, ивы, сливы, вишни, малины* и др.) вегетативное размножение может даже преобладать над половым. Примером растения, активно размножающегося вегетативно, является *элодея канадская* — двудомное растение, обитающее в пресных водоемах. В Европу из Северной Америки были занесены только женские особи этого растения. Несмотря на это, элодея стала очень быстро размножаться вегетативным способом, год за годом осваивая новые водоемы.

В практике растениеводства широко используется искусственное вегетативное размножение растений. Так, многие культурные растения можно размножать стеблевыми (*смородина, виноград*) и листовыми (*узамбарская фиалка, бегония*) черенками, отводками (*крыжовник*) и другими способами. В садоводстве распространено вегетативное размножение с помощью прививки. Этот способ позволяет быстро размножить ценные растения и обеспечивает их ускоренное развитие при полном сохранении сортовых качеств. Прививаемое культурное растение (привой) может получить такие ценные свойства подвоя (растения, на которое делают прививку), как морозоустойчивость, устойчивость к болезням, нетребовательность к плодородию почвы и др.

Бесполое размножение делением клетки, почкованием, фрагментацией и вегетативными органами осуществляется за счет соматических клеток. Наряду с этим для многих протистов, грибов и растений характерно спорообразование, при котором формируются специализированные клетки — **споры**. Они состоят из ядра и цитоплазмы с минимальным количеством питательных веществ. Споры образуются путем митоза или мейоза в обычных соматических клетках материнского организма или в специализированных органах — спорангиях. В благоприятных условиях споры прорастают и дают начало новому организму. Главное достоинство такого способа размножения — возможность образования большого числа потомков и быстрого расселения.

При любой форме бесполого размножения происходит увеличение численности особей данного вида. Достоинство бесполого размножения заключается в его простоте и эффективности — нет необходимости в поиске партнера, потомство может оставить практически любая особь и т. д.

- ? 1. Какие слова в предложениях пропущены и заменены буквами (а—в)?
Воспроизведение живыми организмами себе подобных называется (а).
Различают два типа размножения: (б) и (в).
2. Каково биологическое значение размножения организмов?
3. Какими способами может осуществляться бесполое размножение у бактерий, протистов, грибов, растений и животных? Какие формы бесполого размножения основаны на явлении регенерации?
4. Какие способы вегетативного размножения широко используются в сельском хозяйстве? Почему? Приведите примеры.
5. В чем заключаются особенности бесполого размножения растений и животных?

6. При размножении растений одревесневшими черенками рекомендуют делать надрез в нижней части черенка для более быстрого укоренения. Как вы думаете, до какого слоя тканей нужно углубиться? Какой вид корней образуется на черенках?

7. У хвощей наружная оболочка каждой споры образует две ленты, которые в сухом воздухе раскручиваются и объединяют споры друг с другом. Благодаря этому споры хвощей распространяются группами. У других растений, например у папоротника щитовника, споры разлетаются поодиночке. С чем связано наличие лент у спор хвощей и почему споры щитовника не имеют таких приспособлений?

§ 35. Половое размножение. Образование половых клеток

Половое размножение — способ размножения, при котором новая особь обычно развивается из зиготы, образующейся в результате слияния двух половых клеток.

Половой процесс. Половое размножение характеризуется наличием полового процесса, в ходе которого происходит сближение половых клеток (гамет) и последующее их слияние (оплодотворение). Гаметы у большинства организмов образуются с перекомбинированными родительскими хромосомами (вспомните, как осуществляется мейоз). При слиянии гамет образуется диплоидная зигота, из которой развивается организм, унаследовавший уникальную комбинацию генов и признаков обоих родителей. Таким образом, половое размножение (в отличие от бесполого) приводит к появлению разнообразного потомства. Это повышает возможность организмов приспосабливаться к меняющимся условиям среды, что имеет первостепенное значение в эволюции живой природы.

Различают два типа полового процесса — конъюгацию и копуляцию. При конъюгации происходит слияние содержимого двух неспециализированных клеток (у некоторых водорослей и грибов) или обмен генетическим материалом между особями (у некоторых бактерий и инфузорий). Причем во втором случае не происходит увеличения количества особей. Однако за счет обмена и перекомбинации генетического материала обеспечивается повышение наследственной изменчивости организмов.

Копуляция (гаметогамия) — слияние половых клеток с образованием зиготы. При этом гаплоидные ядра гамет образуют диплоидное ядро зиготы.

Строение половых клеток. У большинства видов живых организмов формируется два типа половых клеток, отличающихся по строению и физиологическим свойствам — мужские (подвижные сперматозоиды или неподвижные спермии) и женские (яйцеклетки).

Сперматозоиды человека и многих животных имеют головку, шейку, среднюю часть и длинный жгутик (хвост), служащий для активного передвижения (рис. 79). Головка содержит гаплоидное ядро и незначительное количество цитоплазмы. На переднем конце головки расположена акросома, представляющая собой видо-

измененный аппарат Гольджи. В акросоме содержатся ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В шейке располагаются две центриоли, а в средней части — митохондрии, которые генерируют энергию, необходимую для движения жгутика. В хвосте находится подвижная осевая нить жгутика, построенная из микротрубочек.

Сперматозоиды могут длительное время сохранять свою жизнеспособность вне организма при замораживании. Это свойство широко применяется в сельском хозяйстве, в частности при разведении крупного рогатого скота методом искусственного осеменения. Сперму элитных пород животных собирают и хранят в жидком азоте, а после размораживания используют для получения высокопродуктивного потомства.

Яйцеклетки чаще всего неподвижны и имеют сферическую форму (рис. 80). Яйцеклетка содержит ядро и цитоплазму с набором различных органоидов и запасом питательных веществ для развития зародыша. Поэтому яйцеклетки, как правило, намного крупнее сперматозоидов и соматических клеток. Например, диаметр яйцеклеток человека достигает 200 мкм, в то время как длина сперматозоидов — около 60 мкм. Очень крупные размеры имеют яйцеклетки животных, эмбриональное развитие которых происходит вне тела матери, — *птиц, рептилий, амфибий, рыб* и др. Так, у *курицы* диаметр яйцеклетки (яйца без белковой оболочки) более 30 мм, у некоторых *акул* — 50—70 мм, а у *страуса* — 80 мм.

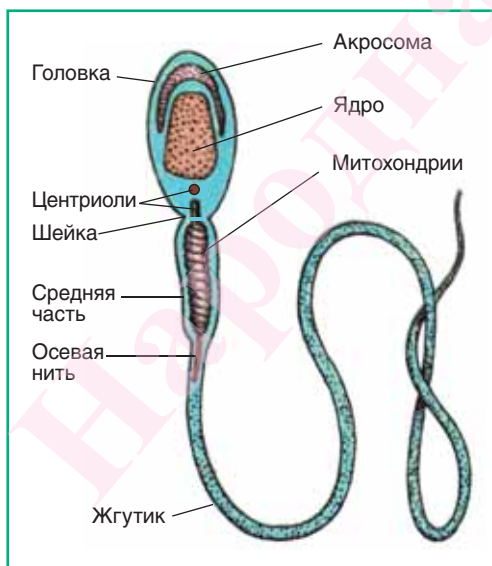


Рис. 79. Строение сперматозоида млекопитающих

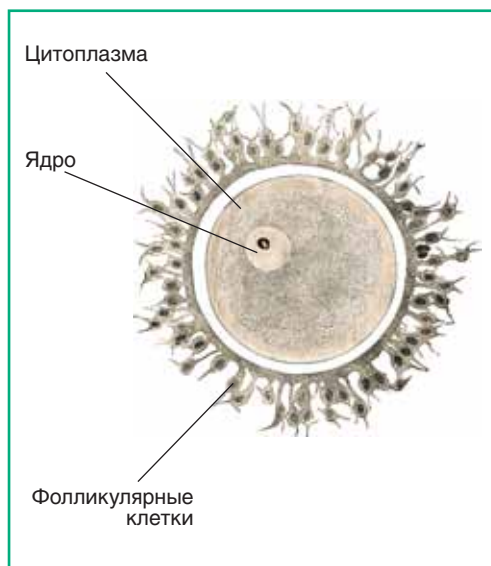


Рис. 80. Строение яйцеклетки млекопитающих

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

Гаметогенез — это процесс образования и развития гамет. У растений, некоторых водорослей и грибов формирование гамет происходит в специальных органах. Например, у споровых растений женские гаметы образуются в архегониях, мужские — в антеридиях. У большинства животных гаметогенез протекает в половых железах.

В природе существует немало видов, у которых один и тот же организм может образовывать как мужские, так и женские половые клетки. Такие организмы называются гермафродитами (в греческой мифологии Гермафродитос — обоеполое существо, дитя богов Гермеса и Афродиты). Гермафродитизм распространен среди беспозвоночных животных (*кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, моллюсков*) и у растений.

Гермафродитизм развивался как приспособление к сидячему, малоподвижному или паразитическому образу жизни. Одним из его преимуществ является возможность самооплодотворения при наличии только одной особи. Однако у большинства гермафродитных видов происходит перекрестное оплодотворение между разными особями, поскольку имеются механизмы, препятствующие самооплодотворению. Например, перекрестное оплодотворение у *морских ракообразных* и некоторых *моллюсков* обеспечивается одновременным созреванием мужских и женских гамет. У *ресничных и дождевых червей* половой аппарат устроен таким образом, что поступление сперматозоидов в женские органы той же особи становится невозможным.

Образование половых клеток у млекопитающих. Процесс формирования мужских половых клеток называется сперматогенезом, женских — оогенезом.

Сперматогенез происходит в мужских половых железах — семенниках. Этот процесс подразделяют на четыре периода (рис. 81).

1. В период размножения диплоидные предшественники мужских гамет — сперматогонии — многократно делятся митозом, что ведет к значительному увеличению их количества. У самцов млекопитающих (в том числе и у человека) этот процесс начинается с периода полового созревания и протекает до глубокой старости.

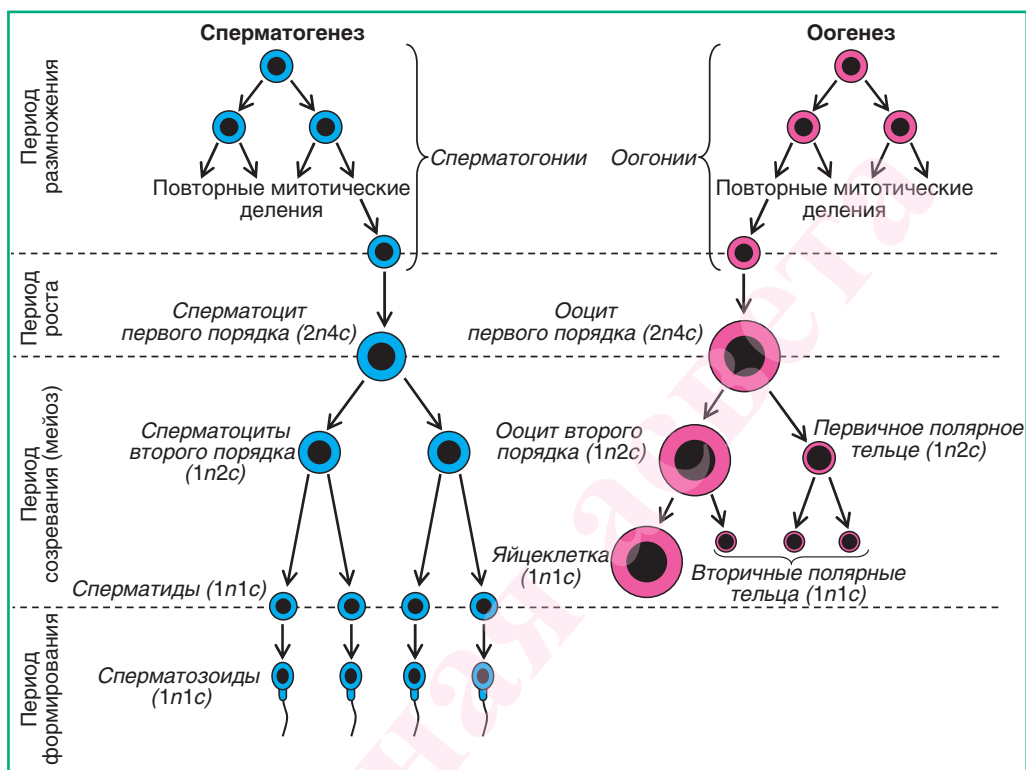


Рис. 81. Схема сперматогенеза и оогенеза у млекопитающих

2. В **период роста** деление сперматогониев прекращается, и они начинают расти (при этом размеры увеличиваются незначительно) — образуются сперматоциты первого порядка.

3. В **период созревания** сперматоциты первого порядка делятся мейозом. После первого деления мейоза из каждого сперматоцита первого порядка образуются два гаплоидных сперматоцита второго порядка, после второго — четыре гаплоидные сперматиды.

4. В **период формирования** сперматиды преобразуются в сперматозоиды, при этом меняется форма клетки, образуются жгутик, акросома и др.

Продолжительность сперматогенеза у человека составляет около 75 суток. В семенниках (яичках) формируется огромное количество сперматозоидов, например у человека в 1 мл семенной жидкости их содержится до 100 млн.

Оогенез протекает в женских половых железах — яичниках — и начинается еще до рождения. В процессе формирования яйцеклеток выделяют три периода (см. рис. 81).

1. В период размножения диплоидные предшественники яйцеклеток — оогонии — многократно делятся митотически. У млекопитающих этот процесс происходит в эмбриональном периоде (до рождения). Количество оогониев в яичниках значительно возрастает, а затем они сохраняются без изменения до наступления половой зрелости.

2. С наступлением половой зрелости отдельные оогонии периодически вступают в период роста, который может продолжаться несколько месяцев. За это время их объем значительно увеличивается за счет поступления веществ из окружающих фолликулярных клеток и крови. Так образуются ооциты первого порядка.

3. Периодически ооциты первого порядка вступают в мейоз. Это — период созревания. В процессе мейоза образуются разные по величине дочерние клетки. После первого мейотического деления образуется крупная гаплоидная клетка — ооцит второго порядка — и маленькая, называемая первичным полярным тельцем. Происходит овуляция — ооцит второго порядка выходит из яичника в брюшную полость. Затем он попадает в маточную трубу, где совершает второе мейотическое деление, образуя крупную яйцеклетку и мелкое вторичное полярное тельце. Первичное полярное тельце, как правило, тоже делится надвое. Все полярные тельца впоследствии погибают и разрушаются.

Таким образом, в отличие от сперматогенеза, где в ходе мейоза образуются четыре равноценные гаплоидные клетки, при оогенезе развивается одна крупная яйцеклетка и три небольших полярных тельца. Биологический смысл неравномерного деления заключается в сохранении в яйцеклетке максимального количества питательных веществ, необходимых для будущего зародыша.

? 1. Как называются органы, в которых осуществляется образование женских и мужских гамет у споровых растений? У животных?

Яичники, антеридии, спорангии, семенники, архегонии.

2. Как строение сперматозоида и яйцеклетки связано с функциями, выполняемыми этими клетками?

3. Сперматозоиды практически не содержат цитоплазмы и питательных веществ, однако им необходимо большое количество энергии для движения. Как вы думаете, откуда берется эта энергия?

4. Какое максимальное количество яйцеклеток и вторичных полярных телец может сформироваться у кошки из четырех ооцитов первого порядка?

5. Какие процессы, происходящие в ходе оогенеза, обеспечивают накопление в яйцеклетках большого количества питательных веществ?

6. Каков биологический смысл образования при оогенезе полярных телец?

7. Сравните процессы сперматогенеза и оогенеза, укажите черты сходства и различия.

8. В яичниках 22-летней женщины со стабильным 28-дневным репродуктивным циклом содержится 42 тысячи фолликулов. Большинство из них очень мелкие, и лишь 299 имеют диаметр свыше 100 мкм. Кроме того, в яичниках есть 5 желтых тел и 112 рубцов, оставшихся от них. В каком возрасте у этой женщины произошла первая овуляция? В каком возрасте у нее, вероятнее всего, прекратится образование яйцеклеток?

§ 36. Оплодотворение

Осеменение и оплодотворение у животных. Процессы, обуславливающие встречу и контакт мужских и женских половых клеток животных, называются **осеменением**. Осеменение предшествует слиянию гамет — **оплодотворению**. У одних животных слияние сперматозоида с яйцеклеткой происходит во внешней среде, у других — внутри организма самки. В связи с этим различают наружное и внутреннее оплодотворение.

При **наружном** оплодотворении сперматозоиды и яйцеклетки выводятся в воду (т. е. во внешнюю среду), где и происходит их слияние. Значительная часть гамет погибает от неблагоприятных условий среды, поэтому у животных с наружным типом оплодотворения (*костных рыб, амфибий, многих водных беспозвоночных*) вырабатывается большое количество половых клеток. Например, *треска* выметывает около 10 млн икринок, а *рыба-луна* — до 300 млн.

Внутреннее оплодотворение происходит в материнском организме, для этого сперматозоиды вводятся в половые пути самки. Вероятность встречи мужских и женских гамет гораздо выше, чем при наружном оплодотворении, поэтому у самок формируется меньшее количество яйцеклеток. Внутреннее оплодотворение характерно прежде всего для обитателей суши — многих беспозвоночных (*круглых червей, пауков и насекомых*) и всех наземных позвоночных (*рептилий, птиц, млекопитающих*). Этот тип оплодотворения наблюдается и у некоторых водных животных, например у *хрящевых рыб* и *головоногих моллюсков*.

Процесс оплодотворения состоит из нескольких этапов: проникновения сперматозоида в яйцеклетку, слияния гаплоидных ядер обеих гамет с образованием диплоидной зиготы и ее активации к дальнейшему развитию.

Проникновение сперматозоида вызывает у яйцеклетки отслоение оболочки оплодотворения, препятствующей проникновению других сперматозоидов. В цитоплазме яйцеклетки ядро сперматозоида увеличивается и достигает размеров ядра яйцеклетки. Затем ядра сближаются и сливаются, в результате образуется зигота. В ядре зиготы все хромосомы вновь становятся парными: в каждой паре гомологичных хромосом одна является отцовской, другая — материнской. Следовательно, диплоидный набор хромосом, характерный для соматических клеток большинства живых организмов, восстанавливается именно при оплодотворении.

Особенности оплодотворения у растений. Рассмотрим процесс оплодотворения на примере цветковых (покрытосеменных) растений. У них оплодотворению предшествует опыление — перенос пыльцевых зерен с тычинок на рыльце пестика. Пыльцевое зерно, попавшее на рыльце пестика, вскоре начинает прорастать, образуя пыльцевую трубку (рис. 82). Пыльцевая трубка пронизывает мякоть столбика и завязи, достигая семязачатка (семяпочки).

Внутри каждого семязачатка содержится зародышевый мешок, содержащий семь клеток — гаплоидную яйцеклетку, диплоидную центральную клетку, а также пять вспомогательных гаплоидных клеток. При входе в зародышевый мешок конец пыльцевой трубки лопается, и из нее изливается внутреннее содержимое с двумя мужскими гаметами — спермиями.

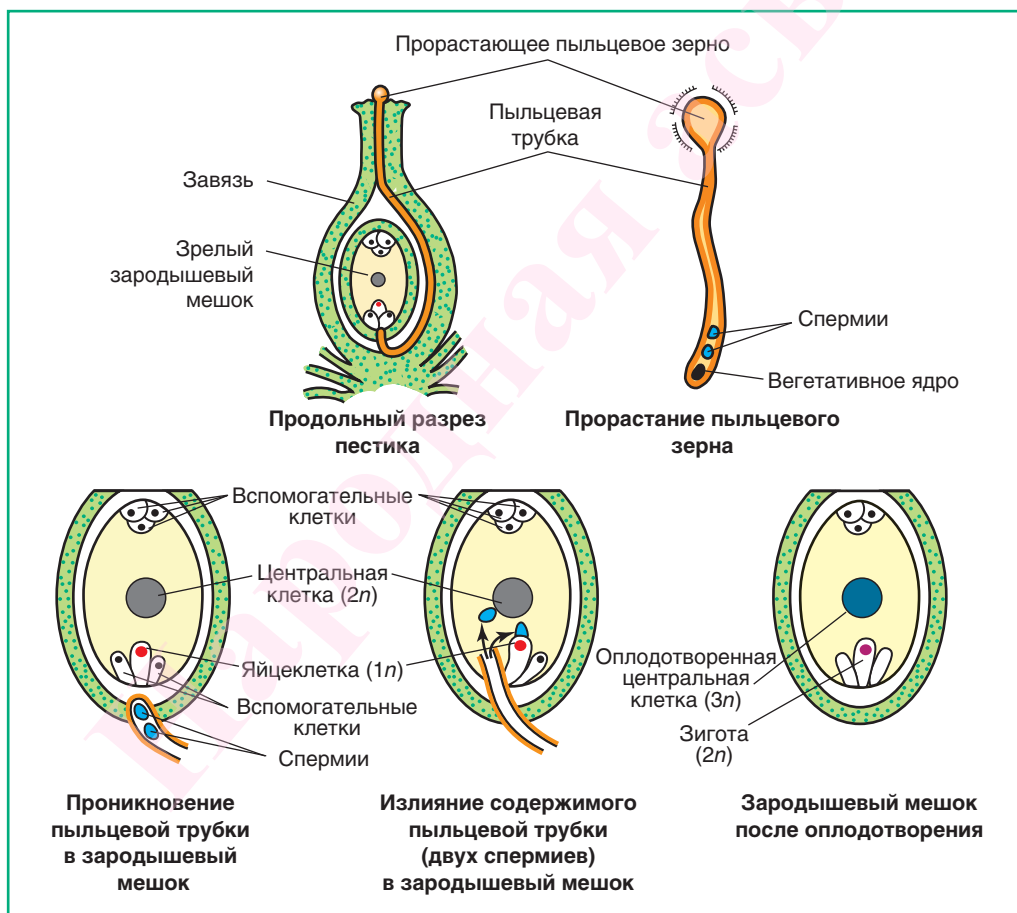


Рис. 82. Двойное оплодотворение у цветковых растений

Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, а другой — с центральной клеткой зародышевого мешка. Оба слияния происходят почти одновременно. Из зиготы развивается зародыш семени, имеющий диплоидный ($2n$) набор хромосом, а из оплодотворенной центральной клетки — ткань, называемая эндоспермом и имеющая триплоидный ($3n$) набор хромосом. В эндосперме откладываются питательные вещества, необходимые зародышу.

После оплодотворения каждый из семязачатков превращается в семя, а в результате разрастания завязи формируется плод.

Таким образом, у цветковых (покрытосеменных) растений происходит **двойное оплодотворение**. Этот процесс был открыт русским ученым С. Г. Навашиным в 1898 г. В результате двойного оплодотворения происходит формирование не только зародыша, но и питательной ткани (эндосперма), что ускоряет весь процесс развития семени.

Партеногенез представляет собой особую форму полового размножения, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Эта форма размножения характерна главным образом для видов, обладающих коротким жизненным циклом.

Партеногенез может быть гаплоидным и диплоидным. При гаплоидном партеногенезе новый организм развивается из гаплоидной ($1n$) яйцеклетки. Например, у *пчел*, *паразитических ос*, *муравьев* в результате партеногенеза появляются гаплоидные самцы, в то время как из оплодотворенных яиц — диплоидные самки, что приводит к возникновению различных каст организмов. Такой механизм размножения у общественных насекомых позволяет регулировать численность потомков мужского и женского пола.

У *тлей*, *дафний*, некоторых *ящериц* наблюдается диплоидный партеногенез, при котором самки формируют «нестандартные» диплоидные ($2n$) яйцеклетки. Из таких яйцеклеток без оплодотворения развивается диплоидное потомство. Это помогает поддерживать численность популяции в условиях, когда встреча особей разного пола затруднена.

В благоприятных условиях у *дафний* не происходит мейоз, а формируются диплоидные яйцеклетки, которые развиваются без оплодотворения и дают начало самкам. У *скальных ящериц* перед мейозом происходит удвоение числа хромосом в клетках половых желез. Далее тетраплоидные ($4n$) клетки проходят мейоз, и в результате образуются диплоидные яйцеклетки, которые без оплодотворения дают начало новому поколению, состоящему только из самок. Установлено существование естественного партеногенеза у некоторых видов птиц. Например, у одной из пород *индеек* многие яйца развиваются партеногенетически, причем из них появляются только самцы.

Сравнение особенностей бесполого и полового размножения. Сравнительная характеристика бесполого и полового размножения приведена в таблице 6.

Таблица 6. Особенности бесполого и полового размножения

Бесполое размножение	Половое размножение
Происходит без участия гамет	Происходит с участием гамет
Участвует один организм	Участвуют две родительские особи (за исключением партеногенеза и самооплодотворения)
Нет необходимости в поиске партнера. Практически любая особь может оставить потомство	Потомство может оставить не каждая особь, необходимы определенные условия для встречи партнеров, образования родительских пар, выведения потомства
В большинстве случаев потомство однообразное, является копией родителя. Все «удачные» и «неудачные» сочетания родительских генов переходят в следующее поколение	Потомство разнообразное, т. к. каждый потомок наследует уникальную комбинацию родительских генов и признаков. Возникают новые «удачные» и «неудачные» сочетания генов и признаков

- ?** 1. Что такое оплодотворение? Каково его биологическое значение? Какие этапы включает процесс оплодотворения?
2. Для каких животных характерно наружное оплодотворение? Внутреннее? В чем заключается преимущество внутреннего оплодотворения перед наружным?
3. Как происходит оплодотворение у цветковых растений? Почему оно называется двойным?
4. Чем диплоидный партеногенез отличается от гаплоидного?
5. В чем заключаются преимущества и недостатки партеногенеза перед обычными формами полового размножения?
6. Назовите отличительные особенности, а также преимущества и недостатки бесполого и полового размножения.
7. Тли производят за лето несколько партеногенетических поколений, состоящих только из бескрылых самок. При перенаселении или других неблагоприятных обстоятельствах самки начинают откладывать яйца, из которых развиваются крылатые особи обоих полов. Какое это имеет биологическое значение?

§ 37. Онтогенез. Эмбриональное развитие животных

Понятие об онтогенезе. Онтогенез — это индивидуальное развитие организма от начала его существования до конца жизни. У одноклеточных бактерий и протистов онтогенез практически совпадает с клеточным циклом. Он начинается с момента образования одноклеточного организма в процессе деления материнской особи и заканчивается делением или смертью.

У многоклеточных организмов началом существования нового организма чаще всего является образование зиготы (при половом размножении) или отде-

ление потомка от материнской особи (при бесполом размножении). У животных выделяют два периода онтогенеза — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный, или **зародышевый, период** охватывает промежуток времени от первого деления зиготы до выхода из яйца или рождения молодой особи. Эмбриональное развитие большинства животных проходит по единому плану и включает три основных этапа: дробление, гастрюляцию и органогенез.

Рассмотрим эмбриональное развитие на примере примитивного хордового животного — *ланцетника* (рис. 83).

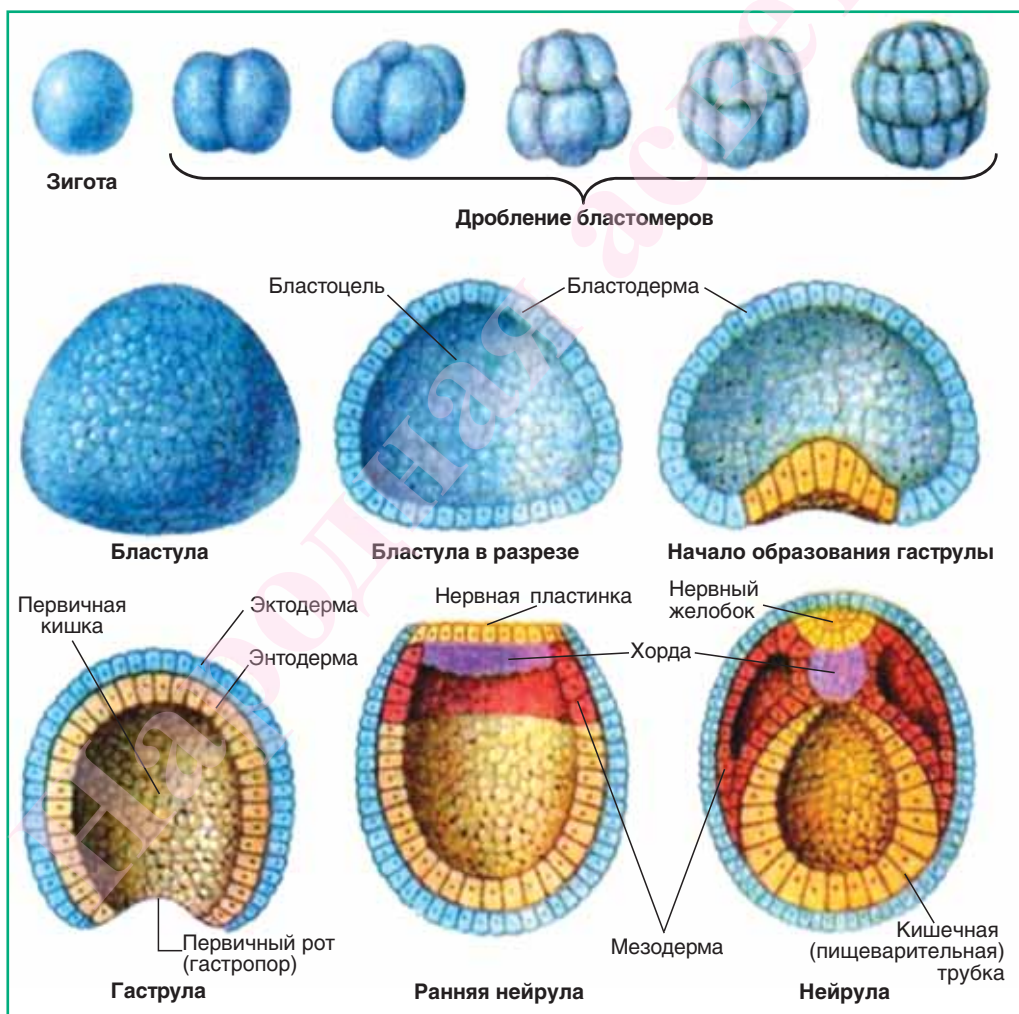


Рис. 83. Дробление зиготы и образование зародышевых листков

Через некоторое время после оплодотворения зигота претерпевает ряд последовательных митотических делений. Образующиеся при этом клетки — бластомеры — не расходятся и не увеличиваются в размерах. С каждым последующим митозом они становятся все мельче и мельче. Такое деление, приводящее к увеличению количества бластомеров без их роста, называется **дроблением**. В результате дробления зиготы зародыш становится многоклеточным, сохраняя при этом примерно тот же объем.

При дроблении зиготы иногда наблюдается разобщение бластомеров, из которых впоследствии развиваются самостоятельные организмы. Так образуются монозиготные близнецы, которые также называются однойцевыми или идентичными.

Дробление завершается образованием однослойного многоклеточного зародыша — **бластулы**. В типичном случае она напоминает полный шар, стенка которого, образованная одним слоем бластомеров, называется **бластодермой**. Внутри бластулы имеется полость, заполненная жидкостью, — **бластоцель**.

После дробления начинается процесс **гастроуляции**, который у ланцетника осуществляется путем впячивания части бластодермы внутрь полости бластулы. В результате формируется **гаструла** — чашевидный зародыш, образованный двумя слоями клеток — двумя зародышевыми листками. Наружный зародышевый листок называется **эктодермой**, внутренний — **энтодермой**. Внутренняя полость гаструлы — **первичная кишка** — сообщается с внешней средой отверстием, которое называется **первичным ртом** или **гастропором**.

У *червей*, *моллюсков* и *членистоногих* гастропор в дальнейшем превращается в рот. Эти животные образуют группу **первичноротых**. У *хордовых* животных первичный рот превращается в анальное отверстие, а ротовое отверстие образуется на противоположной стороне зародыша. Такие животные называются **вторичноротыми**.

Только *губки* и *кишечнополостные* заканчивают свое эмбриональное развитие на стадии образования двух зародышевых листков. У остальных животных формируется еще и третий зародышевый листок — **мезодерма**. У хордовых эпителий первичной кишки образует парные выпячивания в пространство между эктодермой и энтодермой. В итоге от первичной кишки отщуровываются замкнутые полые мешочки — **зачатки мезодермы**. Полость внутри мешочков далее развивается в полость тела.

Дальнейшая дифференцировка клеток каждого зародышевого листка приводит к образованию тканей и органов, т. е. к **гистогенезу** и **органогенезу**.

После завершения гастроуляции у зародышей хордовых животных начинается процесс образования осевых органов — нервной трубки, хорды и пищеварительной (кишечной) трубки. Клетки эктодермы, расположенные вблизи первичного рта, начинают быстро делиться и образуют **нервную пластинку**, которая

тянется по всей спинной стороне зародыша. В дальнейшем боковые края пластинки приподнимаются, а ее центральная часть опускается, образуя нервный желобок. Края желобка смыкаются, и он превращается в лежащую под эктодермой нервную трубку — зачаток центральной нервной системы.

Из группы клеток эктодермы формируется хорда — упругий стержень, проходящий у эмбрионов хордовых под нервной трубкой. Впоследствии у позвоночных животных хорда полностью замещается позвоночником, и только у некоторых рыб сохраняется в течение всей жизни. Остальная эктодерма дает начало кишечной (пищеварительной) трубке, расположенной под хордой.

Осевой комплекс органов зародыша определяет двустороннюю симметрию тела. Стадия, на которой осуществляется закладка осевых органов, называется **нейрулой**.

Из трех зародышевых листков формируются все ткани и органы животных. У *позвоночных* из эктодермы образуются нервная система, органы чувств, эпидермис кожи с железами и производными структурами (волосы, перья, когти, копыта и др.). Из эктодермы формируются органы пищеварительной и дыхательной систем, щитовидная железа, плавательный пузырь (у *костных рыб*). Из мезодермы развиваются все виды тканей внутренней среды, опорно-двигательный аппарат, кровеносная, выделительная и половая системы.

Взаимное влияние частей развивающегося зародыша. Процесс дифференцировки клеток в значительной степени обусловлен влиянием друг на друга частей развивающегося зародыша. Так, при изучении эмбрионального развития лягушки было установлено, 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. Чем же вызывается преобразование тех или иных клеток зародыша в конкретные ткани и органы?

Впервые выяснением этого вопроса занялся немецкий ученый Г. Шпеман (1869—1941), который в 1935 г. за свои исследования был удостоен Нобелевской премии. В одном из опытов на стадии ранней гаструлы он вырезал часть зачатка мезодермы у одного зародыша лягушки и пересадил его под эктодерму другому зародышу. В месте контакта у второго зародыша сформировалась дополнительная нервная трубка. Следовательно, в процессе развития один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития. Такое явление было названо *эмбриональной индукцией*. Эмбриональная индукция (от лат. *индуктус* — побуждение) является важнейшим фактором развития всех многоклеточных животных. Она реализуется как на тканевом уровне, так и на уровне отдельных клеток.

- ? 1. Что такое онтогенез? Какие периоды онтогенеза выделяют у животных?
2. Чем дробление отличается от обычного деления клеток?
3. Опишите строение бластулы, гаструлы и нейрулы. В чем заключаются основные различия между этими стадиями?
4. Каких животных называют первичноротыми? Вторичноротыми? В чем состоит главное различие между ними?

5. Как происходит закладка осевого комплекса органов у хордовых животных?
6. Какие ткани и органы развиваются у позвоночных животных из эктодермы? Из энтодермы? Из мезодермы?
7. Зигота после первого митоза дает начало двум идентичным бластомерам. В опытах с зародышами лягушек эти бластомеры отделяли друг от друга — из каждого развивался полноценный головастик. Если же один из двух бластомеров разрушали, но не изолировали от другого, из единственного живого бластомера начинала развиваться лишь половина тела зародыша. Какой вывод можно сделать из этих опытов?
8. Если на стадии бластулы пересадить несколько бластомеров из одного участка зародыша в другой, то из перемещенных клеток развиваются структуры, характерные для места пересадки. Например, из клеток будущей эктодермы, пересаженных в область будущей энтодермы, развивается стенка кишечника и т. п. Если же производить пересадки на стадии нейрулы, то клетки не меняют направления своего развития. Из клеток эктодермы развиваются производные эктодермы независимо от места, в которое они были пересажены. Так же ведут себя клетки энто- и мезодермы. Попробуйте дать объяснение данным фактам.

§ 38. Постэмбриональное развитие животных

Постэмбриональное развитие и его периоды. После появления организма на свет начинается его **постэмбриональное**, или **послезародышевое**, **развитие**, которое у разных видов организмов продолжается от нескольких дней до сотен лет. Оно включает три основных периода — ювенильный, период зрелости и период старости, заканчивающийся смертью.

Ювенильный период (от лат. *ювентус* — юный) продолжается до достижения половой зрелости. Для этого периода характерно прямое либо не прямое развитие.

При **прямом** развитии из яйца или из тела матери выходит особь, похожая на взрослую, но значительно меньших размеров (у *млекопитающих*, *птиц*, *пресмыкающихся*, некоторых *беспозвоночных животных*). В этом случае ювенильный период сводится в основном к росту и половому созреванию молодых особей.

При **непрямом** развитии появившийся на свет организм по строению и образу жизни отличается от взрослых особей и называется **личинкой**. Различают два типа непрямого развития — с полным и неполным превращением (метаморфозом).

Полный метаморфоз характерен для насекомых, личинки которых принципиально отличаются от взрослых особей внешним и внутренним строением, характером питания, а в некоторых случаях и средой обитания (например, *бабочки*, *жуки*, *двукрылые*, *перепончатокрылые*). Личинки усиленно питаются, растут, а затем превращаются в неподвижных **куколок**. В стадии покоящейся куколки личиночные органы подвергаются распаду, после чего клеточный материал и накопленные питательные вещества используются для формирования органов взрослого насекомого (рис. 84).



Рис. 84. Развитие с полным метаморфозом

При развитии с **неполным метаморфозом** превращение личинки во взрослую особь происходит постепенно, стадия куколки отсутствует. Такой тип развития характерен для некоторых *червей*, *моллюсков* и *членистоногих* (например, *клещей*, *стрекоз*, *прямокрылых*), а также для *рыб* и *земноводных*.

У *лягушки*, например, из икринки развивается личинка (головастик), которая отличается от взрослых животных по строению, образу жизни и среде обитания (рис. 85). У головастика, как у рыб, имеются жабры, орган боковой линии, хвост, двухкамерное сердце, один круг кровообращения. Личинка питается, растет и со временем превращается в лягушку.

Наличие личиночной стадии в развитии земноводных и многих других животных обеспечивает им возможность жить в разных средах и использовать разные источники пищи. Так, головастик живет в воде и питается растительной пищей,



Рис. 85. Развитие с неполным метаморфозом

а лягушка ведет в основном наземный образ жизни и питается животной пищей. Такое явление наблюдается также у многих насекомых.

Смена среды обитания и, как следствие, смена образа жизни животного при переходе его от личиночной стадии к взрослому организму снижает внутривидовую конкуренцию. Кроме того, у некоторых малоподвижных или прикрепленных животных (*коралловые полипы, устрицы, мидии* и др.) свободноплавающая личинка способствует расселению вида, расширению его ареала. Это позволяет избежать перенаселения, которое повлекло бы за собой усиление конкуренции за пищу и другие ресурсы, угрожающей выживанию вида.

После ювенильного периода организм вступает в **период зрелости**, который у позвоночных животных, как правило, занимает большую часть жизни. На этом этапе у большинства животных прекращается рост и образование новых органов. Период зрелости характеризуется устоявшимся обменом веществ, относительно стабильным гормональным фоном, в организме происходят процессы самообновления изнашивающихся или поврежденных структур. В этот период происходит размножение организмов и появление у них потомства.

Период старости — заключительный этап постэмбрионального развития (и онтогенеза в целом), заканчивающийся смертью организма. Старение свойственно всему живому. В разное время у разных видов начинаются закономерные возрастные изменения, снижающие адаптационные возможности организма и повышающие вероятность смерти.

Процесс старения затрагивает различные структуры. Накапливаются изменения в молекулах ДНК, меняется синтез РНК и белков, затрагивается энергетический обмен и т. д. Уменьшается митотическая активность клеток, нарушается мембранный транспорт, следовательно, изменяется и функционирование клеточных органоидов. Ослабляются функции систем органов — нервной, эндокринной, кровеносной и др.

Существует множество гипотез о механизмах старения. Согласно одной из них, старение — запрограммированный процесс, в результате которого активность генов снижается с возрастом. По другой гипотезе, старение является следствием накопления повреждений генетического аппарата клеток в ходе онтогенеза. Следует отметить, что в настоящее время нет единой теории старения.

Понятие о жизненном цикле. **Жизненный цикл**, или **цикл развития**, — это совокупность всех стадий развития организма, пройдя которые он достигает зрелости и способен дать начало следующему поколению. Различают простые и сложные жизненные циклы.

Простой жизненный цикл характерен для животных с прямым постэмбриональным развитием. Сложный цикл развития осуществляется с метаморфозом или с чередованием поколений. При развитии с метаморфозом жизненный

цикл прослеживается в течение развития одной особи (например, у *бабочки*: яйцо → личинка → куколка → взрослая особь, см. рис. 84). При развитии со сменой поколений или сменой способов размножения жизненный цикл прослеживается на нескольких особях разных поколений до появления исходной формы. Например, строгое чередование в жизненном цикле поколений, размножающихся бесполом и половым способами, наблюдается у всех растений (бесполое поколение — спорофит, половое — гаметофит), некоторых протистов и кишечнополостных. У представителей плоских червей (*сосальщики*), некоторых членистоногих (*тли*, *дафнии*) в жизненном цикле чередуются поколения, размножающиеся с оплодотворением и партеногенетически.

- ? 1. Какие периоды постэмбрионального развития выделяют у животных?
2. Чем отличается прямое развитие животных от непрямого? Назовите преимущества и недостатки прямого и непрямого развития.
3. Как осуществляется полное и неполное превращение? Приведите примеры.
4. Каково биологическое значение наличия личиночной стадии в развитии насекомых, земноводных и других групп животных?
5. Какие процессы протекают в ходе старения животных и человека?
6. Что такое жизненный цикл? Приведите примеры простых и сложных жизненных циклов.
7. Существуют десятки гипотез, объясняющих причины и механизмы старения. Согласно одной из них старение запрограммировано генетически. Сторонники другой гипотезы связывают старение с накоплением повреждений генетического материала клеток. Какие еще гипотезы можно предложить? Аргументируйте их.

§ 39. Онтогенез человека

Внутриутробное развитие человека начинается после оплодотворения, которое обычно происходит в одной из маточных труб (яйцеводов). Благодаря сокращению мышечной стенки маточной трубы и движению ресничек ее эпителия развивающийся зародыш перемещается в сторону матки. Этот путь занимает около 5 дней. Уже через несколько часов после оплодотворения начинается дробление зиготы: сначала образуются два бластомера, потом четыре и так далее (рис. 86). На 3—4-й день после зачатия зародыш становится похожим на плод ежевики, эта стадия называется морулой. За ней следует стадия бластоцисты (внешне напоминает бластулу ланцетника).

Достигнув цели своего путешествия — матки, зародыш погружается в ее слизистую оболочку и закрепляется в ней. Этот процесс начинается на 7-е сутки после оплодотворения и называется имплантацией зародыша. Происходит гаструляция, и образуются два зародышевых листка — эктодерма и энтодерма. Вскоре закладывается третий зародышевый листок — мезодерма. Одно-

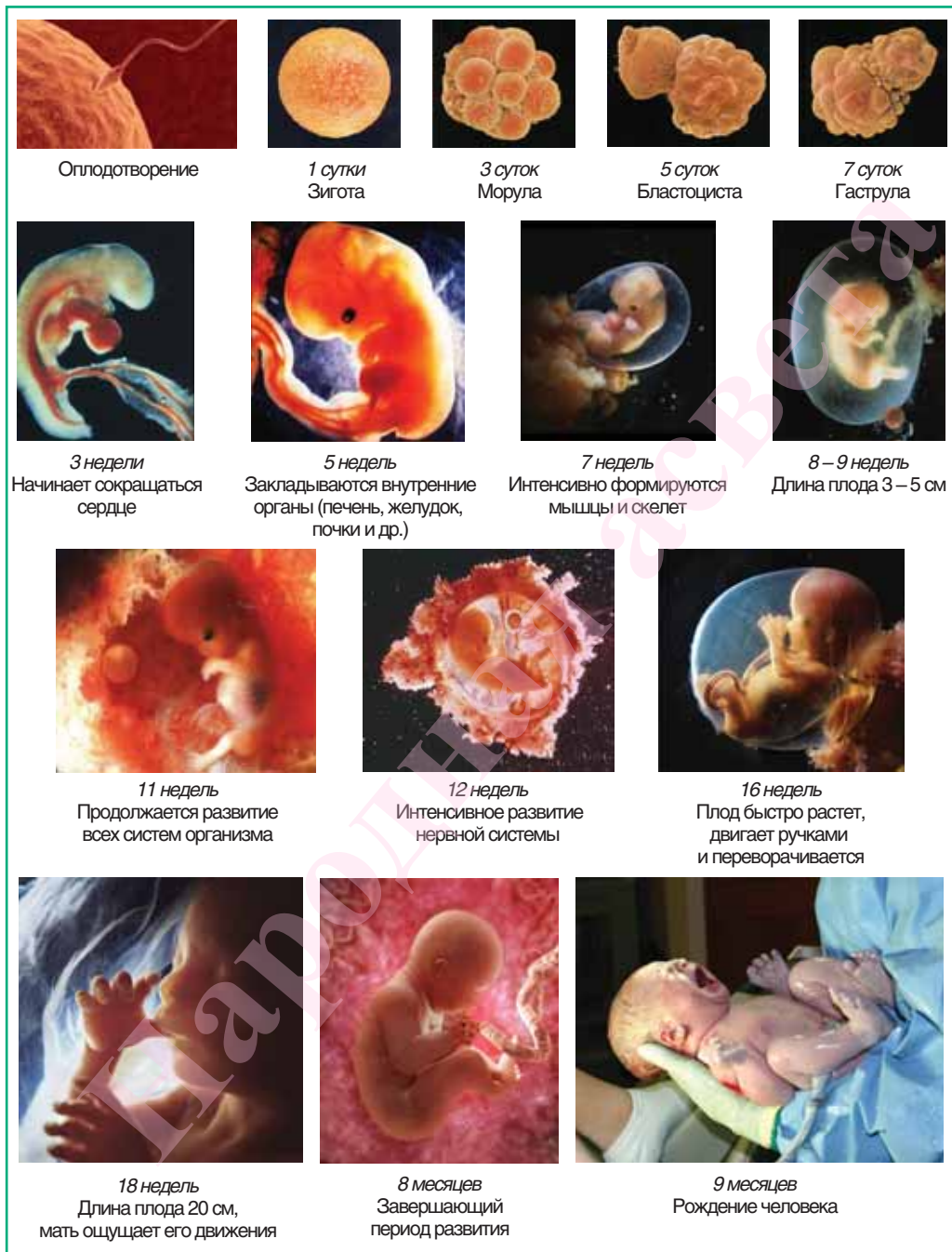


Рис. 86. Этапы эмбрионального развития человека

временно с этим формируются оболочки зародыша. Внутренняя оболочка тонкая и прозрачная, она образует пузырь с жидкостью, в которой плавает зародыш. Эта оболочка предохраняет зародыш от сотрясений и вибрации. Наружная оболочка образует ворсинки, с помощью которых будет осуществляться питание и дыхание развивающегося организма.

На 2-й неделе у плода формируются осевые органы — нервная трубка, хорда и кишечная трубка. Эта неделя очень ответственная, ведь именно в этот период закладываются главные системы и органы будущего малыша. Из нервной трубки начинает развиваться нервная система, из кишечной трубки — пищеварительная. Появляются зачатки других систем органов — дыхательной, выделительной, кровеносной. На 21-й день у зародыша начинает биться маленькое сердечко.

К концу второго месяца внутриутробного развития зародыш уже внешне похож на человека, хотя его длина составляет всего 3 см. Ворсинки наружной оболочки зародыша принимают участие в формировании плаценты. Заканчивается **зародышевый** период внутриутробного развития, продолжавшийся 8 недель, и начинается **плодный** период (с 9-й по 40-ю неделю).

Плацента развивается в виде диска, прочно укрепленного в слизистой оболочке матки. Через стенки капилляров ворсинок плаценты происходит обмен газами и питательными веществами между организмом матери и плодом. Кровь матери и плода никогда не смешивается. Спустя несколько недель после начала плодного периода плацента остается связанной с зародышем только пуповиной, или пупочным канатиком, имеющим длину до 40 см.

Плацента — единственный орган, состоящий из клеток двух организмов: матери и плода. Пуповина — это часть плода. Через нее проходят кровеносные сосуды, входящие в состав кровеносной системы зародыша и несущие кровь в обоих направлениях: от плода к плаценте и от плаценты к плоду. Сосуды пуповины отделены от капилляров матки тонкой мембраной, через которую осуществляется обмен веществ между развивающимся плодом и организмом матери.

От матери к плоду поступают питательные вещества, вода, минеральные соли, витамины, антитела, кислород. От плода к матери — излишки воды, углекислый газ и другие конечные продукты обмена веществ. Через плаценту могут передаваться также и вредоносные факторы (бактерии, вирусы, яды, лекарственные препараты), их воздействие частично нейтрализуется содержащимися в крови плода антителами, антитоксинами и т. п.

К трем месяцам внутриутробного развития формируются почти все органы. К этому времени можно определить пол будущего ребенка. С 13-й недели беременности плацента, помимо выполнения своей основной функции, начинает выделять гормоны, которые обеспечивают нормальное протекание беременности, а также готовят организм будущей матери к родам и лактации (выработке молока).

На 4—5-м месяце беременности прослушиваются сокращения сердца плода, частота которых в 2 раза выше, чем у матери. В этот период плод быстро растет и к 5 месяцам достигает массы около 500 г, а к моменту рождения — 3—4 кг. Продолжительность беременности у женщин составляет около 280 дней (40 недель, или 10 лунных месяцев).

Влияние условий окружающей среды на внутриутробное развитие ребенка. Развитие организма представляет собой сложное сочетание таких процессов, как деление клеток, их перемещение и взаимодействие, формирование тканей и органов. Любое изменение этих процессов может вызвать пороки развития организма. Такие нарушения могут возникать под воздействием различных повреждающих факторов. К ним относятся: ионизирующая радиация, вызывающая изменения в наследственном аппарате клеток; вирусы (например, у женщин, перенесших коревую краснуху в первой трети беременности, часто рождаются дети с болезнями сердца, глухотой, катарактой — помутнением хрусталика глаза); различные микроорганизмы (например, возбудитель сифилиса способен вызывать врожденную глухоту); некоторые лекарственные препараты.

У родителей, злоупотребляющих алкоголем, часто рождаются дети с задержкой в физическом и умственном развитии, с пороками развития сердца, головного мозга, половых органов и другими аномалиями.

На детородные функции человека влияет курение и употребление наркотиков: у курящих мужчин снижается количество подвижных сперматозоидов, а у женщин риск бесплодия возрастает на 30 %. Но главный вред табачный дым наносит будущему малышу. Нередко дети курильщиков появляются на свет с различными отклонениями — низкой массой тела, отставанием в психическом развитии, предрасположенностью к различным заболеваниям. У курящих женщин чаще происходят выкидыши (т. е. спонтанное прерывание беременности), высок риск рождения мертвого ребенка.

Нарушения в развитии вызывают в особенности те факторы, которые действуют в течение определенных критических периодов. Под критическим понимают такой период в развитии плода, когда тот оказывается максимально чувствительным к определенным воздействиям. Как правило, критические периоды приурочены к тем этапам развития организма, когда происходят процессы формирования и активного развития основных органов и систем. У каждого органа свой критический период, хотя интервал между 15-ми и 60-ми сутками беременности считается критическим для многих органов. Сердце формируется между 3-й и 4-й неделями, тогда как наружные половые органы наиболее чувствительны к воздействиям между 8-й и 9-й неделями. Нервная система и скелет, начиная с 3-й недели после зачатия и на протяжении всего срока беременности, постоянно чувствительны к вредным влияниям.

Рост и развитие ребенка. Различают следующие периоды постэмбрионального развития ребенка: период новорожденности, грудной период, раннее детство (ясельный период), дошкольный и школьный периоды. Формирование организма заканчивается к 22—25 годам.

Первые четыре недели жизни считаются периодом **новорожденности**. Поза новорожденного напоминает положение плода в матке. Большую часть суток он спит, просыпаясь лишь ко времени кормления. Наиболее гармонично ребенок развивается при естественном грудном вскармливании. Новорожденные дети лучше всего усваивают белки, жиры и углеводы материнского молока.

Во время **грудного** периода (с 5-й недели до конца 1-го года жизни) в двигательной системе ребенка происходит много изменений: в конце 1-го месяца жизни он пытается распрямить ножки, на 6-й неделе поднимает и удерживает головку, на 6-м месяце сидит, в конце 1-го года жизни пытается делать первые шаги.

Не менее интенсивно в этот период развивается и психика ребенка. На 2-м месяце жизни он улыбается при виде ярких предметов, при появлении матери, к 4-му месяцу берет в рот игрушки, исследуя их, начинает различать взрослых людей. К концу 1-го года жизни ребенок начинает понимать многие фразы родителей.

В период **раннего детства** (от 1 до 3 лет) у ребенка активно развиваются двигательные навыки. Он начинает ходить, овладевает различными способами манипулирования предметами. В этот период у ребенка появляется стремление к познанию мира, тяга к самоутверждению.

Дети **дошкольного возраста** (от 3 до 6 лет) проявляют огромный интерес к окружающему миру — это стадия вопросов, или «почемучный» возраст.

Для развития мышления, речи и трудовой деятельности особенно важен период от 2 до 4 лет. Если он упущен, то возникает отставание в психическом и физическом развитии.

Во время **школьного** периода (от 6 до 17—18 лет) происходит качественное изменение всей деятельности человека. Школьники младших классов медленно и с трудом выполняют сложные и точные движения. Окончательное формирование двигательной деятельности заканчивается к 18 годам.

Физиологической особенностью сердечно-сосудистой системы подростка является отставание роста сосудов (их поперечного сечения) от роста сердца. Это нередко приводит к расстройствам кровообращения, возникают головокружение, повышенное кровяное давление, нарушения работы сердца. Особенно сильно это проявляется в период **полового созревания**. У подростков увеличивается возбудимость, возникает повышенная раздражительность, наблюдается расстройство

сна. Усиленное выделение гормонов поддерживает в организме состояние высокой активности. Происходят серьезные изменения в строении и функционировании организма. К 18 годам большинство физиологических функций молодого человека приближается по показателям к функциям взрослого.

В последние десятилетия во всех экономически развитых странах ускорились темпы физического (в том числе и полового) развития детей и подростков. Это явление получило название **акселерации**. Причины акселерации сложны и до конца не выяснены. К ним, предположительно, относятся изменения в питании, прием витаминов, занятия спортом, искусственное увеличение светового дня и др. Наиболее ярко акселерация проявляется в увеличении (по сравнению со средними показателями) роста, массы тела, окружности грудной клетки и т. д. Вместе с тем раньше прекращается рост: у современных юношей в 18—20, а 70 лет назад — в 24—26 лет. Для современной молодежи характерно и более раннее половое созревание. Это требует особого внимания со стороны родителей и педагогов, воспитания соответствующих норм поведения, потому что раннее физическое развитие современных детей не влечет за собой ускорения их психологического созревания.

1. Какова продолжительность эмбрионального развития человека? Какие периоды оно включает?
2. Какие события происходят в течение зародышевого периода внутриутробного развития человека? Каковы особенности плодного периода внутриутробного развития? С чего он начинается?
3. Что представляет собой плацента? Какие функции она выполняет?
4. Как условия жизни родителей, особенно матери, влияют на формирование и развитие плода?
5. Что представляют собой критические периоды развития? Какие критические периоды внутриутробного развития человека вам известны?
6. Назовите и охарактеризуйте основные этапы развития человека от рождения до периода зрелости.
7. Что такое акселерация? Каковы ее возможные причины?
8. Исследования показывают, что продолжительность жизни людей в мире с каждым годом возрастает. Как вы думаете, с чем это связано? Почему женщины в среднем живут дольше мужчин?

§ 40. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя

Понятие о наследственности и изменчивости. Наследственность — это свойство всех живых организмов сохранять и передавать свои признаки и свойства последующим поколениям. Благодаря этому каждый вид живых организмов сохраняет на протяжении длительного времени характерные для него черты.

Передача генетической (наследственной) информации от одного поколения другому называется **наследованием**. У организмов, которым свойственно половое размножение, ключевую роль в наследовании играют такие процессы как мейоз и оплодотворение. В ходе мейоза у каждого родителя происходит рекомбинация наследственного материала и его распределение между гаметатами. Результатом оплодотворения является объединение генетической информации, содержащейся в гаметах обоих родителей, и формирование наследственного аппарата нового организма.

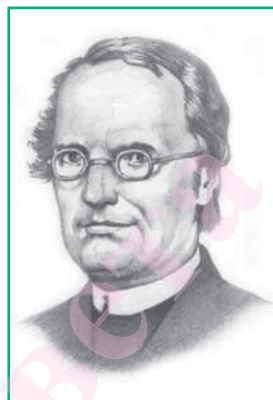
Как вам известно, участки молекулы ДНК, содержащие информацию о структуре определенных белков (либо рРНК, либо тРНК), называются **генами**. Гены расположены в хромосомах. В ходе реализации наследственной информации, содержащейся в генах, осуществляется синтез определенных белков. Каждый белок выполняет определенную функцию, что ведет к проявлению того или иного признака организма.

Изменчивость — это способность организмов в процессе жизнедеятельности приобретать новые признаки под воздействием различных факторов среды. Благодаря изменчивости особи в пределах вида различаются между собой.

Наследственность и изменчивость организмов изучает **генетика**. Основным методом исследований в генетике является гибридологический метод, заключающийся в определенной системе скрещиваний организмов, отличающихся друг от друга по одной, нескольким или многим парам альтернативных признаков с последующим анализом потомства.

Кроме этого, используются цитогенетический (микроскопическое изучение хромосом), биохимический (исследование состава нуклеиновых кислот, белков и других веществ в клетках организмов), генеалогический (анализ родословных человека и животных, позволяющий устанавливать характер наследования признаков, определять вероятность их проявления в последующих

Мендель Грегор Иоганн (1822—1884) — выдающийся австрийский ученый-естествоиспытатель. Основоположник учения о наследственности. Впервые обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами.



поколениях) и другие методы. В генетике широко применяются также статистические методы анализа, позволяющие выявлять закономерности наследования признаков и проявления изменчивости у живых организмов.

Изучение наследственности Грегором Менделем.

Основные закономерности наследования признаков впервые раскрыл австрийский исследователь, монах Августинского монастыря Г. Мендель в 1855—1865 гг.

Он поставил перед собой задачу — выяснить, как наследуются отдельные признаки. Для этого Г. Мендель применил гибринологический метод.

Удачно был выбран Менделем и объект исследования — *горох посевной*. Это растение легко культивируется, неприхотливо, дает многочисленное потомство. Из множества сортов гороха Г. Мендель выбрал те, которые четко отличались по семи парам альтернативных признаков (рис. 87). В течение двух лет Г. Мендель проверял «чистоту» каждого сорта. Для этого он предоставил растениям возможность самоопыляться (горох — самоопыляющееся растение) и использовал в своих исследованиях такие сорта, у которых потомки в ряду поколений не изменялись по внешнему виду, т. е. сохраняли признаки родительских форм. В дальнейшем такие группы организмов были названы **чистыми линиями**.

Итак, для проведения скрещиваний Г. Мендель отбирал растения чистых линий, отличающиеся по парам альтернативных признаков. В своей работе он сначала анализировал наследование одной пары признаков, затем двух и т. д. Важно то, что Г. Мендель вел точный учет числа потомков, унаследовавших разные родительские признаки. Это позволило ему установить количественные закономерности наследования признаков.

Скрещивание организмов называется **гибридизацией**, а потомки от скрещивания двух родительских особей с различными признаками — **гибридами**.

Для записи скрещиваний используется международная символика:

P — родительские особи (от лат. *parentes* — родитель);

♀ — женская особь; ♂ — мужская особь; G — гаметы;

F — потомство (от лат. *filiale* — дочерний) с соответствующими индексами

поколений: F_1 , F_2 , F_3 и т. д;

значок « \times » обозначает скрещивание.

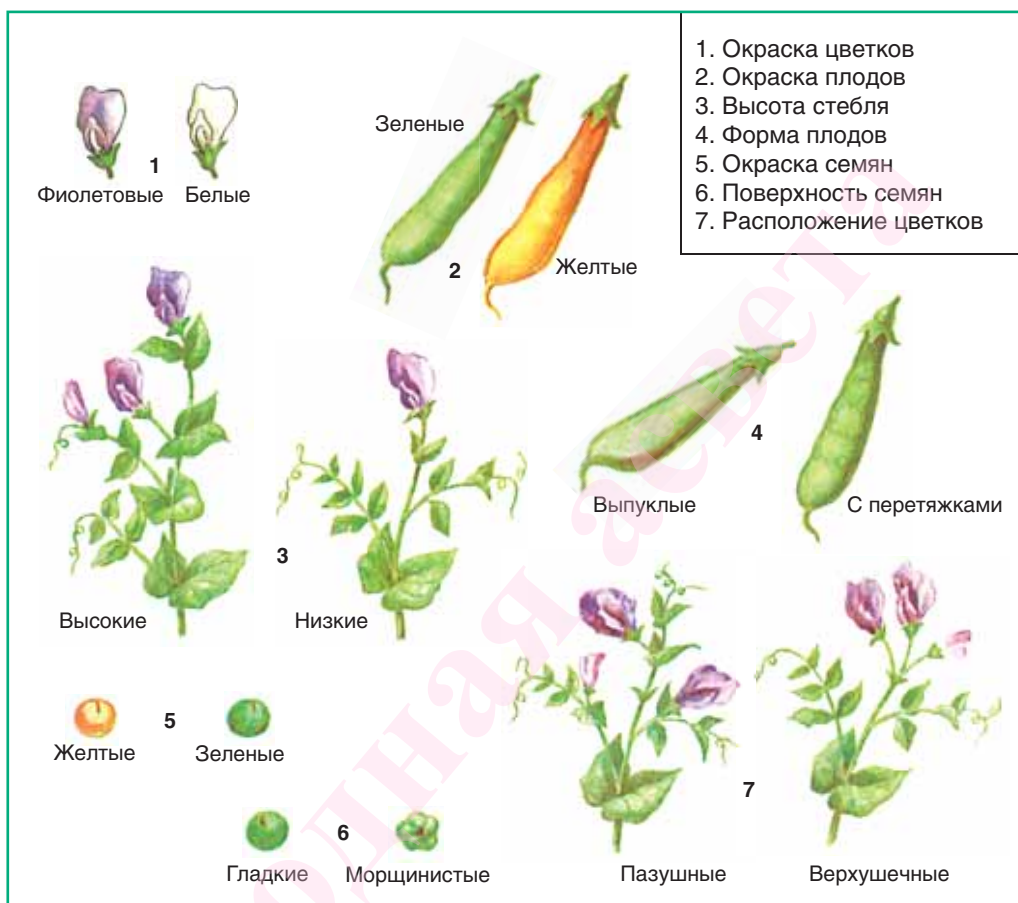


Рис. 87. Пары альтернативных признаков гороха, наследование которых изучал Г. Мендель

Моногибридное скрещивание. Закон единообразия гибридов первого поколения. Скрещивание, при котором родительские организмы отличаются друг от друга по одной паре альтернативных признаков, называется **моногибридным**.

В одном из опытов Г. Мендель изучал наследование окраски семян гороха. Он скрещивал растения, выращенные из желтых семян, с растениями, выращенными из семян зеленого цвета. Чтобы предотвратить самоопыление, Г. Мендель у растений одного сорта гороха удалял в цветках тычинки, у другого — пестики и проводил гибридизацию путем искусственного опыления.

Результаты скрещивания были однозначны: у всех гибридных растений первого поколения семена оказались желтыми независимо от того, материнским или

отцовским было растение с такими семенами. Зеленая окраска семян у гибридов первого поколения не проявлялась (рис. 88):

P : ♀ желтые семена × ♂ зеленые семена

F_1 : все растения имеют желтые семена

Скрещивая растения, отличающиеся по другим парам альтернативных признаков, например по окраске цветков или форме плодов (см. рис. 87), Г. Мендель обнаружил, что во всех случаях у гибридов первого поколения проявлялся лишь один из двух альтернативных признаков. Явление преобладания одних признаков над другими было названо **доминированием**, а преобладающие признаки — **доминантными**. Признаки, которые не проявлялись у гибридов первого поколения, получили название **рецессивных**.

Открытая Г. Менделем закономерность впоследствии была названа **законом единообразия гибридов первого поколения** или **первым законом Менделя**.

Этот закон звучит следующим образом: **при скрещивании особей чистых линий, отличающихся по одной паре альтернативных признаков, гибриды первого поколения будут единообразными по доминантному признаку**.

Закон расщепления. Путем самоопыления гибридов первого поколения Г. Мендель получил второе поколение, в котором $\frac{3}{4}$ растений имели горошины желтого цвета и $\frac{1}{4}$ — горошины зеленого цвета. Появление в потомстве особей, различающихся по альтернативным признакам, называется **расщеплением**. В данном случае наблюдалось расщепление **3 : 1** (см. рис. 88).

Такое же расщепление было обнаружено и при исследовании других пар альтернативных признаков: во втором поколении у $\frac{3}{4}$ растений проявлялись доминантные признаки, а у $\frac{1}{4}$ — рецессивные.

Следовательно, рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезал, а только был подавлен и вновь проявлялся во втором поколении. Это обобщение позднее было названо **законом расщепления** или **вторым законом Менделя**, который звучит так: **при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление по альтернативным признакам в соотношении: 3 части особей с доминантным признаком к 1 части особей с рецессивным признаком**.

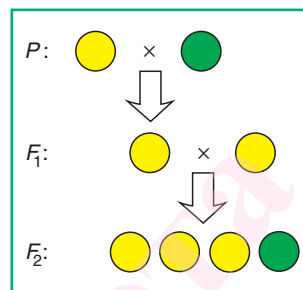


Рис. 88. Схема моногибридного скрещивания

Необходимо отметить, что идеального соотношения 3 : 1 обычно не обнаруживалось ни в одном опыте. Например, изучая расщепление по окраске семян, Г. Мендель исследовал 8023 горошины и получил соотношение: 6022 желтые и 2001 зеленая, что очень близко к соотношению 3 : 1. И только статистический анализ позволил установить характер расщепления.

Многочисленными исследованиями ряда ученых в последующие годы был установлен универсальный характер законов Менделя. Им подчиняются все живые организмы, в том числе человек, у которого изучено и описано много пар альтернативных признаков.

- ? 1. Что изучает генетика? Что такое наследственность и каково ее биологическое значение?
2. Объясните, каким образом гены определяют развитие признаков.
3. Охарактеризуйте основные методы исследований, используемые в генетике.
4. Что такое доминантный и рецессивный признаки?
5. Какие законы установил Г. Мендель на основе моногибридного скрещивания? Сформулируйте их.
6. Попробуйте на примере вашей семьи и семей близких родственников проанализировать наследование некоторых признаков человека. Это может быть, например, цвет волос или глаз, длина ресниц, толщина губ, наличие или отсутствие веснушек (или ямочки на подбородке), способность или неспособность сворачивать язык трубочкой и т. п. Попытайтесь выявить доминантные и рецессивные признаки. Каким образом это можно сделать?
7. Можно ли утверждать, что из пары альтернативных признаков доминантным всегда является тот, который проявляется у большинства особей того или иного вида? Почему?

§ 41. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании

Понятие о доминантных и рецессивных генах. В ходе своих дальнейших исследований Г. Мендель предоставил растениям второго поколения возможность самоопыляться. Он хотел выяснить, как будет осуществляться наследование признаков в последующих поколениях.

У растений, выросших из семян зеленого цвета, потомство наследовало только зеленую окраску горошин. Однако растения, полученные из желтых семян, вели себя иначе. Из них $\frac{2}{3}$ особей давали в потомстве расщепление в соотношении 3 желтые к 1 зеленой, а в потомстве $\frac{1}{3}$ особей расщепления не было — все растения имели желтые горошины. Такие же результаты были получены и по другим парам альтернативных признаков. В чем же причина расщепления? Почему при дальнейшем самоопылении снова происходит расщепление в строго определенных соотношениях?

Для объяснения результатов своих наблюдений Г. Мендель выдвинул следующую гипотезу. Альтернативные признаки определяются какими-то наследственными факторами, которые передаются от родителей потомкам с гаметями. Г. Мендель предположил, что доминантный признак обусловлен доминантным фактором, а рецессивный признак — рецессивным фактором. Впоследствии наследственные факторы, ответственные за формирование признаков, стали называть **генами**. Доминантные гены принято обозначать прописными буквами латинского алфавита (например, A), рецессивные — строчными (a).

Г. Мендель полагал, что каждому признаку конкретного растения соответствуют два фактора, один из которых получен от отцовского растения, а другой — от материнского. Поэтому в результате моногибридного скрещивания, при котором родители отличались, например, окраской семян, все гибриды первого поколения обладали как наследственным фактором A (определяющим желтую окраску), так и фактором a (ответственным за зеленый цвет семян). Поскольку фактор A доминирует над фактором a , у всех гибридов проявилась желтая окраска семян.

Г. Мендель также предположил, что каждый гибрид первого поколения образует два типа половых клеток: половина гамет содержит фактор A , другая половина — фактор a . Следовательно, парные наследственные факторы при образовании половых клеток разделяются и в каждую гамету попадает какой-либо один из них.

Понятие об аллельных генах. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании. Только после того как были открыты хромосомы, описано их поведение при митозе и мейозе и доказано, что гены локализованы в хромосомах, предположения Г. Менделя нашли научное подтверждение.

Гены, контролирующие различные (альтернативные) формы проявления признака, называются **аллелями** или **аллельными генами**. Установлено, что **аллельные гены располагаются в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом**. Следовательно, у любого диплоидного организма проявление того или иного признака определяется двумя аллельными генами.

Совокупность всех генов организма называют **генотипом**. Применительно к отдельному признаку словом «генотип» обозначают сочетание аллельных генов, контролирующих данный признак. Организмы, имеющие одинаковые аллельные гены, называются **гомозиготами**. Различают доминантные гомозиготы (их генотип можно записать как AA) и рецессивные гомозиготы (aa). Особи, имеющие разные аллельные гены, называются **гетерозиготами**, их генотип можно обозначить как Aa .

Гаметы образуются в результате мейоза и содержат гаплоидный набор хромосом. Вспомним, что в анафазе I гомологичные хромосомы, содержащие ал-

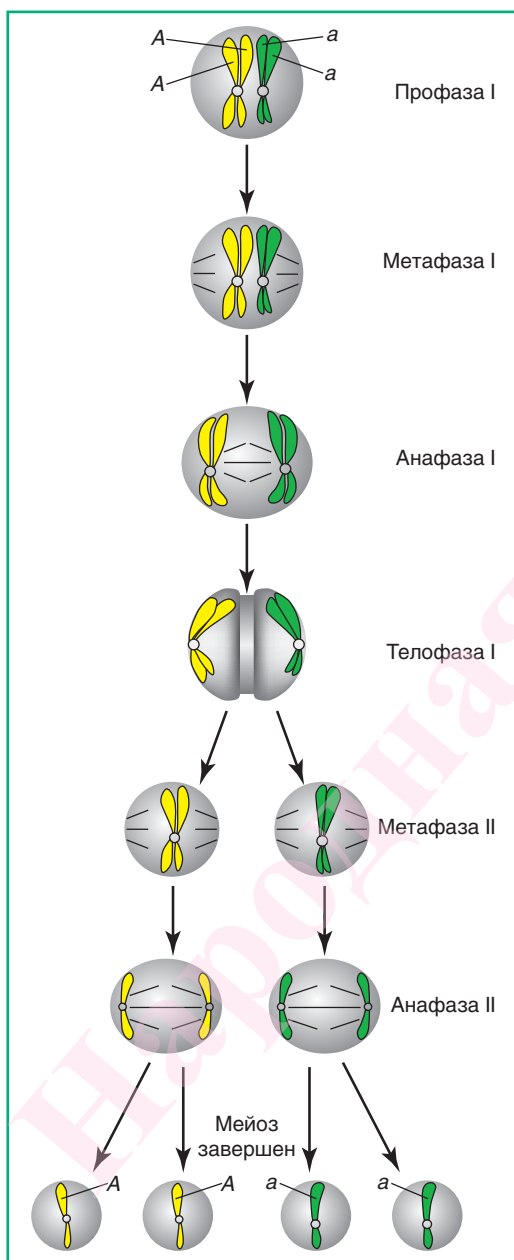


Рис. 89. Цитологические основы моногибридного скрещивания

лельные гены, расходятся к противоположным полюсам делящейся клетки и в конечном итоге попадают в разные гаметы (рис. 89). Следовательно, два аллельных гена не могут оказаться в одной и той же половой клетке. В каждую гамету попадает лишь один из них.

Предположение о том, что аллельные гены распределяются поровну между половыми клетками, не попадая оба в одну гамету, не разбавляясь и не смешиваясь, английский генетик У. Бэтсон в 1909 г. назвал **гипотезой чистоты гамет**.

Гомозиготные организмы имеют одинаковые аллельные гены, поэтому у них формируется один тип гамет: у особей с генотипом AA все половые клетки содержат ген A ; у организмов с генотипом aa все гаметы содержат ген a . Гетерозиготные особи (Aa) образуют два типа гамет в равном соотношении: 50 % половых клеток содержат аллель A , 50 % — аллель a .

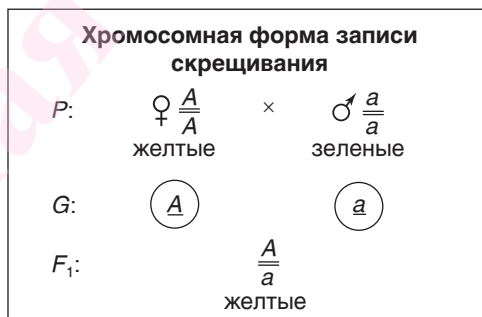
При оплодотворении гаплоидные гаметы родителей сливаются с образованием диплоидной зиготы. В зиготе хромосомы вновь становятся парными. В каждой паре гомологичных хромосом одна является материнской, а другая — отцовской. Значит, у каждого потомка развитие какого-либо признака будет определяться двумя аллельными генами, причем один из них унаследован от матери, а другой — от отца.

Вернемся к эксперименту, в котором Г. Мендель исследовал наследова-

ние окраски семян гороха. Обозначим доминантный ген, обуславливающий желтую окраску, буквой A , и рецессивный ген, определяющий зеленую окраску, — a . Поскольку Г. Мендель использовал в качестве родительских форм особи чистых линий, их генотипы следует записать как AA и aa . Оба родителя — гомозиготы, каждый из них производит гаметы лишь одного типа: у особи с генотипом AA формируются только гаметы A , у особи с генотипом aa — гаметы a .

Слияние гамет привело к образованию зигот, из которых развились гибриды первого поколения. Очевидно, что все они имели генотип Aa и желтую окраску семян (доминантный ген полностью подавил проявление рецессивного).

Запишем данное моногибридное скрещивание. Наиболее распространенными формами записи скрещиваний являются генная и хромосомная. В первом случае гены записывают «в строчку», без указания хромосом (например, Aa). Во втором случае при записи генотипов аллельные гены размещают друг над другом, при этом двумя черточками обозначают гомологичные хромосомы, в которых эти гены располагаются (например, $\frac{A}{a}$). Здесь и далее используйте одну из форм записи (по указанию учителя).



Совокупность признаков и свойств организма называют **фенотипом**. Если речь идет о конкретном скрещивании, понятием «фенотип» обозначают тот признак (или признаки), который в этом скрещивании исследуется. Например, в рассмотренном случае можно сказать, что гибриды первого поколения имели одинаковый фенотип — желтый цвет семян.

Гибриды первого поколения — гетерозиготы (Aa), поэтому у них формировалось два типа гамет (A и a) в равных соотношениях. Слияние гамет носит случайный характер, т. е. любую яйцеклетку может оплодотворить любой сперматозоид (спермий). Поэтому при оплодотворении формировались разные типы зигот: AA , Aa и aa .

Чтобы наглядно показать все варианты слияния гамет и рассчитать вероятность появления потомков с разными генотипами (и фенотипами), можно по-

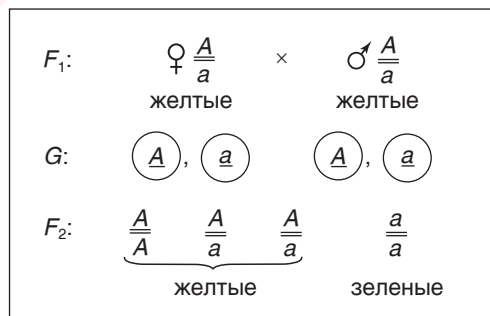
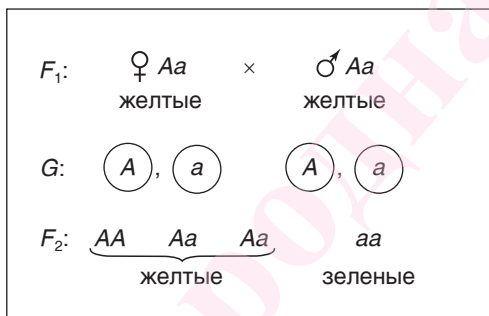
$F_1:$		$\text{♀} Aa$	\times	$\text{♂} Aa$
♀	♂	(A)		(a)
(A)		AA желтые		Aa желтые
(a)		Aa желтые		aa зеленые

Рис. 90. Решетка Пеннета

строить специальную таблицу, называемую решеткой Пеннета (ее впервые предложил использовать английский генетик Р. Пеннет). В решетке Пеннета по горизонтали указывают гаметы одного родителя, а по вертикали — гаметы другого родителя. В клетках на пересечении строк и столбцов записывают генотипы и фенотипы особей, которые возникают при слиянии соответствующих гамет (рис. 90).

Как видно из построенной решетки, у гетерозиготных родительских форм образуются потомки с тремя генотипами в соотношении $1AA : 2Aa : 1aa$. Следовательно, **расщепление по генотипу составляет 1 : 2 : 1**. Вероятность появления потомства каждого типа можно выразить и в процентах: 25 % AA , 50 % Aa и 25 % aa .

Расщепление по исследуемому признаку таково: $\frac{3}{4}$ особей с желтыми семенами (75 %) и $\frac{1}{4}$ — с зелеными (25 %). Значит, **расщепление по фенотипу составляет 3 : 1**.



Хотя растения с желтыми семенами внешне выглядят одинаково, генетически они неоднородны (AA и Aa). Становятся понятными причины разного «поведения» их потомства в последующих поколениях. При самоопылении среди потомков доминантных гомозигот AA не будет наблюдаться расщепления, как и среди потомков рецессивных гомозигот aa . Гетерозиготные особи Aa будут давать в потомстве расщепление 3 : 1.

Таким образом, в основе закономерностей, открытых Г. Менделем, лежит поведение гомологичных хромосом в процессе мейоза и случайное слияние (сочетание) гамет при оплодотворении.

- ? 1. Какие гены называются аллельными? Где располагаются аллельные гены?
2. Дайте определения понятиям «фенотип», «генотип», «гомозигота», «гетерозигота».
3. Почему тот или иной признак организма в большинстве случаев определяется двумя аллельными генами? Почему при образовании гамет в каждую попадает лишь один аллельный ген из пары?
4. Какие цитологические явления лежат в основе закономерностей, обнаруженных Г. Менделем?
5. У человека карий цвет глаз полностью доминирует над голубым. Возможно ли рождение голубоглазого ребенка в семье, где оба родителя кареглазые? Если возможно, то в каком случае и с какой вероятностью? Если невозможно, то почему?
6. Две серые крысы были скрещены с белым самцом. В потомстве первой самки — 7 серых детенышей, в потомстве второй — 5 белых и 4 серых. Какой цвет шерсти доминирует? Запишите оба скрещивания.
7. Один фермер купил у другого фермера черного барана для своей черной овечьей отары. Через некоторое время он предъявил продавцу претензии, поскольку из 30 родившихся ягнят семеро оказались белыми. На это продавец ответил, что его баран виноват лишь наполовину, а половина вины лежит на овцах покупателя. Владелец овечьей отары с этим не согласился, заявив, что его овцы прежде рожали только черных ягнят. Кто из фермеров прав? Почему овцы рожали только черных ягнят?

§ 42. Взаимодействие аллельных генов. Множественный аллелизм

Взаимодействие аллельных генов. Различают несколько типов взаимодействия аллельных генов.

Полное доминирование — взаимодействие, при котором доминантный аллель полностью подавляет проявление рецессивного аллеля. В этом случае как у гомозигот AA , так и у гетерозигот Aa проявляется доминантный признак. По такому типу наследуются многие признаки организмов. Например, у *гороха* желтый цвет семян полностью доминирует над зеленым, а гладкая поверхность семян — над морщинистой. У *человека* карий цвет глаз полностью доминирует над голубым, резус-положительность — над резус-отрицательностью, праворукость — над леворукостью, шестипалость доминантна по отношению к нормальному строению кисти и т. д.

Некоторые аллельные гены взаимодействуют по типу **неполного доминирования**. В этом случае доминантный признак проявляется только при наличии двух доминантных аллелей в генотипе (AA). Если же организм гетерозиготен (Aa), т. е. имеет лишь один доминантный аллель, в фенотипе проявляется признак, промежуточный между доминантным и рецессивным.

Примером неполного доминирования является наследование окраски цветков у растений *ночной красавицы*. Как видно из рисунка 92, гомозиготные растения имеют либо красные (AA), либо белые (aa) цветки. При скрещивании расте-

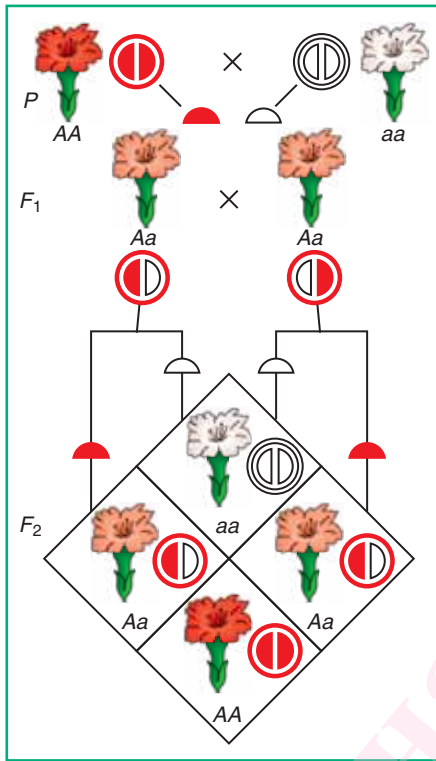


Рис. 92. Наследование окраски венчика у ночной красавицы (неполное доминирование)

ний с красными и белыми цветками в первом поколении у всех растений цветки будут розовыми (Aa), т. е. наблюдается промежуточный характер наследования.

При неполном доминировании изменяется характер расщепления во втором поколении, так как фенотип гетерозигот отличается от фенотипа гомозигот. В этом случае расщепление по фенотипу и по генотипу совпадает: 1 часть растений имеет белую окраску цветков (aa), 2 части — розовую (Aa) и 1 часть — красную (AA), или $1:2:1$.

Неполное доминирование широко распространено. По такому типу наследуется курчавость волос у человека (курчавые волосы не полностью доминируют над прямыми, промежуточный признак — волнистые волосы), масть крупного рогатого скота, окраска оперения у кур и плодов земляники, другие признаки растений, животных и человека.

При **кодоминировании** у гетерозиготных особей полностью проявляются оба аллельных гена. Классическим примером кодоминирования является взаимодействие генов у человека с четвертой группой крови (по системе АВ0).

Группы крови 0, А, В и АВ определяются геном I . Известны три разновидности этого гена: I^A , I^B , I^0 . Аллельные гены I^A и I^B полностью доминируют над I^0 , но кодоминантны по отношению друг к другу.

Ген I^A обуславливает наличие на мембранах эритроцитов антигена А, ген I^B определяет наличие другого антигена — В. Следовательно, у людей с генотипами $I^A I^A$ и $I^A I^0$ эритроциты несут только антиген А — это вторая (А) группа крови. У людей с генотипами $I^B I^B$ и $I^B I^0$ красные кровяные клетки несут только антиген В — это третья (В) группа. Человек с генотипом $I^0 I^0$ имеет первую (0) группу крови — на поверхности его эритроцитов отсутствуют антигены А и В.

У гетерозигот с генотипом $I^A I^B$ гены I^A и I^B не подавляют проявление друг друга, а кодоминируют. Каждый из них в полной мере выполняет свою функцию, поэтому эритроциты содержат оба антигена (А и В). В результате формируется новый признак — четвертая (АВ) группа крови.



Рис. 93. Окраска шерсти кроликов: а — черная; б — шиншилловая; в — гималайская; г — белая

Множественный аллелизм. Окраска семян *гороха*, наследование которой изучал Мендель, определяется двумя аллелями — доминантным и рецессивным. Но многие гены представлены не двумя, а бóльшим числом аллелей. Вы уже знаете, что ген, определяющий у *человека* группы крови (по системе АВО), существует в трех формах — I^A , I^B , I^0 . Для гена, контролирующего синтез гемоглобина, известно несколько десятков разновидностей. При этом у каждой конкретной особи имеется не более двух аллелей каждого гена, поскольку соматические клетки содержат диплоидный набор хромосом.

Явление существования гена более чем в двух аллельных формах называется **множественным аллелизмом**. Множественные аллели нередко образуют серии, в которых каждый предыдущий аллель доминантен по отношению к последующим. Например, у *кролика* известна серия аллелей: $C > c^{ch} > c^h > c^a$, где аллель C , определяющий черную окраску меха, доминирует над тремя другими: над аллелем, определяющим шиншилловую (c^{ch}), гималайскую (c^h) и белую (c^a) окраску. Аллель шиншилловой окраски, в свою очередь, доминирует над аллелем гималайской окраски, а последний доминирует над аллелем, определяющим белую окраску (рис. 93). Известны серии множественных аллелей, определяющих цвет глаз у *дрозофилы*, рисунок на листьях *белого клевера* и др.

Анализирующее скрещивание. При полном доминировании одного аллеля над другим организмы, имеющие доминантный фенотип, могут иметь разные генотипы — AA или Aa . Как определить генотип особи, обладающей доминантным признаком? Это можно сделать по результатам скрещивания исследуемой особи с рецессивной гомозиготой (aa). Такое скрещивание называется **анализирующим**.

Например, у *томатов* ген, контролирующий появление круглых плодов, полностью доминирует над геном, определяющим грушевидную форму. Нужно установить генотип растения с круглыми плодами. Введем обозначения соответствующих генов: A — круглые плоды, a — грушевидные. Исследуемое растение может иметь генотип AA или Aa . В этом случае записывают фенотипиче-

ский радикал — ту часть генотипа, которая определяет фенотип организма. В нашем случае фенотипический радикал следует записать в виде $A-$.

Скрестим исследуемую особь с рецессивной гомозиготой, т. е. с растением, имеющим грушевидные плоды.

$$P: \quad A- \quad \times \quad aa$$

 круглые грушевидные

Рассмотрим два варианта анализирующего скрещивания (рис. 91), используя два возможных генотипа исследуемого растения (AA и Aa). Потомство, полученное при анализирующем скрещивании, принято обозначать как F_a . Обратите внимание, что в первом случае в потомстве наблюдается единообразие гибридов, а во втором — расщепление 1 : 1.

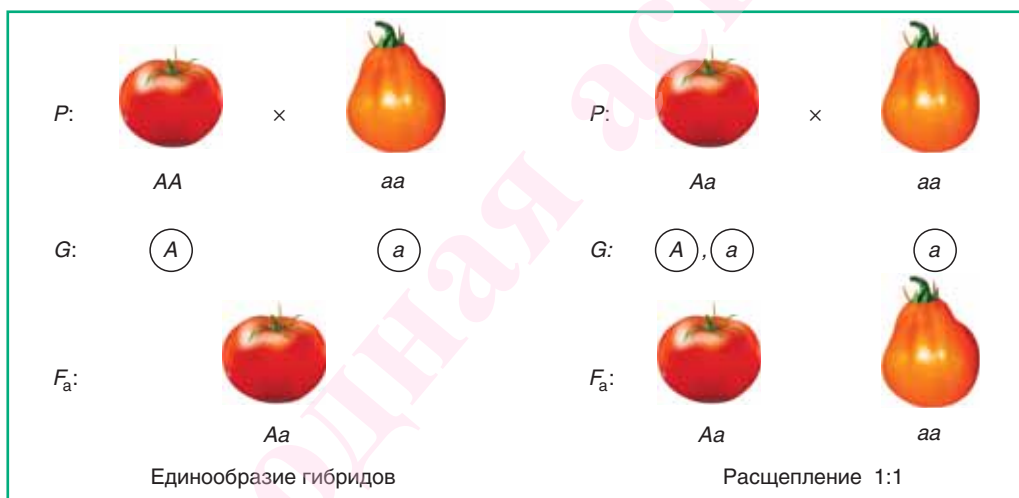


Рис. 91. Анализирующее скрещивание

Итак, если потомство, полученное при анализирующем скрещивании, является единообразным по доминантному признаку, то анализируемая особь является гомозиготной (AA). Если же в потомстве наблюдается расщепление, исследуемый организм является гетерозиготным (Aa). Значит, **анализирующее скрещивание** — это скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип, с гомозиготной рецессивной особью для выявления генотипа анализируемой особи.

- ?**
1. Какие типы взаимодействия аллельных генов вам известны?
 2. Чем полное доминирование отличается от неполного? Приведите примеры.
 3. Допустим, что у определенного вида растений широкие листья доминируют над узкими. Скрестили два гетерозиготных растения. Потомство с какими фенотипами и в ка-

ком соотношении следует ожидать, если гены, контролирующие ширину листьев, взаимодействуют по типу полного доминирования? По типу неполного доминирования?

4. Что такое кодоминирование? Какой тип взаимодействия наблюдается между генами I^A и I^B , определяющими группу крови человека? Между генами I^A и I^B ?

5. Что такое множественный аллелизм? Может ли у человека быть три аллеля, которые определяли бы группу крови (по системе АВ0)? Почему?

6. Что представляет собой анализирующее скрещивание? Как по результатам анализирующего скрещивания можно установить генотип особи, обладающей доминантным фенотипом?

7. У Ивана и Марии четверо детей. Все они имеют разные группы крови: I, II, III и IV. Определите группы крови и генотипы Ивана и Марии.

8. Окраска оперения у кур наследуется по типу неполного доминирования (черное оперение доминирует над белым, промежуточный признак — пестрое оперение). Пестрых кур скрестили с пестрыми петухами. Известно, что еще до оплодотворения погибает 70 % гамет, несущих рецессивный аллель, и 30 % гамет, несущих доминантный аллель. Определите процентное соотношение потомков со всеми возможными фенотипами.

§ 43. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков. Скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум парам альтернативных признаков, называется **дигибридным**. Если родители отличаются по многим парам альтернативных признаков, скрещивание называется **полигибридным**.

В опытах Г. Мендель скрещивал гомозиготные растения *гороха*, различающиеся одновременно по двум парам признаков, например по окраске и форме поверхности семян (рис. 94). Одни родительские растения имели желтые гладкие семена, другие — зеленые морщинистые. В первом поколении наблюдалось единообразие — все гибриды имели желтые гладкие семена. Значит, желтая окраска полностью доминирует над зеленой, а гладкая поверхность — над морщинистой.

Путем самоопыления гибридов первого поколения было получено второе поколение, в котором согласно закону расщепления проявились не только доминантные, но и рецессивные признаки. При этом наблюдались все возможные сочетания признаков семян: желтые гладкие, желтые морщинистые, зеленые гладкие и зеленые морщинистые в соотношении **9 : 3 : 3 : 1**.

Таким образом, было получено потомство четырех фенотипических классов: доминантные по обоим признакам — $\frac{9}{16}$; доминантные по первому и рецессивные по второму признаку — $\frac{3}{16}$, рецессивные по первому и доминантные по второму — $\frac{3}{16}$, рецессивные по обоим признакам — $\frac{1}{16}$ часть.

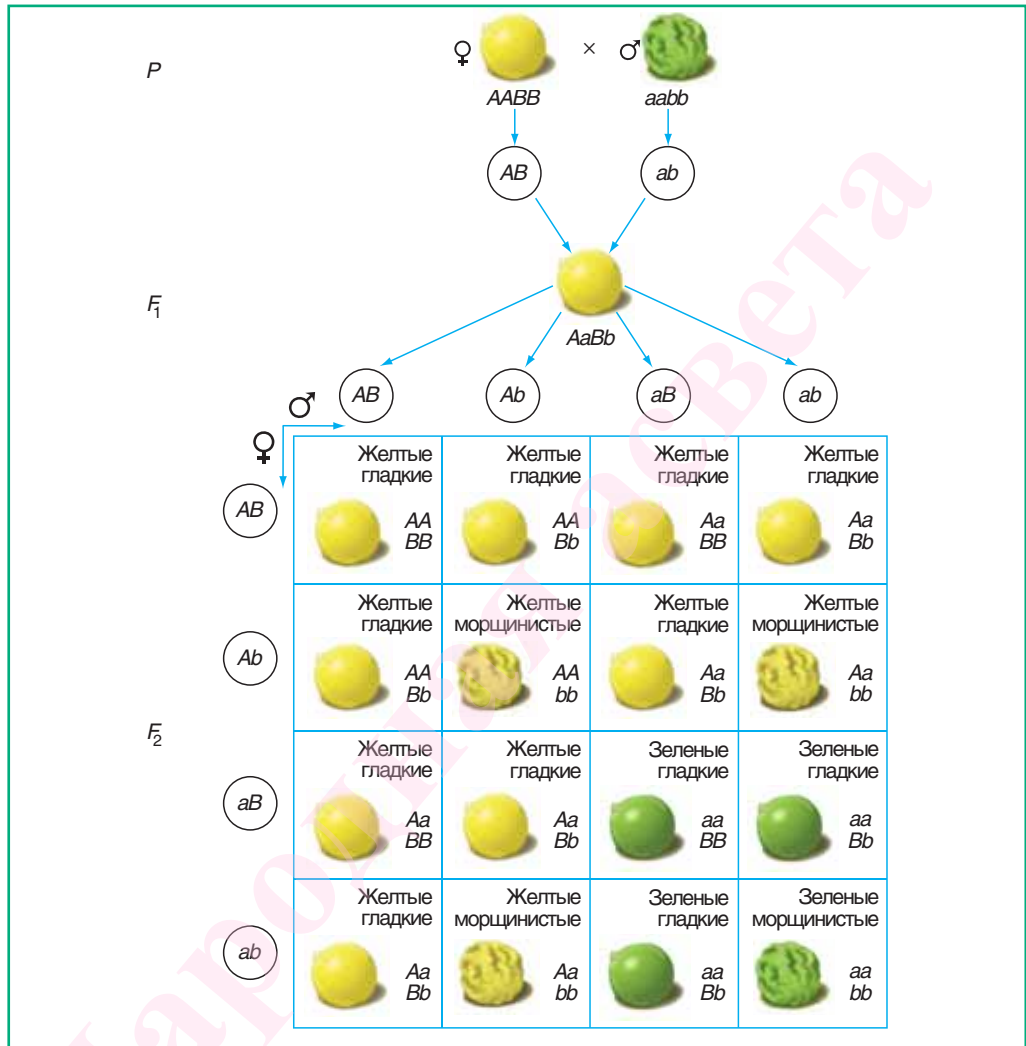


Рис. 94. Дигибридное скрещивание растений гороха, различающихся окраской и поверхностью семян (A — желтые, a — зеленые, B — гладкие, b — морщинистые)

Проанализируем наследование каждой пары альтернативных признаков в отдельности и получим следующие результаты: 12 частей семян имели желтую окраску, а 4 части — зеленую, т. е. расщепление по признаку окраски, как и при моногибридном скрещивании, составляет 3 : 1. Такая же картина наблюдается и при анализе расщепления по форме поверхности семян: 12 гладких и 4 морщинистых, т. е. 3 : 1.

Это говорит о том, что при дигибридном (а также полигибридном) скрещивании расщепление по каждой паре альтернативных признаков происходит независимо от других. Значит, дигибридное скрещивание, по сути, представляет собой два независимо идущих моногибридных скрещивания. Эта закономерность, установленная Г. Менделем, впоследствии была названа **законом независимого наследования признаков** или **третьим законом Менделя**. Его можно сформулировать следующим образом: **при скрещивании особей, отличающихся по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных сочетаниях.**

Цитологические основы закона независимого наследования признаков. В рассмотренном опыте Г. Мендель изучал наследование двух пар альтернативных признаков. Очевидно, что цвет семян и форма их поверхности определяются двумя разными парами генов. Обозначим аллель желтой окраски A , зеленой — a , гладкой формы — B , морщинистой — b .

Гены, контролирующие развитие разных пар признаков, называются **неаллельными**. Они **располагаются в разных парах хромосом или в разных участках гомологичных хромосом**. В данном случае гены, обуславливающие окраску (A и a), неаллельны по отношению к генам, определяющим поверхность семян (B и b). Предположим, что эти пары аллелей находятся в негомологичных хромосомах, т. е. в разных парах хромосом.

Родительские растения будут иметь генотипы $AABB$ и $aabb$. Особи, гомозиготные по двум парам генов, называются **дигомозиготами**. В гаметы попадает по одному гену из каждой пары. Следовательно, у каждого из дигомозиготных родителей формируется один тип гамет: у одного — AB , у другого — ab . В результате оплодотворения развивается первое поколение гибридов. Все они имеют желтые гладкие семена, что обусловлено генотипом $AaBb$. Особи, гетерозиготные по двум парам генов, называются **дигетерозиготами**. Сколько типов гамет образуют дигетерозиготные особи?

Как известно, в анафазе I мейоза гомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам клетки. При этом расхождение каждой пары хромосом происходит независимо от других пар. Негомологичные хромосомы расходятся к полюсам случайным образом, образуя различные комбинации. Значит, ген A может попасть в одну гамету с геном B или с геном b . Точно так же ген a может оказаться в одной гамете с геном B или с геном b . По этой причине дигетерозиготные особи образуют четыре типа гамет AB , Ab , aB , ab в равном соотношении — по 25 %.

Свободное сочетание таких гамет при оплодотворении приводит к образованию разных вариантов зигот, а значит, и потомков. Используя фенотипические радикалы, расщепление по фенотипу при дигибридном скрещивании (и при усло-

вии, что аллельные гены каждой пары взаимодействуют между собой по типу полного доминирования) можно записать следующим образом:

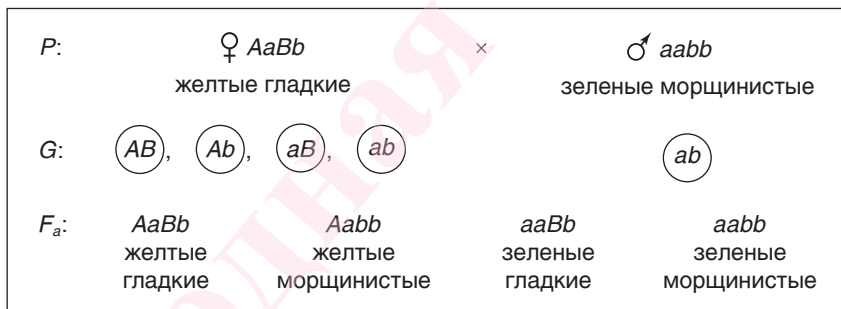
$$9 A-B- : 3 A-bb : 3 aaB- : 1 aabb.$$

Таким образом, в основе независимого наследования лежит:

1) случайное расхождение негомологичных хромосом в анафазе I мейоза, которое приводит к формированию гамет с различными комбинациями генов;

2) случайное слияние гамет при оплодотворении, что обуславливает образование разных типов зигот.

Доказать, что у дигетерозиготной особи образуются гаметы четырех типов, причем в равном соотношении, можно с помощью анализирующего скрещивания. Для этого дигетерозиготный горох, имеющий желтые гладкие семена, скрестим с рецессивной дигомозиготой. В потомстве будет наблюдаться четыре фенотипических (и генотипических) класса в соотношении $1 : 1 : 1 : 1$, т. е. по 25 %. Это свидетельствует о равновероятном формировании четырех типов гамет у исследуемого родителя.



- ?
1. Какое скрещивание называется дигибридным? Полигибридным?
 2. В чем заключается сущность закона независимого наследования? Какие цитологические основы обуславливают независимое наследование генов и соответствующих им признаков?
 3. Какое расщепление по генотипу и по фенотипу будет наблюдаться в потомстве, если дигетерозиготную особь подвергнуть анализирующему скрещиванию? Какое расщепление по фенотипу наблюдается в результате скрещивания дигетерозигот между собой?
 4. Выпишите все типы гамет, которые образуют особи с генотипами: *AAbb*, *AaBb*, *aaBb*, *AaBbDd*.
 5. Окраска цветков ночной красавицы наследуется по промежуточному типу (красные цветки доминируют над белыми, у гетерозигот цветки розовые), а высокий стебель полностью доминирует над карликовым. Скрещивают два дигетерозиготных растения. Сколько процентов растений первого поколения унаследуют: а) карликовый стебель и розовые цветки; б) высокий стебель и красные цветки; в) карликовый стебель и белые цветки; г) высокий стебель и розовые цветки?

6. У человека темный цвет волос полностью доминирует над светлым, а нормальный слух — над врожденной глухотой. У светловолосого мужчины, глухого с рождения, есть темноволосый сын с нормальным слухом и дочь со светлыми волосами, у которой проявилась наследственная глухота. Установите генотип матери этих детей. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка с фенотипом матери?

7. У хомяков коричневая окраска шерсти определяется одним доминантным геном, а абрикосовая — другим доминантным геном. Данные гены расположены в разных парах хромосом, их рецессивные аллели приводят к появлению белой окраски. Если же в генотипе хомяка присутствуют оба неаллельных доминантных гена, появляется новый признак — черная окраска. От скрещивания абрикосового самца с коричневой самкой родился детеныш с белой шерстью. Установите генотипы родительских особей. Какое потомство можно ожидать у них в дальнейшем?

§ 44. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности

Сцепленное наследование. Г. Мендель опубликовал результаты своих исследований в 1865 г., однако тогда его открытия остались незамеченными. Только в 1900 г. К. Корренс (Германия), Г. де Фриз (Голландия) и Э. Чермак (Австрия) независимо друг от друга обнаружили у разных видов растений те же закономерности наследования признаков, что и Г. Мендель. Английский генетик У. Бэтсон подтвердил законы Менделя на животных. Переоткрытие законов Менделя вызвало глубокий интерес к изучению закономерностей наследования признаков и способствовало быстрому развитию генетики.

В 1902 г. немецкий цитолог и эмбриолог Т. Бовери представил доказательства участия хромосом в процессах передачи наследственной информации. Он показал, например, что нормальное развитие *морского ежа* возможно лишь при наличии всех хромосом. Подобную связь заметил в 1903 г. и американский цитолог У. Сэттон. Так получили обоснование предположения Менделя о наследственных факторах, о наличии одинарного набора этих факторов в гаметах и двойного — в зиготах. В 1909 г. датский биолог В. Иогансен ввел понятие «ген».

В 1910 г. американский генетик Т. Морган экспериментально доказал, что гены расположены в хромосомах. Многочисленные исследования Моргана и его учеников привели к целому ряду важнейших открытий, которые легли в основу **хромосомной теории наследственности**. Одно из ее положений можно сформулировать следующим образом: **гены расположены в хромосомах в линейном порядке и занимают определенные участки — локусы, причем аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом**.

Закон независимого наследования (третий закон Менделя) справедлив в том случае, если неаллельные гены находятся в разных парах хромосом. Однако количество генов у живых организмов значительно больше числа хромосом. Например, у человека около 25 тыс. генов, а количество хромосом —



Морган Томас Хант (1866—1945) — американский биолог, один из основоположников генетики. Первым начал исследования на плодовой мушке дрозофиле. Итогом этих опытов явилась хромосомная теория наследственности. Лауреат Нобелевской премии (1933 г.).

23 пары ($2n = 46$); у плодовой мушки *дрозофилы* приблизительно 14 тыс. генов и всего 4 пары хромосом ($2n = 8$). Следовательно, каждая хромосома содержит множество генов. Будут ли гены, локализованные в одной хромосоме, наследоваться независимо? Очевидно, что нет.

Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Совместное наследование генов Т. Морган предложил называть **сцепленным наследованием** (в отличие от независимого). Каждая пара гомологичных хромосом содержит гены, контролируемые одни и те же признаки, поэтому **количество групп сцепления равно числу пар хромосом**. Например, у человека 23 группы сцепления, а у дрозофилы — 4.

Вам известно, что при независимом наследовании дигетерозиготная особь, например $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$, образует четыре типа гамет в равном соотношении, т. е. по 25 %: AB , Ab , aB и ab . Это обусловлено тем, что неаллельные гены находятся в разных парах хромосом. Если же они расположены в гомологичных хромосомах, следовало бы ожидать, что дигетерозигота $\frac{AB}{ab}$ будет производить лишь два типа гамет: 50 % AB и 50 % ab (обратите внимание на то, что сцепленные гены записываются в одну хромосому).

Однако Т. Морган обнаружил, что в большинстве случаев дигетерозиготные особи образуют не два, а четыре типа гамет. Помимо ожидаемых AB и ab формируются также гаметы с новыми комбинациями генов: Ab и aB , только в меньшем процентном соотношении. Рассмотрим один из экспериментов Т. Моргана, в котором изучалось наследование сцепленных генов у *дрозофилы*.

Если почистить фрукты или овощи и не сразу выбросить очистки либо оставить фрукты на столе на несколько дней, то можно заметить, как вокруг остатков пищи начнут роиться маленькие мушки размером около 2—3,5 мм. Это *дрозофилы* — плодовые мушки, род насекомых отряда Двукрылые (рис. 95). Обычно дрозофилы имеют красные глаза и желто-коричневую окраску брюшка. Жизненный цикл дрозофил короток: развитие от яйца до половозрелой особи при 25 °С занимает 10 дней. Небольшие размеры, высокая плодовитость, простота культивирования и ряд других особенностей на долгое время сделали дрозофилу главным объектом генетики. Не один нобелевский лауреат, кроме своего интеллекта, обязан ей своими научными достижениями.



Рис. 95. Дрозофила

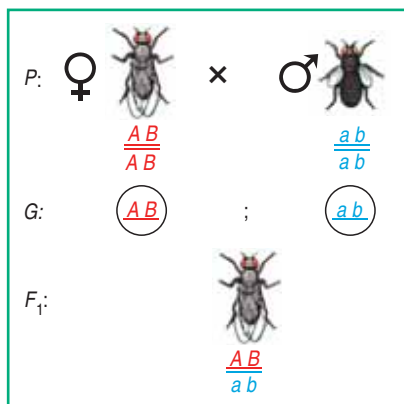


Рис. 96. Скрещивание чистых линий дрозофил

Путем скрещивания чистой линии дрозофил, имеющих серое тело и нормальные (длинные) крылья, с чистой линией, особи которой имели черное тело и зачаточные крылья, были получены гибриды первого поколения (рис. 96). Все они в соответствии с законом единообразия были серыми с нормально развитыми крыльями. Следовательно, у дрозофил серое тело (A) полностью доминирует над черным (a), а нормальные крылья (B) — над зачаточными (b). Все гибриды первого поколения — дигетерозиготы.

Затем было проведено анализирующее скрещивание (рис. 97). Дигетерозиготную самку из гибридного поколения скрестили с рецессивным дигомозиготным самцом (черное тело и зачаточные крылья). В потомстве было получено по 41,5 % особей с серым телом, нормальными крыльями и черным телом, зачаточными крыльями, а также по 8,5 % мух с серым телом, зачаточными крыльями и черным телом, нормальными крыльями.

Если бы гены, определяющие цвет тела и развитие крыльев, находились в разных парах хромосом, соотношение фенотипических классов было бы равным — по 25 %. Но этого не наблюдалось, значит, гены находятся в гомологичных хромосомах и наследуются сцепленно.

Несмотря на сцепление генов, самка $\frac{AB}{ab}$ производила не два, а четыре типа гамет. Однако гамет с исходными сочетаниями сцепленных генов формировалось намного больше ($\frac{AB}{ab}$ и $\frac{ab}{ab}$ вместе составили 83 %), чем с новыми их сочетаниями (сумма $\frac{Ab}{ab}$ и $\frac{aB}{ab}$ равна 17 %).

Было выяснено, что причиной появления хромосом с новыми комбинациями родительских генов является **кроссинговер**. Вы помните, что этот процесс происходит в про-

Затем было проведено анализирующее скрещивание (рис. 97). Дигетерозиготную самку из гибридного поколения скрестили с рецессивным дигомозиготным самцом (черное тело и зачаточные крылья).

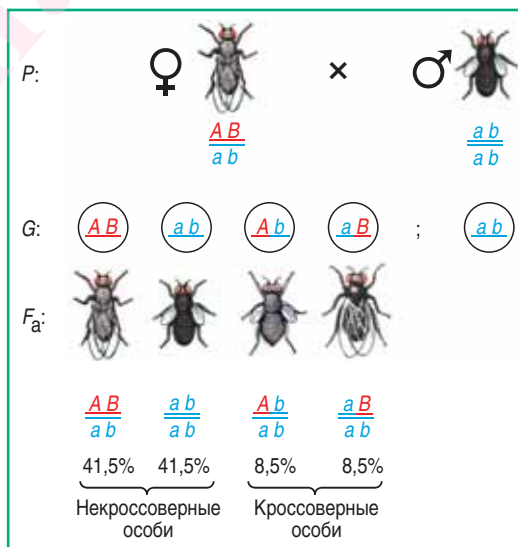


Рис. 97. Анализирующее скрещивание дигетерозиготной самки дрозофилы

фазе I мейоза и представляет собой обмен соответствующими участками между гомологичными хромосомами. Таким образом, **кроссинговер препятствует полному (абсолютному) сцеплению генов**. Гаметы, которые образуются в результате кроссинговера, и особи, которые развиваются при участии таких гамет, называются кроссоверными или рекомбинантными. В рассмотренном эксперименте гаметы \underline{Ab} и \underline{aB} являлись кроссоверными, а гаметы \underline{AB} и \underline{ab} — некроссоверными (см. рис. 97).

Кроссинговер между конкретными сцепленными генами происходит с определенной вероятностью (частотой). Для расчета частоты кроссинговера (rf , от англ. *recombination frequency* — частота рекомбинации) можно пользоваться следующей формулой:

$$rf = \frac{\text{сумма кроссоверных гамет (особей)}}{\text{общее количество гамет (особей)}} \cdot 100 \%$$

Таким образом, между генами A и B , контролирующими цвет тела и длину крыльев дрозофилы, кроссинговер происходит с частотой: $rf_{AB} = 17 \%$.

Дальнейшие исследования, проведенные Т. Морганом и его сотрудниками, показали, что **частота кроссинговера пропорциональна расстоянию между генами, расположенными в одной хромосоме**. Чем больше расстояние между сцепленными генами, тем чаще между ними происходит кроссинговер. И наоборот, чем ближе друг к другу расположены гены, тем меньше частота кроссинговера между ними. Чем объясняется эта закономерность?

В профазе I мейоза при конъюгации гомологичных хромосом образование перекрестов между хроматидами осуществляется произвольно, на любых соответствующих участках. Рассмотрим рисунок 98.

Гены A и B (или a и b) находятся сравнительно близко друг к другу. Вероятность того, что перекрест произойдет именно на участке, разделяющем эти гены, невелика. Гены A и D (или a и d) располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Поэтому вероятность того, что хроматиды перекрестятся на каком-либо участке между ними, намного выше. Значит, чем больше расстояние между генами, тем чаще они разделяются при кроссинговере.

Таким образом, частота кроссинговера позволяет судить о расстоянии между генами. В честь Т. Моргана единица измерения расстояния между генами получила название морганида или, что то же самое, сантиморганида (сМ).

Морганида (сантиморганида, сМ) — это генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико. В результате этого процесса возникают новые комбинации родительских генов, что повышает

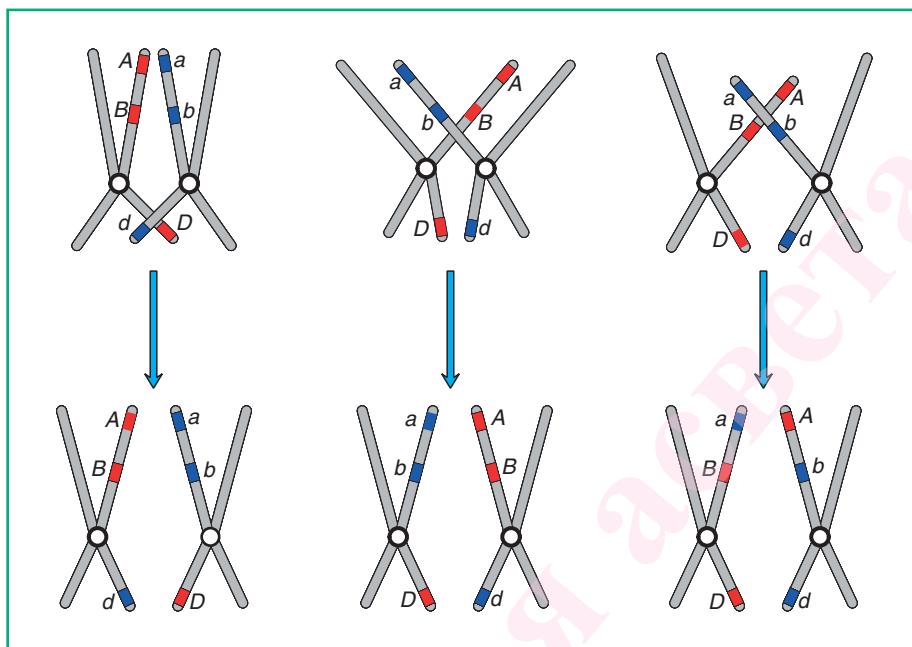


Рис. 98. Схемы различных вариантов кроссинговера между гомологичными хромосомами

генетическое разнообразие потомства и расширяет возможности адаптации организмов к различным условиям окружающей среды.

Генетические карты. Т. Морган и сотрудники его лаборатории показали, что знание частоты кроссинговера между сцепленными генами позволяет строить генетические карты хромосом. Генетическая карта представляет собой схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления, с учетом расстояний между ними (рис. 99).

Генетические карты хромосом уже составлены для человека, многих видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Наличие генетической карты свидетельствует о высокой степени изученности того или иного вида организма и представляет большой научный интерес. Такой организм является прекрасным объектом для проведения дальнейших экспериментальных работ, имеющих не только научное, но и практическое значение. В частности, знание генетических карт позволяет планировать работы по получению организмов с определенными сочетаниями признаков, что широко применяется в селекционной практике. Генетические карты хромосом человека используются в медицине для диагностики и лечения ряда наследственных заболеваний.

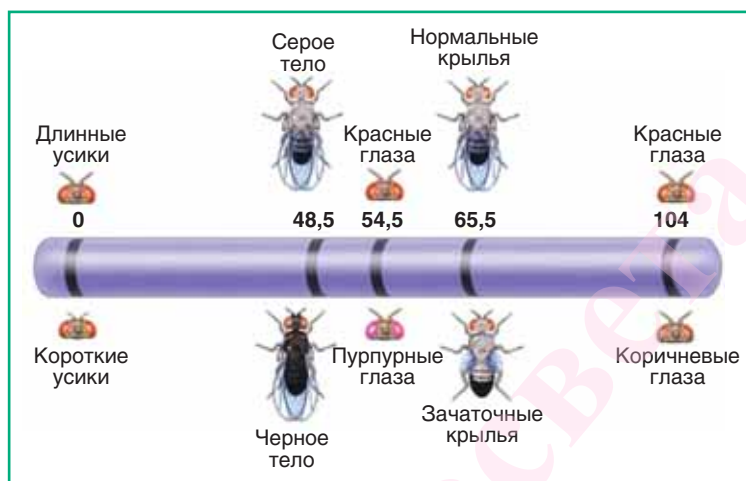


Рис. 99. Схема генетической карты второй хромосомы дрозофилы

Основные положения хромосомной теории наследственности.

1. Гены в хромосомах расположены линейно, в определенной последовательности. Аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом.

2. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Количество групп сцепления равно числу пар хромосом.

3. Сцепление генов может нарушаться в результате кроссинговера, происходящего при конъюгации гомологичных хромосом в профазе I мейоза.

4. Частота кроссинговера пропорциональна расстоянию между генами: чем больше расстояние, тем выше частота кроссинговера, и наоборот.

5. За единицу расстояния между сцепленными генами принята 1 морганида — расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

? 1. Всегда ли соблюдается III закон Г. Менделя? В каких случаях гены наследуются независимо, а в каких случаях — сцепленно?

2. Что такое группа сцепления? Чему равно количество групп сцепления в клетках разных организмов?

3. Почему частота кроссинговера между сцепленными генами зависит от расстояния между ними?

4. Что такое генетические карты хромосом? Каковы перспективы их использования?

5. Сформулируйте основные положения хромосомной теории наследственности.

6. Какие типы гамет и в каком процентном соотношении будут формировать дигетерозиготные особи $\frac{AB}{ab}$ и $\frac{Ab}{aB}$, если известно, что расстояние между генами A и B составляет 20 морганид?

7. Серый цвет тела у дрозофилы доминирует над желтым, красные глаза — над гранатовыми. Гены, отвечающие за эти признаки, локализованы в первой паре хромосом и находятся на расстоянии 44 морганиды. Скрестили чистые линии серотелых мух с гранатовыми глазами и желтотелых с красными глазами. Из полученных гибридов выбрали самку и подвергли ее анализирующему скрещиванию. Каким будет процентное соотношение фенотипических классов в потомстве?

8. У одного из видов растений рассеченные листья доминируют над цельными, а синяя окраска цветков — над розовой. В результате анализирующего скрещивания было получено потомство четырех фенотипических классов: 1) 133 растения с рассеченными листьями и синими цветками; 2) 362 растения с рассеченными листьями и розовыми цветками; 3) 127 растений с цельными листьями и розовыми цветками; 4) 378 растений с цельными листьями и синими цветками. Затем растения первого фенотипического класса скрестили с растениями второго фенотипического класса. Сколько процентов полученных гибридов будут иметь рассеченные листья и розовые цветки? Цельные листья и синие цветки?

§ 45. Генетика пола

Хромосомное определение пола. С давних времен человечество интересовал вопрос: почему у одних и тех же родителей появляются потомки разного пола и в связи с чем у большинства раздельнополых организмов наблюдается примерно одинаковое соотношение мужских и женских особей? Выдвигались сотни гипотез, но только развитие генетики и цитологии дало возможность раскрыть механизм наследования и определения пола.

Пол — это совокупность морфологических, физиологических, биохимических и других признаков организма, обеспечивающих воспроизведение себе подобных. Вспомним, что половые признаки принято делить на **первичные** (наличие половых желез определенного типа и других репродуктивных органов) и **вторичные** (фенотипические различия мужских и женских особей, непосредственно не принимающие участия в процессе размножения). Поскольку признаки определяются генами, было сделано предположение, что пол организма определяется генетически.

При исследовании кариотипов многих видов животных и человека было установлено, что у особей мужского и женского пола имеются различия в одной паре хромосом. Дальнейшие исследования показали, что эти хромосомы и определяют пол организма, в связи с чем они получили название **половых хромосом**. Все остальные пары хромосом (одинаковые у особей мужского и женского пола) были названы **аутосомами**.

В соматических клетках *человека* содержится 23 пары хромосом: 22 пары аутосом и 1 пара половых хромосом. В клетках мужского организма половые хромосомы резко отличаются по размеру и строению. Одна из них крупная,

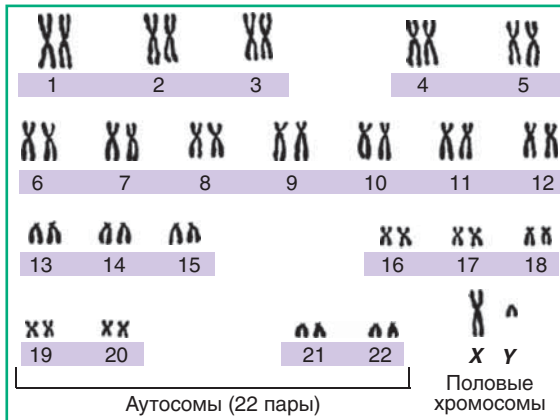


Рис. 100. Набор хромосом человека

разовании гамет в каждую из них попадает половина аутосом и одна из половых хромосом. Значит, в женском организме образуется один тип яйцеклеток: все они имеют набор хромосом $22A + X$. В мужском организме формируются два типа сперматозоидов в равном соотношении: $22A + X$ и $22A + Y$.

Если яйцеклетку оплодотворяет сперматозоид, содержащий X-хромосому, из зиготы развивается женский организм. Если в оплодотворении участвует сперматозоид с Y-хромосомой, из зиготы развивается ребенок мужского пола. Следовательно, у человека пол ребенка зависит от типа сперматозоида отца. Поскольку оба типа мужских гамет образуются с одинаковой вероятностью, в потомстве наблюдается **расщепление по полу 1 : 1**.

Так же, как у человека, происходит определение пола у большинства других *млекопитающих*, ряда *насекомых* (например, у *дрозофилы*), многих *двудомных растений*. Так, например, в соматических клетках *дрозофилы* имеется 4 пары хромосом: 3 пары аутосом и 1 пара половых хромосом (рис. 101). Хромосомный набор самок *дрозофилы* $6A + XX$, самцов — $6A + XY$.

Пол, имеющий одинаковые половые хромосомы и образующий один тип гамет, принято называть **гомогаметным**.

неравноплечая, содержит большое количество генов — это **X-хромосома** (икс) (рис. 100). Другая хромосома мелкая, напоминает букву Y и содержит сравнительно мало генов. Она названа **Y-хромосомой** (игрек). В клетках женского организма половые хромосомы одинаковые — две X-хромосомы.

Обозначив аутосомы буквой A, можно записать хромосомный набор женщины в виде $44A + XX$, мужчины — $44A + XY$. При об-

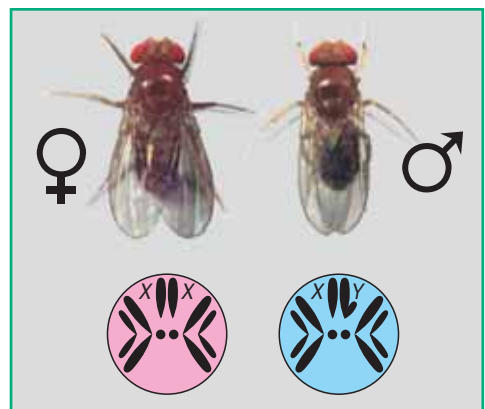


Рис. 101. Хромосомы дрозофилы

Пол, формирующий два типа гамет, называется **гетерогаметным**. При XY-типе определения пола женский пол является гомогаметным, а мужской — гетерогаметным (рис. 102).

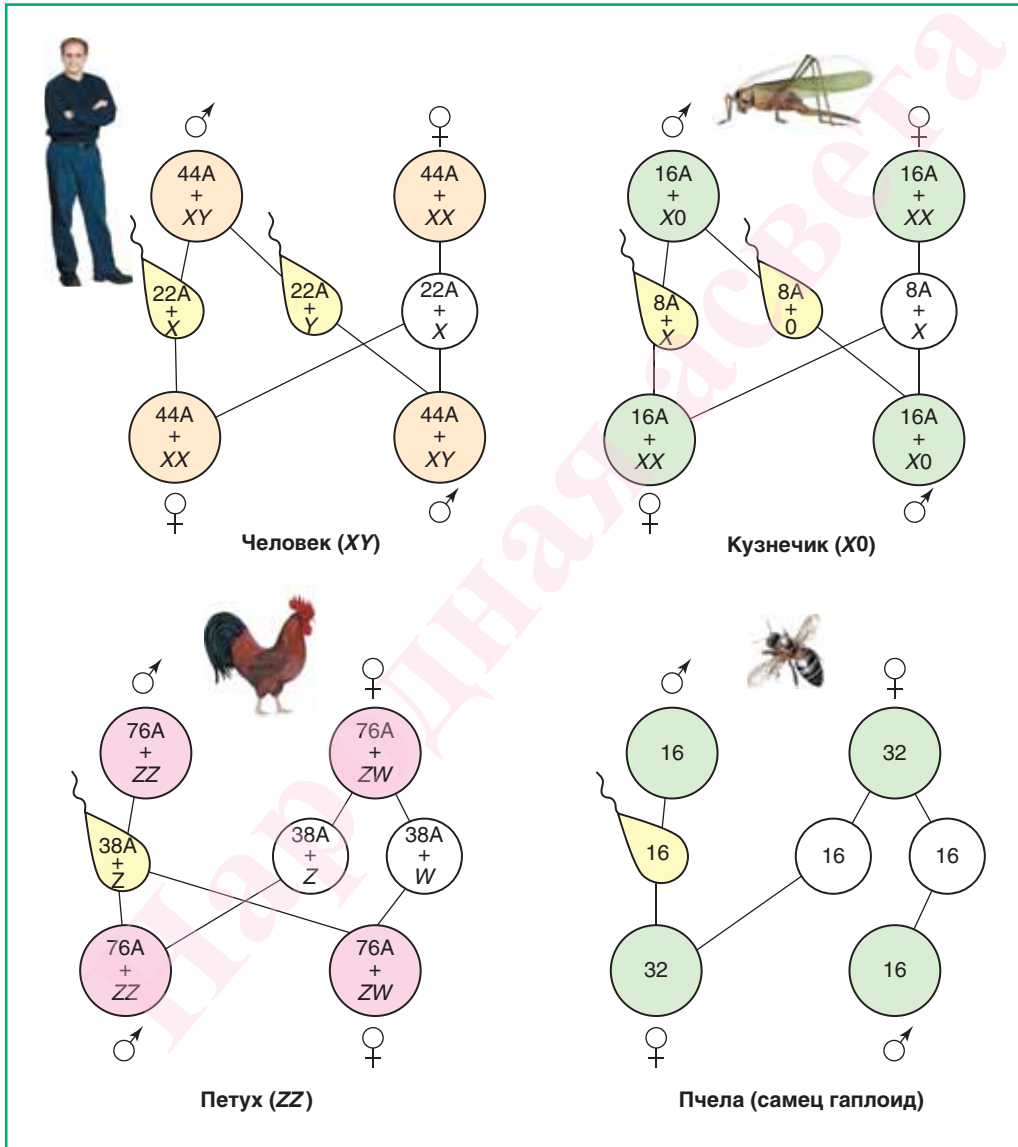


Рис. 102. Основные типы определения пола

В природе встречается и противоположный тип определения пола, при котором мужские особи являются гомогаметными, а женские — гетерогаметными. Это характерно, например, для *птиц* (см. рис. 102), многих *пресмыкающихся*, некоторых *рыб*, *земноводных*, *бабочек* (*тутовый шелкопряд*), *растений* (*земляника*). При этом половые хромосомы обозначают буквами *Z* и *W*, чтобы выделить данный тип определения пола. У самцов половые хромосомы записывают как *ZZ*, а у самок — *ZW*.

У некоторых видов живых организмов гетерогаметный пол имеет лишь одну непарную половую хромосому, в то время как гомогаметный — две одинаковые. Например, у *кузнечика* самки имеют хромосомный набор $16A + XX$, а самцы — $16A + XO$ (нулем обозначают отсутствие хромосомы). Самки являются гомогаметным полом, их яйцеклетки содержат по девять хромосом: $8A + X$. Самцы производят два типа сперматозоидов: в одних содержится также девять хромосом: $8A + X$, в других — только восемь: $8A + 0$. Следовательно, у *кузнечика* мужской пол гетерогаметен. *XO*-тип определения пола встречается и у других видов *прямокрылых*, а также у *жуков*, *пауков*, некоторых *клопов*, *круглых червей*. В случаях, когда гетерогаметным полом является женский, половые хромосомы самок записывают как *ZO*, а самцов — *ZZ*.

У *пчел*, *ос*, *муравьев* и некоторых других *перепончатокрылых* нет половых хромосом. Самки — это диплоидные организмы, которые развиваются из оплодотворенных яиц, а гаплоидные самцы — из неоплодотворенных (см. рис. 102).

Особенности наследования признаков, сцепленных с полом. Половые хромосомы содержат не только гены, определяющие пол организма, но и другие, не имеющие отношения к полу. Например, в *X*-хромосоме человека расположены гены, контролирующие свертывание крови, цветоощущение (способность различать основные цвета), развитие зрительного нерва и др. *Y*-хромосома этих генов не содержит.

Y-хромосома человека имеет небольшие размеры и соответственно содержит меньше генов, чем *X*-хромосома. Однако, помимо генов, определяющих развитие мужских половых признаков, в ней имеются и другие. Именно в *Y*-хромосоме находятся гены, определяющие наличие жестких волос на ушных раковинах, крупных зубов и некоторых других признаков. В *X*-хромосоме таких генов нет, поэтому данные признаки могут проявляться лишь у мужчин.

Признаки, которые определяются генами, расположенными в половых хромосомах, называются **признаками, сцепленными с полом**. Наследование этих признаков имеет свои особенности. Рассмотрим их на примере наследственного заболевания человека — гемофилии.

У больных гемофилией нарушен процесс свертывания крови, поэтому в результате травм или хирургического вмешательства могут возникать кровотечения, представляющие угрозу для жизни. Кроме того, у гемофиликов нередко происходят спонтанные кровоизлияния в суставы и внутренние органы.

Эта болезнь обусловлена рецессивным геном h , сцепленным с X -хромосомой. Доминантный ген H определяет у человека нормальное свертывание крови. У женщин две X -хромосомы, поэтому по признаку свертываемости крови, как и по другим признакам, сцепленным с X -хромосомой, возможны три варианта генотипа:

$\text{♀} \frac{H}{H}$ (при генной форме записи — $\text{♀} X^H X^H$) — здоровая женщина;

$\text{♀} \frac{H}{h}$ (или $\text{♀} X^H X^h$) — здоровая женщина, носительница гена гемофилии;

$\text{♀} \frac{h}{h}$ (или $\text{♀} X^h X^h$) — женщина-гемофилик.

Девочки, больные гемофилией, рождаются чрезвычайно редко: одна на 100 млн новорожденных (среди мальчиков этот показатель намного выше, в среднем 1 : 10 000). Раньше многие девочки-гемофилики умирали в подростковом возрасте в связи с началом менструаций. Хотя гемофилия и на сегодняшний день считается неизлечимой болезнью, ее течение контролируется с помощью инъекций недостающего фактора свертывания крови. Таким образом, современная медицина существенно продлевает продолжительность жизни больных гемофилией.

При записи скрещиваний Y -хромосому обозначают чертой с крючком: \rightarrow .

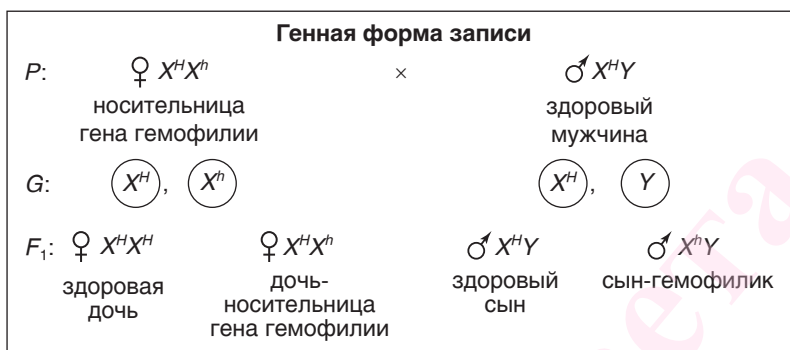
В отношении генов H или h она является «пустой». Поэтому у мужчины имеется лишь один ген, определяющий свертываемость крови. Этот ген находится в X -хромосоме и всегда проявляется в фенотипе независимо от того, является ли он доминантным или рецессивным. Таким образом, у мужчин могут быть следующие генотипы:

$\frac{H}{\rightarrow}$ (или $\text{♂} X^H Y$) — здоровый мужчина;

$\frac{h}{\rightarrow}$ (или $\text{♂} X^h Y$) — мужчина-гемофилик.

Как видно из записей генотипов, мужчины не могут являться носителями гена гемофилии и других наследственных заболеваний, сцепленных с X -хромосомой.

Рассмотрим, какое потомство может появиться у женщины-носительницы гена гемофилии и мужчины с нормальной свертываемостью крови:



Итак, среди сыновей наблюдается расщепление по генотипу и фенотипу: половина — здоровые, половина — гемофилики. Среди дочерей наблюдается расщепление по генотипу: все они здоровы, но половина — носительницы гена гемофилии. Подобная закономерность характерна и для других рецессивных признаков, сцепленных с полом. К ним относятся, например, такие наследственные заболевания, как дальтонизм, атрофия зрительного нерва, отсутствие потовых желез.

Для того чтобы родилась девочка с рецессивным признаком, сцепленным с X-хромосомой, необходимо объединение в зиготе двух рецессивных генов — от матери и от отца. Для проявления такого же признака у мальчика достаточно одного рецессивного гена, полученного от матери (т. к. отец передает сыну только Y-хромосому). Поэтому рецессивные, сцепленные с X-хромосомой признаки чаще встречаются среди мужчин. Например, в Европе дальтонизмом страдает более 6 % мужского населения, в то время как среди женщин это заболевание встречается с частотой приблизительно 0,5 %.

Генотип как целостная система. Изучая закономерности наследования признаков у организмов, вы познакомились с разными типами взаимодействия аллельных генов. В ряде случаев результатом такого взаимодействия может быть появление качественно нового признака, не определявшегося ни одним из генов в отдельности (вспомните, например, чем обусловлена IV группа крови у человека).

Однако у живых организмов известно огромное количество признаков, которые контролируются не одной, а двумя и более парами генов. Взаимодействием неаллельных генов определяются, например, рост, тип телосложения и цвет кожи у человека, окраска шерсти и оперения у многих млекопитающих и птиц, форма, величина, окраска плодов и семян растений и др. Часто наблюдается и противоположное явление, когда одна пара аллельных генов влияет сразу на несколько признаков организма. Кроме того, действие одних генов может быть изменено соседством других генов или условиями окружающей среды.

Таким образом, гены тесно связаны и взаимодействуют друг с другом. Поэтому генотип любого организма нельзя рассматривать как простую сумму отдельных генов. Генотип — это сложная целостная система взаимодействующих генов.

- ? 1. Какой набор половых хромосом характерен для соматических клеток мужчины? Женщины? Петуха? Курицы?
 ZZ, ZW, WW, XX, XY, YY .
2. Почему у большинства раздельнополых животных появляется примерно одинаковое количество потомков мужского и женского пола?
3. Яйцеклетка шимпанзе содержит 23 аутосомы. Сколькими хромосомами представлен кариотип шимпанзе?
4. Какие признаки называются сцепленными с полом? Каковы особенности наследования этих признаков?
5. Докажите, что генотип живого организма представляет собой целостную систему.
6. Дальтонизм — рецессивный признак, сцепленный с X-хромосомой. В семье, где мать обладает нормальным цветоощущением, родилась дочь-дальтоник. Установите генотипы родителей. Какова вероятность рождения у них здорового сына?
7. У полярной совы оперенные ноги доминируют над голыми. Этот признак контролируется аутосомными генами. Длинные когти — доминантный признак, который определяется геном, локализованным в Z-хромосоме. Самку с оперенными ногами скрестили с самцом, имеющим длинные когти и оперенные ноги. В результате получили потомство с различным сочетанием всех фенотипических признаков. Какова вероятность (%) появления среди потомства самца с голыми ногами и короткими когтями?
8. У одного из видов бабочек гетерогаметным полом является женский. Проведено скрещивание красного самца, имеющего булавовидные усики, с желтой самкой с нитевидными усиками. Половину потомства составили желтые самцы с нитевидными усиками, другую половину — красные самки с нитевидными усиками. Как наследуются окраска тела и тип усиков? Какие признаки доминируют? Установите генотипы скрещиваемых форм и их потомства.

§ 46. Изменчивость организмов, ее типы. Модификационная изменчивость

Роль генотипа и условий среды в формировании признаков. Изучая закономерности наследования признаков, мы убедились, что фенотип определяется генотипом. В ряде случаев признак действительно формируется только под влиянием генотипа и не зависит от условий среды, в которых развивается организм. Например, у человека, имеющего в генотипе гены I^A и I^B , независимо от условий жизни формируется IV группа крови. В то же время рост, масса тела, количество эритроцитов в крови и многие другие признаки зависят еще и от условий окружающей среды.



Рис. 103. Равнинная и горная формы одуванчика

В 1895 г. французский ботаник Г. Бонье провел следующий опыт: разделил молодое растение *одуванчика* на две части и стал выращивать их в разных условиях — на равнине и высоко в горах. Первое растение достигло нормальной высоты, а второе оказалось карликовым (рис. 103). Этот опыт показывает, что на формирование фенотипа (т. е. признаков) оказывает влияние не только генотип, но и условия окружающей среды. Поэтому организмы, имеющие одинаковые генотипы (например, монозиготные близнецы), могут отличаться друг от друга по фенотипу.

Из данного опыта вытекает и другой вывод: каждый организм, развиваясь в определенных условиях освещенности, влажности, температуры и т. д., испытывает на себе действие факторов среды и способен изменяться под их влиянием.

Различают ненаследственную (модификационную) и наследственную (генотипическую) изменчивость.

Модификационная изменчивость — это изменение фенотипа под действием факторов окружающей среды, происходящее без изменения генотипа.

Различные признаки организма в разной степени меняются под влиянием внешних условий. Одни из них очень пластичны и изменчивы, другие менее изменчивы, третьи могут быть изменены условиями среды в очень малой степени. Некоторые признаки практически не изменяются.

Например, если мы внимательно рассмотрим форму отдельных цветков и соцветий (корзинок) одуванчиков, а также форму листьев и измерим их величину, то обнаружим, что размеры и форма цветков изменяются мало. В большей степени варьирует величина корзинок. В то же время длина листьев и их форма существенно различаются даже в пределах одного растения. Замечено, если формирование листьев шло при более низкой температуре, то они мельче и листовая пластинка имеет большие вырезы. Напротив, при более высокой температуре формируются более крупные листья с небольшими вырезами.

Однако при какой бы температуре ни шло формирование листьев, мы не найдем среди них ни слишком маленьких (несколько миллиметров), ни слишком больших (более 40 см). Значит, под влиянием среды признаки могут изменяться только в определенном диапазоне. Пределы модификационной изменчивости признака называют его **нормой реакции**. Одни признаки, например длина листьев, высота растений, масса тела животных, удойность *крупного рогатого скота*, яйценоскость *кур*, обладают широким нормой реакции. Другие, например величина цветков и их форма, окраска семян, цветков и плодов, масть животных, жирность молока, — более узкой нормой реакции.

Еще одним примером, иллюстрирующим влияние внешней среды на проявление признаков, служит изменение окраски шерсти у *гималайских кроликов*. Обычно при 20 °С шерсть у них на всем теле белая, за исключением черных ушей, лап, хвоста и мордочки. При 30 °С кролики вырастают полностью белыми. Если же у гималайского кролика сбрить шерсть на боку или спине и содержать его при температуре воздуха ниже 2 °С, то вместо белой шерсти вырастет черная. Если сбрить шерсть на ухе, то и при обычной температуре там снова вырастет черная шерсть. Следовательно, для каждой области тела у кролика есть свой температурный порог (рис. 104). Эти наблюдения объясняют, почему гималайские кролики рождаются полностью белыми: их эмбриональное развитие происходит в условиях высокой температуры.

Возникновение модификаций в основном связано с тем, что условия окружающей среды влияют на активность ферментов, а значит, могут в определенной мере изменять интенсивность и ход протекания процессов обмена веществ в организме.

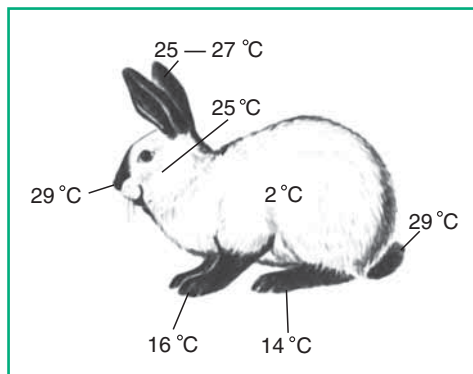


Рис. 104. Карта температурных порогов пигментации шерсти у гималайского кролика

Модификационная изменчивость характеризуется рядом особенностей, важнейшими из которых являются следующие.

1. Модификации часто носят обратимый характер, т. е. со сменой внешних условий у особей меняется степень выраженности тех или иных признаков. Например, у взрослого человека в зависимости от питания и образа жизни изменяется масса тела, у *коров* могут изменяться удои, у *кур* — яйценоскость.

2. В большинстве случаев модификации носят адекватный характер, т. е. степень выраженности признака находится в прямой зависимости от интенсивности и продолжительности действия того или иного фактора. Например, чем больше времени человек проводит под прямыми солнечными лучами, тем больше меланина синтезируется в открытых участках кожи и соответственно темнее ее цвет. Поэтому модификационную изменчивость еще называют определенной.

3. Модификации носят адаптивный (приспособительный) характер. Это означает, что в ответ на изменившиеся условия среды у особи проявляются такие фенотипические изменения, которые способствуют ее выживанию. Например, у человека, оказавшегося высоко в горах, увеличивается содержание эритроцитов в крови, чтобы обеспечить клетки тела кислородом.

4. Одним из основных свойств модификаций является их массовость. Это выражается в том, что один и тот же фактор вызывает примерно одинаковые изменения у особей, сходных генотипически. Поэтому модификационную изменчивость называют групповой. Например, при перемещении *овец* в более холодные условия у всех особей шерсть становится более густой.

5. Так как при модификационной изменчивости генотип не затрагивается, то модификации не наследуются. Наследуется только норма реакции, поскольку она обусловлена генотипом.

Таким образом, признаки и свойства организмов генетически predeterminedены и могут изменяться под влиянием среды без изменения генотипа только в пределах нормы реакции.

Статистический анализ модификационной изменчивости. Признаки организмов подразделяются на качественные (цвет глаз и волос у человека, масть животных, окраска семян и др.) и количественные (рост человека, масса тела животных, высота стебля и размер листьев растений и др.). Для характеристики степени изменчивости количественных признаков применяют статистические методы — построение вариационного ряда и вариационной кривой. Например, количество колосков в сложных колосьях *пшеницы* одного сорта варьирует в широких пределах. Если расположить колосья по возрастанию количества колосков, то получится **вариационный ряд** изменчивости данного признака, состоящий из отдельных вариантов. Частота встречаемости отдель-

ной варианты в вариационном ряду неодинакова: наиболее часто встречаются колосья со средним числом колосков и реже — с большим и меньшим.

Число колосков в колосе, v	14	15	16	17	18	19	20
Количество колосьев, p	2	7	22	32	24	8	5

Распределение вариантов в этом ряду можно изобразить графически (рис. 105). Для этого на оси абсцисс откладывают значения вариантов (v) в порядке их увеличения, на оси ординат — частоту встречаемости каждой варианты (p). Графическое выражение изменчивости признака, отражающее как размах вариаций, так и частоты встречаемости отдельных вариантов, называют **вариационной кривой**.

Чтобы дать объективную характеристику изменчивости признака, нужно изучить большое количество особей, так как статистические закономерности — это закономерности больших чисел.

Значение модификационной изменчивости. Модификационная изменчивость обеспечивает сравнительно быстрое формирование в ходе онтогенеза приспособлений организма к изменяющимся условиям внешней среды, способствуя тем самым выживанию особей. Следовательно, модификации являются важнейшим фактором нормального протекания индивидуального развития живого организма.

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, так как позволяет предвидеть и заранее планировать многие показатели. В частности, создание оптимальных условий для реализации генотипа дает возможность добиться высокой продуктивности животных и растений.

- ?
1. Какова роль генотипа и условий среды в формировании фенотипа? Приведите примеры.
 2. Что представляет собой модификационная изменчивость? Приведите примеры.
 3. Что такое норма реакции? Докажите на конкретных примерах справедливость утверждения о том, что наследуется не сам признак, а его норма реакции.
 4. Охарактеризуйте основные свойства модификаций. Почему ненаследственную изменчивость также называют групповой? Определенной?
 5. Какие статистические методы применяются для анализа изменчивости количественных признаков?

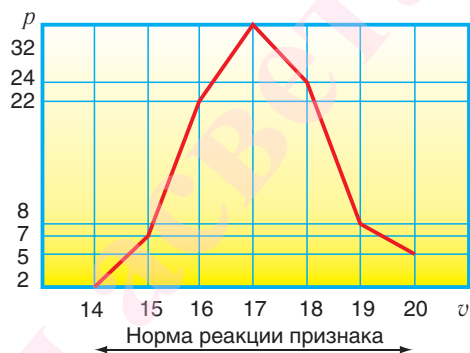


Рис. 105. Вариационная кривая числа колосков в сложных колосьях пшеницы

6. Насколько важно на практике знать норму реакции признаков у растений, животных и человека?
7. Если примулу, которая в обычных условиях имеет красные цветки, перенести в оранжевую с температурой 30—35 °С и повышенной влажностью, новые цветки на этом растении будут уже белыми. Если это растение вернуть в условия относительно низкой температуры (15—20 °С), оно вновь начинает цвести красными цветками. Чем это можно объяснить?
8. Почему на птицефабриках световой день у кур-несушек искусственно продлевают до 20 ч, а у петушков-бройлеров — сокращают до 6 ч в сутки?

§ 47. Генотипическая изменчивость

Выделяют два типа генотипической (наследственной) изменчивости: комбинативную и мутационную.

Комбинативная изменчивость. Известно, что дети обычно похожи на своих родителей, однако никогда не являются их точными копиями. Кроме того, дети одних и тех же родителей могут заметно отличаться. В чем причина таких различий? С одной стороны, некоторые из них могут объясняться разными условиями, в которых происходило развитие организмов. С другой, причиной может быть возникновение у потомства новых сочетаний (комбинаций) родительских генов. Такая изменчивость называется **комбинативной**.

Источниками комбинативной изменчивости служат три процесса.

1. Кроссинговер, происходящий в профазе I мейоза.
2. Независимое расхождение хромосом в анафазе I мейоза. Именно независимое комбинирование хромосом является основой третьего закона Менделя.
3. Случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Первые два процесса обеспечивают образование гамет с разными комбинациями генов. Случайное слияние гамет приводит к образованию зигот с различными сочетаниями генов обоих родителей. В результате у гибридов появляются новые комбинации родительских признаков, а также новые признаки, которых не было у родителей. Структура генов при этом не изменяется.

Одним из примеров комбинативной изменчивости может служить рождение детей с I или IV группой крови у гетерозиготных родителей, имеющих II и III группы крови (у потомков появляются новые признаки, отличные от родительских). Другим примером может быть появление мух с серым телом и зачаточными крыльями, с черным телом и нормальными крыльями при скрещивании дигетерозиготной *дрозофилы* (серое тело, нормальные крылья) с черным самцом, имеющим зачаточные крылья. В данном случае у потомства вследствие кроссинговера возникают новые сочетания признаков родителей.

Таким образом, комбинативная изменчивость — важнейший источник разнообразия живых организмов и их возможности к адаптации.

Мутационная изменчивость. Причиной этого типа изменчивости являются **мутации** — наследуемые изменения генетического материала организмов. Практически любое изменение структуры генов, строения или количества хромосом, при котором клетка сохраняет способность к самовоспроизведению, обуславливает наследственные изменения признаков организма. Процесс возникновения мутаций получил название **мутагенеза**, а организмы, изменившие свой фенотип в результате мутации, называются **мутантами**.

Впервые термин «мутация» был предложен голландским ученым Г. де Фризом в классическом труде «Мутационная теория» (1901—1903), основные положения которого до сих пор не утратили своего значения.

1. Мутации (в отличие от модификаций) не развиваются постепенно, а возникают внезапно, скачкообразно. Они не образуют непрерывных рядов изменчивости, не имеют нормы реакции.

2. Мутации наследуются.

3. Мутации ненаправленны (неопределенны) — измениться может любой элемент наследственного материала клетки (ген, хромосома, хромосомный набор в целом), причем нельзя с достоверностью предсказать, какие именно генетические структуры будут затронуты, каким образом произойдут изменения и к каким последствиям для клетки (и организма) это приведет.

4. Мутации не носят массовый характер, а проявляются индивидуально.

5. Сходные мутации могут возникать неоднократно.

Физические, химические и биологические факторы, воздействие которых на живые организмы приводит к появлению мутаций, называются **мутагенными факторами** или **мутагенами**. Физическими мутагенами являются все виды ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны), ультрафиолетовое излучение, очень высокая или низкая температура и др. Химическим мутагенам относятся многие вещества, например формалин, колхицин, кофеин, некоторые пищевые консерванты и пестициды, компоненты табачного дыма, лекарственных препаратов. Биологическими мутагенами являются вирусы и токсины, выделяемые паразитами, плесневыми грибами и др.

Существует много подходов к классификации мутаций.

• По происхождению различают спонтанные и индуцированные мутации.

Спонтанные мутации возникают самопроизвольно на протяжении всей жизни организма в нормальных для него условиях окружающей среды. **Индукцированными** называют мутации, искусственно вызванные при помощи мутагенных факторов в экспериментальных условиях. Индуцированные мутации возникают во много раз чаще, чем спонтанные.

• По уровню изменения генетического материала мутации подразделяют на генные, хромосомные и геномные.

Генные мутации — это изменения нуклеотидной последовательности ДНК в пределах одного гена вследствие вставки, выпадения или замены ну-

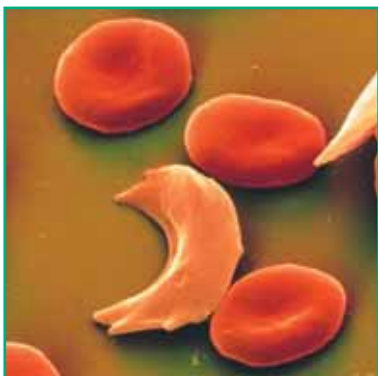


Рис. 106. Нормальная и серповидная форма эритроцитов

клеотидов. Такие изменения воспроизводятся в структуре иРНК и часто приводят к изменению последовательности аминокислот синтезируемых белков. Это самый распространенный тип мутаций и важнейший источник наследственной изменчивости организмов.

Например, у человека замена определенного нуклеотида в гене, кодирующем цепь гемоглобина, приводит к замене в этом белке одной аминокислоты (глутаминовой) на другую (валин). Изменение структуры гемоглобина ведет к тому, что эритроциты вместо округлой формы приобретают серповидную (рис. 106) и теряют способность к транспорту кислорода.

Это заболевание носит название серповидноклеточной анемии.

Хромосомные мутации — это изменения структуры хромосом. Различают внутривхромосомные и межхромосомные мутации.

К внутривхромосомным мутациям относят: выпадение участка хромосомы (делеция), двукратный или многократный повтор фрагмента хромосомы (дупликация), поворот участка хромосомы на 180° , из-за чего гены этого участка располагаются в обратной последовательности (инверсия) (рис. 107).

К межхромосомным мутациям относят обмен участками между двумя негомологичными хромосомами (транслокация).

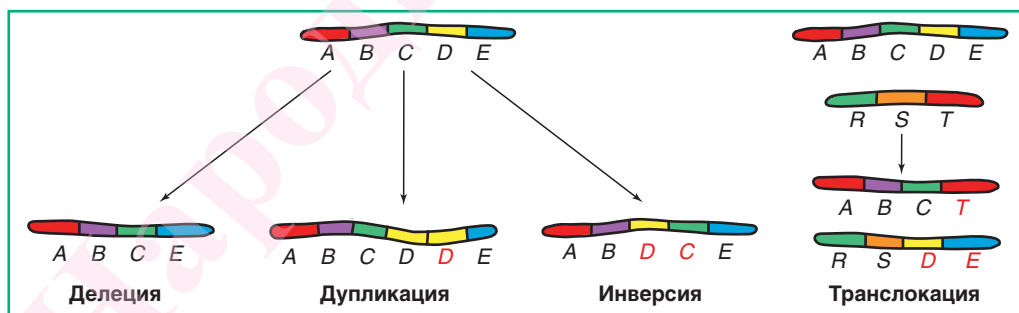


Рис. 107. Схемы хромосомных мутаций

Геномные мутации — это изменение количества хромосом в клетках. В основе таких нарушений лежит нерасхождение хромосом к полюсам клеток при мейозе или митозе. Это может быть вызвано действием различных факторов на нити веретена деления. Среди геномных мутаций выделяют полиплоидию и гетероплоидию.

Полиплоидия — это увеличение числа хромосом в клетках, кратное гаплоидному набору. При полиплоидии возникают триплоидные ($3n$), тетраплоидные ($4n$), гексаплоидные ($6n$), октаплоидные ($8n$) клетки и т. д. Полиплоидия распространена главным образом у растений. Полиплоидные формы имеют более крупные листья, цветки, плоды и семена, отличаются повышенной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды (рис. 108).

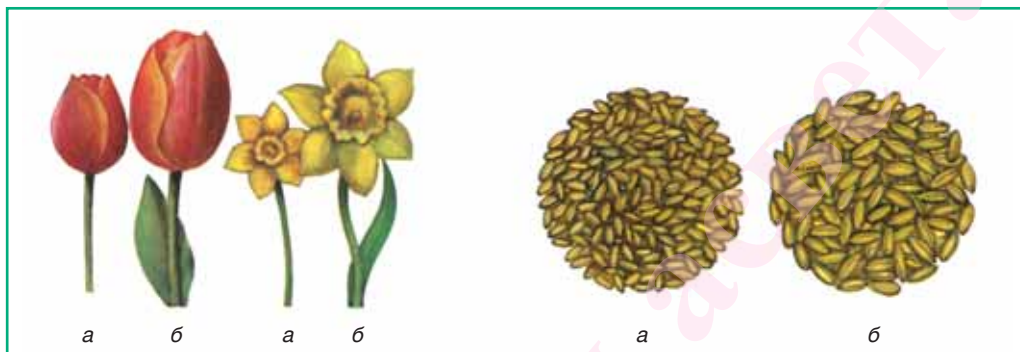


Рис. 108. Диплоидные (а) и тетраплоидные (б) формы тюльпана, нарцисса и зерновок ржи

Гетероплоидия (анеуплоидия) — это изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору. Гетероплоидия наблюдается, если во время митоза или мейоза отдельные гомологичные хромосомы не расходятся или теряются. В результате могут возникать половые клетки с лишними хромосомами или, наоборот, с нехваткой определенных хромосом.

При слиянии таких гамет с нормальными половыми клетками могут образоваться зиготы с наборами: $2n + 1$ (трисомия), $2n - 1$ (моносомия) и др. Например, люди с синдромом Дауна являются трисомиками по 21-й хромосоме, поскольку имеют в клетках одну лишнюю хромосому из 21-й пары. Если отсутствует пара гомологичных хромосом, мутацию называют нуллисомией ($2n - 2$). Известны мутации, при которых в наборе содержится несколько лишних гомологичных хромосом: тетрасомия ($2n + 2$), пентасомия ($2n + 3$) и т. д.

- В зависимости от того, в каких клетках произошли мутации, их подразделяют на соматические и генеративные. **Соматические** мутации происходят в соматических клетках. Они могут проявляться у самой особи и передаваться потомству при вегетативном размножении. **Генеративные** мутации происходят в половых клетках и передаются при половом размножении.

- По влиянию на жизнеспособность и плодовитость особей различают следующие типы мутаций. **Летальные** мутации приводят к гибели организма (на-

пример, у человека отсутствие X-хромосом в наборе вызывает гибель плода на третьем месяце эмбрионального развития). **Полулетальные** мутации снижают жизнеспособность мутантов (гемофилия, врожденная форма сахарного диабета и др.). **Нейтральные** мутации не оказывают существенного влияния на жизнеспособность и плодовитость особей (появление веснушек). **Полезные** мутации повышают приспособленность организмов к условиям среды (мутации, обуславливающие невосприимчивость к определенным возбудителям заболеваний — ВИЧ, малярийному плазмодию и др.).

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Выдающийся русский ученый Н. И. Вавилов изучал разнообразие и происхождение культурных растений. Он установил важную закономерность, известную под названием **закона гомологических рядов наследственной изменчивости**. Сущность этого закона заключается в том, что **виды и роды, близкие генетически, связанные единством происхождения, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Зная, какие формы изменчивости встречаются у одного вида, можно предвидеть нахождение сходных форм у других видов.**

Фактами, подтверждающими этот закон, являются случаи альбинизма у позвоночных, гемофилии, наследственных форм катаракты (помутнение хрусталика) и сахарного диабета у человека и других млекопитающих, отсутствие остей в соцветиях, черная окраска зерен злаковых культур и т. д. Появление сходных мутаций объясняется общностью генотипов. Чем больше степень эволюционного родства рассматриваемых организмов, тем больше сходства наблюдается в рядах наследственной изменчивости.

Закон Н. И. Вавилова имеет большое практическое значение для селекции и сельского хозяйства, поскольку прогнозирует наличие определенных форм изменчивости у растений и животных. Зная характер изменчивости у одного или нескольких близких видов, можно целенаправленно искать формы, еще неизвестные у данного вида, но уже открытые у родственных ему форм. Благодаря закону гомологических рядов медицина и ветеринария получили возможность переносить знания о механиз-



Вавилов Николай Иванович (1887—1943) — русский ботаник, генетик, растениевод, географ. Сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Создал учение о центрах происхождения культурных растений. Провел серию экспедиций по 40 странам, собрав уникальную коллекцию сортов культурных растений, которая по сей день является основой для селекционных работ.

мах развития, течения и способах лечения заболеваний одних видов (в частности, человека) на другие, близкородственные.

Значение генотипической изменчивости. Мутации как источники наследственной изменчивости являются важнейшим фактором эволюции, обеспечивающей адаптацию популяций и видов к изменяющимся условиям среды.

Генотипическая изменчивость лежит в основе практической селекции при создании новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Так, в настоящее время практически все мировое производство антибиотиков основано на использовании высокопродуктивных штаммов микроорганизмов, полученных под действием мутагенов. Использование мутагенов в селекции растений позволило получить новые, более продуктивные и лучше приспособленные к условиям среды, сорта *пшеницы, ржи, ячменя, гороха* и других культур.

- ?** 1. Что такое комбинативная изменчивость? Приведите примеры. Назовите источники комбинативной изменчивости.
2. Дайте определение понятиям «мутация», «мутагенез», «мутаген». На какие группы принято делить мутагены? Приведите примеры.
3. Охарактеризуйте основные типы генных, хромосомных и геномных мутаций.
4. Какие типы мутаций выделяют по происхождению? По типу мутировавших клеток? По влиянию на жизнеспособность и плодовитость организмов?
5. В чем состоит принципиальное различие между комбинативной и мутационной изменчивостью? Чем отличается мутационная изменчивость от модификационной?
6. В чем суть и практическое значение закона гомологических рядов наследственной изменчивости?
7. У пшеницы-однозернянки гаметы содержат по 7 хромосом. Сколько хромосом содержится в соматических клетках мутантов пшеницы-однозернянки, если к возникновению мутантной формы привела нуллисомия? Моносомия? Триплоидия? Трисомия? Тетраплоидия? Тетрасомия?
8. Черная окраска шерсти у кошек доминирует над рыжей, гетерозиготные кошки обладают черепаховой окраской — черные пятна чередуются с рыжими. Гены, контролирующие цвет шерсти, расположены в X-хромосоме. Теоретически коты, т. е. самцы, с черепаховой окраской не должно быть (почему?), однако иногда они рождаются. Как объяснить это явление? Как вы считаете, какие еще особенности (кроме необычной окраски) характерны для черепаховых котов?

§ 48. Особенности наследственности и изменчивости человека

Основные закономерности наследственности и изменчивости, установленные для организмов, универсальны, следовательно, справедливы и для **человека**. Однако как объект генетических исследований, человек имеет свои особенности.

Для людей невозможно экспериментально получать мутации, не применим гибридологический метод. Кроме того, генетический анализ усложняется рядом

факторов: большим числом хромосом, малым количеством потомков в семье, медленной сменой поколений (одно поколение — в среднем 30 лет), широким генотипическим и фенотипическим полиморфизмом (разнообразием) и т. д.

Вместе с тем благодаря точному анализу выборок из большого количества брачных пар, возможности учета семей с интересующими признаками, экспериментам над соматическими клетками человека, разработке новейших методов работы с ДНК и многому другому генетика человека в последние годы достигла значительных успехов.

В современной генетике человека используются как классические методы исследований (генеалогический, близнецовый, цитогенетический, популяционно-статистический, дерматоглифический), так и новые — биохимические и молекулярно-генетические.

Генеалогический метод основан на построении и изучении родословных. С помощью этого метода можно выяснить, наследуются ли изучаемые признаки, установить тип наследования (доминантный или рецессивный, сцепленный с полом или аутосомный) и тип взаимодействия генов. Генеалогический метод используется для диагностики наследственных заболеваний и медико-генетического консультирования.

С помощью генеалогического метода доказан наследственный характер многих признаков и заболеваний. Классическим примером рецессивного, сцепленного с X-хромосомой заболевания является гемофилия, наследование которой четко прослеживается по родословным семей, царствовавших в Европе (рис. 109). Аналогичный тип наследования имеют атрофия зрительного нерва и дальтонизм. Примерами доминантных заболеваний, сцепленных с X-хромосомой, могут быть гипоплазия (истончение) эмали зубов, а также наследственная форма рахита, которая не лечится витамином D.

К заболеваниям с аутосомно-доминантным типом наследования относятся полидактилия (шестипалость), брахидактилия (короткопалость), ахондроплазия (карликовость) и др. Многие заболевания человека имеют аутосомно-рецессивный тип наследования (фенилкетонурия, альбинизм, наследственные формы сахарного диабета и др.).

Близнецовый метод состоит в сравнительном изучении развития признаков у близнецов. Впервые он был предложен английским антропологом и психологом Ф. Гальтоном в 1875 г. Данный метод позволяет определить вклад генетических факторов и условий среды (климат, питание, образ жизни и т. д.) в развитие конкретных фенотипических признаков человека.

При использовании близнецового метода проводится сравнение монозиготных (однойцевых) близнецов как друг с другом, так и с дизиготными (разнойцевыми) близнецами и с общей популяцией.

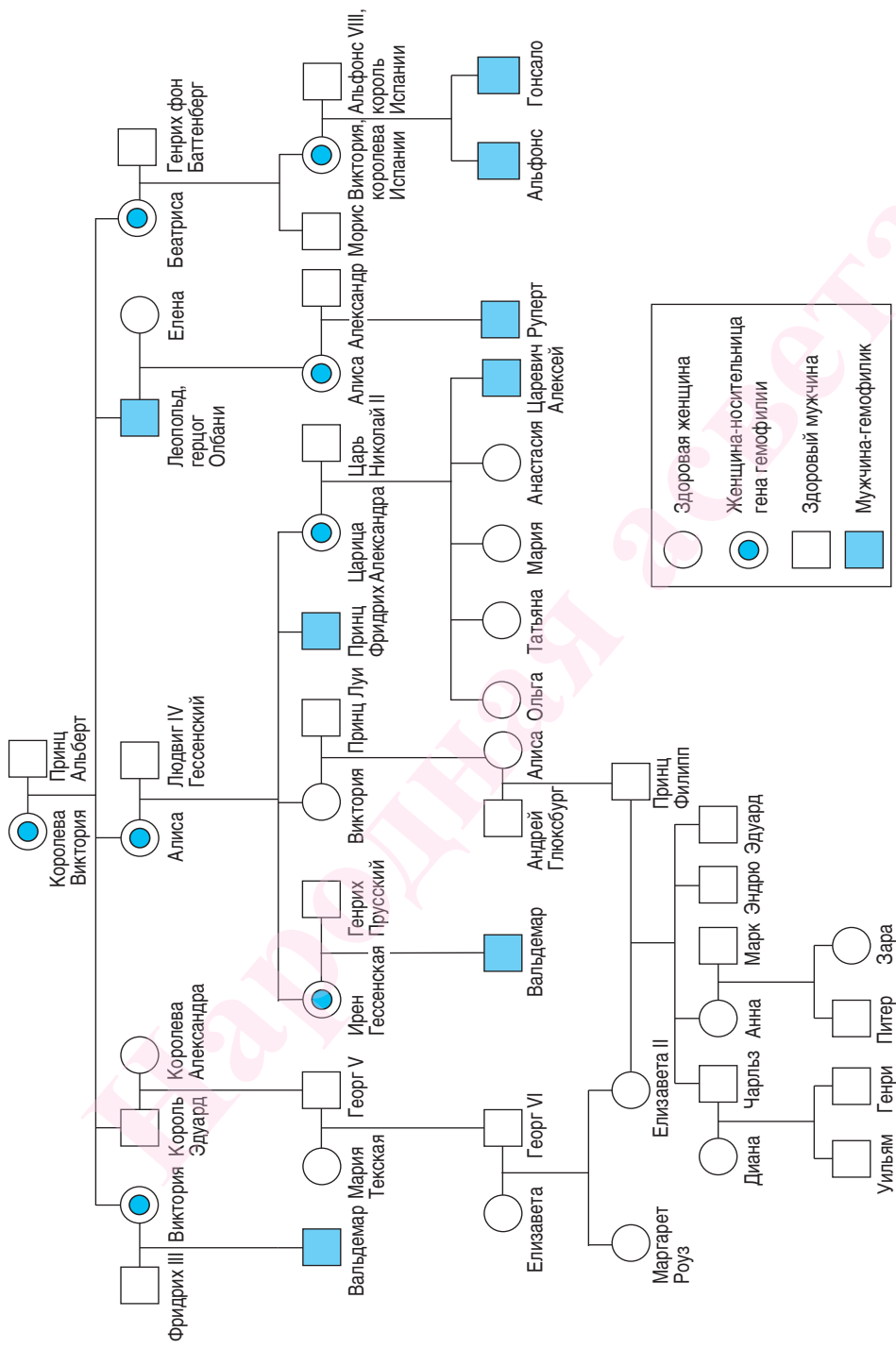


Рис. 109. Генеалогическое древо семей, царствовавших в Европе, иллюстрирующее наследование гемофилии

Монозиготные близнецы развиваются из одной зиготы, на стадии дробления давшей начало двум или более эмбрионам. С генетической точки зрения они идентичны, так как обладают одинаковым генотипом. Соответственно, они очень похожи внешне, всегда одного пола, имеют одинаковую группу крови, одинаковые отпечатки пальцев и т. п.

Дизиготные близнецы развиваются в том случае, если одновременно произошло оплодотворение двух разных яйцеклеток двумя сперматозоидами. Соответственно, такие близнецы имеют различные генотипы и сходны между собой не более чем обычные братья и сестры. В среднем частота рождения близнецов составляет около 1 %, из них $\frac{2}{3}$ приходится на разнояйцевых.

Цитогенетический метод основан на микроскопическом изучении хромосом. В 1956 г. шведские цитологи Д. Тио и А. Леван установили, что у человека 46 хромосом (см. рис. 100), что положило начало широкому изучению хромосом человека.

В 1959 г. была установлена хромосомная природа синдрома Дауна. В дальнейшем были описаны и другие хромосомные болезни человека. В результате цитогенетика стала важнейшим разделом практической медицины. В настоящее время цитогенетический метод широко применяется для диагностики хромосомных болезней, изучения мутационного процесса и т. д.

Популяционно-статистический метод связан с изучением наследственных признаков в больших группах населения (популяциях), важным условием при этом является точная статистическая обработка получаемых данных. Популяционно-статистический метод позволяет определять частоту встречаемости в популяциях определенных генов, генотипов и фенотипов, исследовать закономерности мутационного процесса, выявлять роль генотипа и условий среды в возникновении наследственных заболеваний и др.

Дерматоглифический метод основан на изучении рельефа кожи на пальцах, ладонях и подошвах стоп. В отличие от других частей тела здесь имеются эпидермальные выступы, образующие сложные узоры — дуги, петли, завитки (рис. 110). Рисунок на пальцах строго индивидуален и может совпадать только у монозиготных близнецов. Классификация узоров была разработана Ф. Гальтоном.

В XX в. дерматоглифический метод широко использовался для диагностики некоторых наследственных заболеваний и определения зиготности близнецов. Он также применялся для установления отцовства, в судебной медицине и криминалистике в целях идентификации личности. В настоящее время использование методов дерматоглифики стало более ограниченным в связи с появлением новых, более совершенных методов — биохимических и молекулярно-генетических.



Рис. 110. Основные типы дерматоглифических узоров

Многие наследственные заболевания человека обусловлены генными мутациями, в результате которых изменяется структура соответствующих белков. В большинстве случаев такие белки оказываются неспособными в полной мере выполнять свои функции либо полностью утрачивают биологическую активность. Это приводит к различным нарушениям обмена веществ и отражается не только на химическом составе отдельных клеток и тканей, но и на биохимических показателях крови, спинномозговой жидкости, мочи, пота и т. п.

Следовательно, генные мутации можно выявлять с помощью **биохимических методов**. Они основаны на качественном и количественном анализе определенных веществ, прежде всего ферментов и продуктов катализируемых ими реакций. Использование современных биохимических методов позволяет определять любые специфические метаболиты, характерные для конкретной наследственной болезни. Биохимические методы дают возможность не только диагностировать заболевания и следить за ходом их лечения, но и выявлять гетерозиготных носителей дефектных генов, определять наследственную предрасположенность к различным заболеваниям. В ряде случаев это возможно осуществить еще до рождения человека, на этапе эмбрионального развития.

Метод соматической гибридизации позволяет получать гибридные клетки организмов разных видов (*человек — мышь, человек — комар* и т. д.) путем слияния соматических клеток в лабораторных условиях. В таких клетках функционируют хромосомы обоих видов, происходит синтез соответствующих белков. Однако при делении гибридные клетки постепенно утрачивают человеческие хромосомы. Это связано с тем, что исходные клетки человека «не привыкли» делиться так интенсивно, как, например, клетки мыши или комара. Когда гибридная клетка теряет какую-либо хромосому, в ней перестают синтезироваться определенные белки. Поэтому можно предполагать, что гены, кодирующие эти белки,

расположены в «потерянной» хромосоме. Метод соматической гибридизации позволяет устанавливать группы сцепления и выяснять последовательность расположения генов в хромосомах, т. е. строить генетические карты хромосом человека.

Молекулярно-генетические методы — большая и разнообразная группа методов, позволяющих анализировать фрагменты нуклеиновых кислот, находить и выделять отдельные гены, определять в них последовательность нуклеотидов и т. д.

Поиск определенных генов или их фрагментов можно осуществлять путем **гибридизации ДНК**. Для этого к образцам исследуемой ДНК добавляют специальные зонды — искусственно синтезированные цепочки ДНК с известной последовательностью нуклеотидов. ДНК-зонд создают таким образом, чтобы он мог комплементарно связаться с искомым геном, а также содержал радиоактивную или светящуюся метку. Метка нужна для обнаружения зонда после того, как он свяжется с интересующим нас участком ДНК. Этот метод позволяет обнаруживать единственный ген среди десятков тысяч.

Выделение генов (или их фрагментов) производится с помощью специальных ферментов, разрезающих молекулы ДНК в строго определенных местах. Если полученных фрагментов оказалось недостаточно для последующего анализа, их можно «размножить» с помощью **полимеразной цепной реакции (ПЦР)**. Этот процесс протекает по тому же принципу, что и удвоение ДНК в клетках, и фактически представляет собой многократную репликацию в искусственно созданных условиях. С помощью ПЦР можно за несколько часов создать миллионы копий исходного фрагмента ДНК.

Для «прочтения» генов и выявления любых типов генных мутаций применяется **секвенирование** (от англ. *sequence* — последовательность), т. е. определение последовательности нуклеотидов ДНК. В 1990 г. стартовал международный научно-исследовательский проект «Геном человека», в ходе которого путем секвенирования была определена нуклеотидная последовательность ДНК всех хромосом человека.

Установлено, что ДНК человека, а также животных и растений содержит особые повторяющиеся последовательности нуклеотидов. Их структура и расположение в хромосомах уникально для каждого человека, как отпечатки пальцев, и совпадает только у однояйцевых близнецов. Анализ таких последовательностей используется для идентификации личности или установления родства. Этот метод получил название **генной дактилоскопии**.

- ?
1. Какой метод не применяется в генетике человека: цитогенетический, генеалогический, близнецовый, гибридологический, дерматоглифический?
 2. Какие особенности человека как объекта генетики осложняют изучение его наследственности и изменчивости?
 3. Каковы основные методы изучения наследственности и изменчивости человека?

4. Каким образом сравнительное изучение близнецов позволяет выявить роль генотипа и условий среды в формировании конкретных признаков организма?
5. Какие методы генетики человека можно использовать для выявления генных мутаций? Хромосомных и геномных мутаций?
6. Охарактеризуйте основные молекулярно-генетические методы, которые используются для изучения наследственности и изменчивости человека.
7. Наследственная форма сахарного диабета обусловлена рецессивным аутосомным геном. Обследование населения крупного изолированного острова показало, что 1 % людей, проживающих на этом острове, страдают врожденным сахарным диабетом. Какую долю (%) среди здорового населения острова составляют гетерозиготные носители этого заболевания?

§ 49. Наследственные болезни человека

Проблема здоровья человека и генетика тесно взаимосвязаны. В настоящее время известно более 5500 наследственных болезней человека. Среди них выделяют генные и хромосомные болезни, а также заболевания с наследственной предрасположенностью.

Генные болезни — это значительная группа заболеваний, возникающих в результате повреждений ДНК на уровне гена. Обычно данные заболевания определяются одной парой аллельных генов и наследуются в соответствии с законами Г. Менделя. По типу наследования выделяют аутосомно-доминантные, аутосомно-рецессивные и сцепленные с полом заболевания. Общая частота генных заболеваний в человеческих популяциях составляет 2—4 %.

Большинство генных болезней связано с мутациями в определенных генах, что ведет к изменению структуры и функций соответствующих белков и проявляется фенотипически. К генным заболеваниям относятся многочисленные нарушения обмена веществ (углеводов, липидов, аминокислот, металлов и др.). Кроме того, генные мутации могут являться причиной неправильного развития и функционирования определенных органов и тканей. Так, дефектными генами обусловлены наследственная глухота, атрофия зрительного нерва, шестипалость, короткопалость и многие другие патологические признаки.

Примером генной болезни, связанной с нарушением аминокислотного обмена, является **фенилкетонурия**. Это аутосомно-рецессивное заболевание с частотой встречаемости 1 : 8000 новорожденных. Оно вызвано дефектом гена, кодирующего фермент, превращающий аминокислоту фенилаланин в другую аминокислоту — тирозин. Дети с фенилкетонурией рождаются внешне здоровыми, однако данный фермент у них неактивен. Поэтому фенилаланин накапливается в организме и превращается в ряд токсичных веществ, повреждающих нервную

систему ребенка. Вследствие этого развиваются нарушения мышечного тонуса и рефлексов, судороги, позже присоединяется отставание в умственном развитии. При своевременной постановке диагноза (на ранних этапах развития ребенка) фенилкетонурия успешно лечится с помощью специальной диеты с низким содержанием фенилаланина. Строгая диета не обязательна в течение всей жизни, т. к. нервная система взрослого человека более устойчива к токсичным продуктам обмена фенилаланина.

В результате мутации гена, отвечающего за синтез одного из белков соединительнотканых волокон, развивается **синдром Марфана**. Это заболевание наследуется по аутосомно-доминантному типу. Больных отличает высокий рост, длинные конечности, очень длинные «паучьи» пальцы, плоскостопие, деформация грудной клетки (рис. 111). Кроме того, заболевание может сопровождаться недоразвитием мышц, косоглазием, катарактой, врожденными пороками сердца и т. д. Следует отметить, что синдромом Марфана страдали такие известные люди, как Н. Паганини и А. Линкольн.



Рис. 111. Характерные признаки синдрома Марфана

Другим примером генной болезни является **гемофилия** — наследственное нарушение свертываемости крови. Это рецессивное заболевание, сцепленное с X-хромосомой, обусловлено снижением или нарушением синтеза определенного фактора свертывания крови. При тяжелой форме гемофилии кровотечения, опасные для жизни больного, могут быть вызваны даже незначительной на первый взгляд травмой. Лечение больных гемофилией основано на введении недостающего фактора свертывания.

Хромосомные болезни обусловлены хромосомными и геномными мутациями, т. е. связаны с изменением структуры или количества хромосом. Среди них можно выделить аномалии половых хромосом, трисомии по аутосомам, а также структурные нарушения хромосом.

К синдромам с числовыми аномалиями половых хромосом относятся: синдром Шерешевского — Тернера, синдром полисомии по X-хромосоме у женщин, синдром Кляйнфельтера и др. Причиной данных заболеваний является нарушение расхождения половых хромосом при образовании гамет.

Синдром Шерешевского — Тернера развивается у девочек с хромосомным набором $44A + X0$ (отсутствует вторая X-хромосома). Частота встречаемости 1 : 3000 новорожденных девочек. Для больных характерен низкий рост (в среднем 140 см), короткая шея с глубокими кожными складками от затылка к плечам, укорочение 4-го и 5-го пальцев рук, отсутствие или слабое развитие вторичных половых признаков, бесплодие (рис. 112). В 50 % случаев наблюдается умственная отсталость или склонность к психозам.

Синдром полисомии по X-хромосоме у женщин может быть обусловлен трисомией (набор $44A + XXX$), тетрасомией ($44A + XXXX$) или пентасомией ($44A + XXXXX$). Трисомия встречается с частотой 1 : 1000 новорожденных девочек. Проявления достаточно разнообразны: отмечается незначительное снижение интеллекта, возможно развитие психозов и шизофрении, нарушение функций яичников. При тетрасомии и пентасомии повышается вероятность умственной отсталости, отмечается недоразвитие первичных и вторичных половых признаков.

Синдром Кляйнфельтера наблюдается с частотой 1 : 500 новорожденных мальчиков. Больные имеют лишнюю X-хромосому ($44A + XXU$). Заболевание проявляется в период полового созревания и выражается в недоразвитии половых органов и вторичных половых признаков. Для мужчин с данным синдромом характерен высокий рост, женский тип телосложения (узкие плечи, широкий таз), увеличенные молочные железы, слабый рост волос на лице. У больных нарушен процесс сперматогенеза, и в большинстве случаев они бесплодны. Отставание интеллектуального развития наблюдается лишь в 5 % случаев.



Рис. 112. Девочка с синдромом Шерешевского — Тернера

Известен также синдром **дисомии по Y-хромосоме** ($44A + XYU$). Он наблюдается с частотой 1 : 1000 новорожденных мальчиков. Обычно мужчины с данным синдромом не отличаются от нормы по умственному и физическому развитию. Возможно некоторое увеличение роста выше среднего, незначительное снижение интеллекта, склонность к агрессии.



Рис. 113. Девочка с синдромом Дауна

Среди аутомсомных трисомий наиболее распространенным является **синдром Дауна**, причиной которого является трисомия по 21-й хромосоме. Частота заболевания в среднем составляет 1 : 700 новорожденных. Больные характеризуются низким ростом, круглым уплощенным лицом, монголоидным разрезом глаз с эпикантусом — нависающей складкой над верхним веком, маленькими деформированными ушами, выступающей челюстью, маленьким носом с широкой плоской переносицей, нарушениями умственного развития (рис. 113). Болезнь сопровождается снижением иммунитета, нарушением работы эндо-

кринных желез. Около половины больных имеют пороки развития сердечно-сосудистой системы.

Встречаются также заболевания, связанные с трисомией по 13-й и 18-й хромосомам. Дети с данными аномалиями обычно умирают в раннем возрасте в связи со множественными пороками развития.

Около 90 % от общего числа наследственных патологий человека составляют **заболевания с наследственной предрасположенностью**. К наиболее часто встречающимся болезням данного типа относятся: ревматизм, цирроз печени, сахарный диабет, гипертония, ишемическая болезнь сердца, шизофрения, бронхиальная астма и др.

Главное отличие этих заболеваний от генных и хромосомных заключается в значительном влиянии условий окружающей среды и образа жизни человека на развитие болезни. Определенное сочетание внешних факторов может спровоцировать раннее развитие болезни. Например, курение может стимулировать развитие бронхиальной астмы, гипертонической болезни и т. д.

Профилактика, диагностика и лечение наследственных заболеваний имеют большое значение. Для этого во многих странах мира, в том числе и в Беларуси, создана сеть учреждений, обеспечивающих медико-генетическое консультирование населения. Основная цель медико-генетического консультирования — предупреждение рождения детей с наследственными заболеваниями.

Генетическая консультация и дородовая диагностика **обязательны** в случаях, если родители будущего ребенка:

- являются родственниками (при близкородственном браке в несколько раз повышается вероятность рождения детей с рецессивными наследственными заболеваниями);

- старше 35 лет;
- работают на вредном производстве;
- имеют генетически неблагополучных родственников либо уже имеют детей с врожденной патологией.

Применение комплекса диагностических методов (генеалогического, цитогенетического, биохимических и др.) позволяет рассчитать риск рождения ребенка с наследственной аномалией, на ранних этапах развития установить причины заболевания и применить соответствующие методы лечения. Следует отметить, что курение, употребление алкоголя и наркотиков матерью или отцом будущего ребенка значительно повышают вероятность рождения ребенка с наследственными заболеваниями.

В случае рождения больного ребенка при своевременном выявлении ряда наследственных заболеваний возможно медикаментозное, диетическое или гормональное лечение.

- ?**
1. Какие типы наследственных заболеваний человека выделяют?
 2. Какие генные болезни вы можете назвать? Каковы их причины?
 3. Назовите и охарактеризуйте известные вам хромосомные болезни человека. Каковы их причины?
 4. Какие факторы могут способствовать развитию заболеваний с наследственной предрасположенностью?
 5. Каковы основные задачи медико-генетического консультирования?
 6. Для людей с какими наследственными заболеваниями возможно применение гормонального лечения? Диетотерапии?
 7. Рождение детей с какими хромосомными болезнями возможно, если у отца мейоз протекает нормально, а у матери половые хромосомы не расходятся (обе перемещаются к одному полюсу клетки)? Либо если у матери мейоз протекает нормально, а у отца наблюдается нерасхождение половых хромосом?
 8. Если детей, гомозиготных по гену фенилкетонурии, с первых дней жизни растят на диете с низким содержанием фенилаланина, болезнь не развивается. От браков таких людей со здоровыми гомозиготными супругами обычно рождаются здоровые гетерозиготные дети. Однако известно немало случаев, когда у женщин, выросших на диете и вышедших замуж за здоровых гомозиготных мужчин, все дети были умственно отсталыми. Чем это можно объяснить?

Глава 7 Селекция и биотехнология

§ 50. Селекция, ее задачи и основные направления

Селекция (от лат. *селекцио* — отбор, выбор) — это наука о создании новых и улучшении уже существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов с ценными для человека признаками и свойствами. **Сортом, породой** или **штабмом** называют искусственно созданную человеком совокупность организмов одного вида, имеющих определенные наследственно закрепленные признаки и свойства, а также однотипную реакцию на действие факторов окружающей среды.

Возникновение и развитие селекции как науки было связано с необходимостью решения такой жизненно важной проблемы всего человечества, как продовольственная. Для этого нужно не только постоянно совершенствовать традиционные методы ведения сельского хозяйства (внешение оптимальных доз удобрений, осуществление комплекса мер по сохранению и повышению плодородия почв и др.), но также использовать новые научные методы производства продуктов питания в условиях интенсивного земледелия.

Возможности увеличения продукции сельского хозяйства экстенсивным путем, т. е. путем увеличения посевных площадей, уже давно исчерпаны. Поэтому самым эффективным и наиболее экономически выгодным способом повышения продуктивности сельхозпроизводства является селекция высокопродуктивных форм живых организмов. Например, так называемую «зеленую революцию» в земледелии Мексики, Индии и ряда других стран обусловило внедрение низкорослых, полугарликовых и карликовых сортов *риса*, *пшеницы* и других злаковых культур. Они характеризуются не только устойчивостью к полеганию, но и высокой продуктивностью. В результате урожайность соответствующих зерновых культур выросла более чем в 2 раза.

Основными направлениями современной селекции являются следующие.

1. Получение высокоурожайных сортов растений, высокопродуктивных пород животных и штаммов микроорганизмов.
2. Повышение качества продукции (например, вкуса, внешнего вида, способности к длительному хранению, содержания белков, углеводов, витаминов и др.).
3. Совершенствование физиологических свойств растений, животных и микроорганизмов (скороспелости, устойчивости к болезням, вредителям, неблагоприятным условиям среды и т. д.).
4. Интенсификация развития (например, у растений — повышение «отзывчивости» на удобрения и полив, у животных — увеличение так называемой «оплаты» корма).

На сегодняшний день можно сказать, что в ряде случаев селекция уже достигла некоего предела: например, есть породы *кур*, несущие яйца практически каждый день. Дальнейшая селекционная работа ведется в направлении наивыс-

шей «оплаты» корма (т. е. создания пород, дающих наибольший выход продукции при наименьших затратах корма) с учетом индустриализации агропромышленного комплекса. Например, выведены породы кур, не снижающие продуктивности в условиях большой скученности животных на птицефабриках, а также сорта овощных культур, дающие высокие урожаи при выращивании в теплицах.

Современная селекция ведется с учетом потребностей рынка сельскохозяйственной продукции и конкретных отраслей промышленного производства. Другими словами, проводится специализированная селекция. Например, для выпечки высококачественного хлеба с эластичным мякишем и хрустящей корочкой необходимы так называемые стекловидные сорта мягкой пшеницы с высоким содержанием упругой клейковины (не менее 30 %). Только в этом случае из 100 г зерна можно получить батон объемом 1000 см³, так как эластичная клейковина удерживает углекислый газ, выделяющийся при брожении. Для изготовления высших сортов печенья нужны хорошие мучнистые сорта мягкой пшеницы, а макаронные изделия вырабатываются из сортов твердой пшеницы.

Успех работы селекционера во многом зависит от правильности выбора исходного материала (конкретных видов, сортов, пород или штаммов). Поиск нужных форм ведется в определенной последовательности, с учетом мирового генофонда. Прежде всего используются местные формы с нужными признаками и свойствами, затем при необходимости привлекаются и адаптируются формы из других стран или климатических зон и, наконец, идут в дело самые современные методы селекционной работы.

Для использования в селекции различного исходного материала (редких диких форм, сортов, изъятых из производства, и т. д.) создаются специализированные генетические банки данных. Примером такого банка является коллекция Всероссийского института растениеводства имени Н. И. Вавилова. В настоящее время она насчитывает более 213 000 образцов культурных растений и их диких сородичей, которые широко используются селекционерами разных стран в качестве исходного материала для создания новых сортов зерновых, плодовых, овощных, технических, лекарственных и других культур.

Определяющая роль в решении практически всех задач селекции принадлежит генетике. Она помогает рационально планировать селекционный процесс с учетом особенностей наследования каждого конкретного признака. Увеличение эффективности работы селекционеров стало возможным благодаря применению законов и методов генетики, в частности закона гомологических рядов наследственной изменчивости, экспериментального мутагенеза, методов ранней диагностики селекционной перспективности исходного материала и эффективного отбора наиболее ценных генотипов с нужным комплексом признаков и свойств.

Вместе с тем селекция опирается и на достижения других наук: систематики и географии растений и животных, микробиологии, цитологии, эмбриологии, биологии индивидуального развития, молекулярной биологии, физиологии и биохимии. Бурное развитие этих направлений естествознания открывает совершенно новые перспективы. Широкое использование методов биотехнологии позволило значительно ускорить селекционный процесс и поставить его на качественно новую основу. На сегодняшний день селекция уже вышла на уровень целенаправленного конструирования организмов с нужными признаками и свойствами.

- ❓ 1. Что такое селекция? Что сближает понятия «сорт», «порода» и «штамм»? В чем заключаются их различия?
2. Какое понятие шире: «порода» или «вид»? «Вид» или «сорт»? Приведите примеры, подтверждающие вашу правоту.
3. Ознакомьтесь со следующим списком: «Две немецкие овчарки, одна такса, сиамский кот, две сиамские кошки, три щенка добермана, персидская кошка». Сколько видов живых организмов приведено в списке? Сколько пород? Сколько особей?
4. Каковы основные направления современной селекции? Приведите примеры.
5. Что на практике означают выражения: «у растений повысилась отзывчивость на удобрения» и «возросла оплата корма животными»?
6. Какое значение для селекции имеет отбор исходного материала? Как он осуществляется?
7. На достижения каких наук опирается современная селекция?
8. Известно, что у растений с увеличением набора хромосом возрастают размеры и урожайность. Например, урожай тетраплоидной твердой пшеницы значительно превосходит урожай диплоидной пшеницы-однозернянки. Почему же в последнее время триплоидные арбузы и виноград пользуются большим спросом, чем тетраплоидные, в то время как с $3n$ и $4n$ формами подсолнечника и фасоли ситуация полностью противоположная?

§ 51. Методы и достижения селекции

Методы селекции. В основе селекционного процесса лежит **искусственный отбор** — выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении животных, растений и микроорганизмов для дальнейшего получения от них потомства с желаемыми признаками и свойствами. Различают два основных вида отбора: массовый и индивидуальный.

Массовый отбор — это выделение группы особей, сходных по одному или нескольким желаемым признакам (т. е. отбор по фенотипу), без проверки их генотипа. Например, из тысяч растений *пшеницы* того или иного сорта для дальнейшего размножения оставляют только те растения, которые отличаются устойчивостью к полеганию и имеют крупный колос. В последующих поколениях снова отбирают растения с нужными качествами.

Основными достоинствами данного метода являются его простота, экономичность и возможность сравнительно быстрого улучшения местных сортов и пород. Недостаток состоит в невозможности индивидуальной оценки потомства, в силу чего результаты отбора неустойчивы (в потомстве может наблюдаться расщепление, а значит, не все особи унаследуют ценные признаки).

При индивидуальном отборе (по генотипу) получают и оценивают потомство каждого отдельного организма в ряду поколений при обязательном контроле наследования интересующих селекционера признаков. На последующих этапах отбора используются только те особи, которые дали наибольшее число потомков с высокими показателями.

Подобный отбор наиболее эффективен среди самоопыляющихся растений (пшеница, ячмень и др.), так как приводит к получению чистых линий, обладающих максимальной степенью гомозиготности. При этом от одного растения можно получить большое количество идентичных потомков за счет бесполого и полового размножения.

С целью увеличения вариантов исходного материала для селекции используется **индуцированный мутагенез**. Так, у многих злаков с помощью рентгеновского излучения были получены мутантные формы с рядом полезных признаков. Они отличаются повышенной урожайностью, отсутствием остей (рис. 114), укороченным стеблем. Такие растения имеют заметные преимущества при машинной уборке урожая. Кроме того, короткая и прочная соломина позволяет вести дальнейшую селекцию на увеличение размера и массы зерна без опасения, что повышение урожайности приведет к полеганию растений.

Для сельскохозяйственных животных характерно только половое размножение и немногочисленное потомство, поэтому наряду с отбором животных-производителей применяются специальные методы разведения, например **искусственное осеменение**. Этот метод позволяет эффективно использовать генетический потенциал лучших производителей. Экономический эффект обусловлен снижением затрат на содержание большого поголовья производителей, а также возможностью быстрого получения многочисленного потомства с хозяйственно полезными признаками. Например, используя искусственное осеменение, от одного быка селекционер может получить до 35 000 телят. Для дли-



Рис. 114. Остистая и безостая формы пшеницы

тельного сохранения сперматозоидов используют метод глубокого замораживания. Сегодня во многих странах мира существуют банки спермы животных с ценными генотипами.

Селекционный отбор наиболее эффективен в сочетании с определенными типами скрещивания (методами **гибридизации**). Все разнообразие методов внутривидовой гибридизации сводится к инбридингу и аутбридингу.

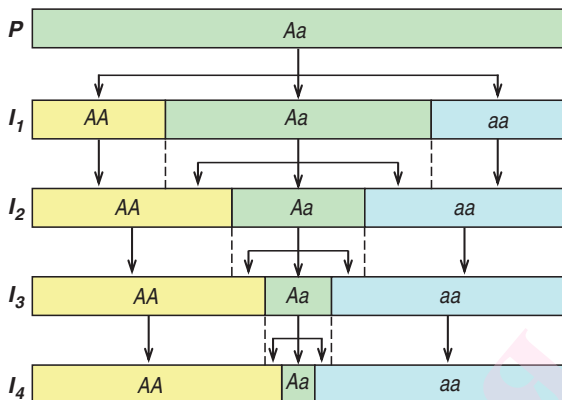


Рис. 115. Изменение частот генотипов при инбридинге:
 I_1 , I_2 , и т. д. — поколения, полученные путем инбридинга

Инбридинг — это близкородственное скрещивание (внутрипородное или внутрисортное), при котором в качестве исходных форм используются потомки одних и тех же родителей, либо потомки скрещиваются с родительскими формами. Этот тип скрещивания применяется для того, чтобы перевести большинство генов породы или сорта в гомозиготное состояние и избежать расщепления по хозяйственно ценным признакам в ряду поколений (рис. 115). Вместе с тем при инбридинге часто наблюдается инбредная депрессия —

снижение жизнеспособности и продуктивности потомства, поскольку в гомозиготное состояние переходят и вредные рецессивные мутации.

Аутбридинг — неродственное (межпородное или межсортное) скрещивание. Аутбридинг в сочетании с разными формами отбора позволяет создать комбинацию полезных признаков, которые по отдельности характеризовали исходные породы или сорта.

При межпородном или межсортном скрещивании возрастает гетерозиготность организмов, вследствие чего гибриды первого поколения часто оказываются более жизнеспособными и продуктивными, чем родительские формы. Это явление называется гетерозисом или гибридной мощностью. В последующих поколениях эффект гетерозиса ослабевает и исчезает.

Классическим примером успешного применения гетерозиса в растениеводстве является *кукуруза* (рис. 116). Получение высокопродуктивных гетерозисных гибридов именно этого растения было впервые поставлено на промышленную основу. Валовые сборы зерна таких гибридов оказались на 20—30 % выше, чем родительских организмов. В настоящее время получение гетерозисных ги-

бридов широко используется в растениеводстве, промышленном птицеводстве (бройлерные цыплята) и свиноводстве.

Ценные результаты также дает метод отдаленной гибридизации, который предполагает скрещивание организмов, принадлежащих к разным видам (и даже родам). При этом также может наблюдаться эффект гетерозиса, но в большинстве случаев межвидовые гибриды оказываются бесплодными. Это связано с тем, что их хромосомный набор представлен различными хромосомами, которые в мейозе не образуют пары (не конъюгируют). Классическим примером является *мул* — гибрид *лошади* (кобылы) и *осла* (самца). Это сильное, выносливое животное, которое может использоваться в значительно более тяжелых условиях, чем обе родительские формы. Однако мулы бесплодны.

Для восстановления плодовитости у межвидовых гибридов растений советский генетик Г. Д. Карпеченко в 1924 г. предложил использовать удвоение числа хромосом. Кратное увеличение набора хромосом у межвидовых и межродовых гибридов получило название **аллоплоидии**. Данный метод позволяет преодолеть бесплодие данных гибридов, поскольку все их хромосомы становятся парными и могут конъюгировать в мейозе.

Сочетание отдаленной гибридизации и аллоплоидии позволило получить плодовитые гибриды *капусты* и *редьки* (рис. 117), *ржи* и *пшеницы*, *пшеницы* и *пырея* и т. д. Например, в результате гибридизации пшеницы (*Triticum*) и ржи (*Secale*) получили ряд форм, объединенных общим названием *тритикале*. Они обладают вы-

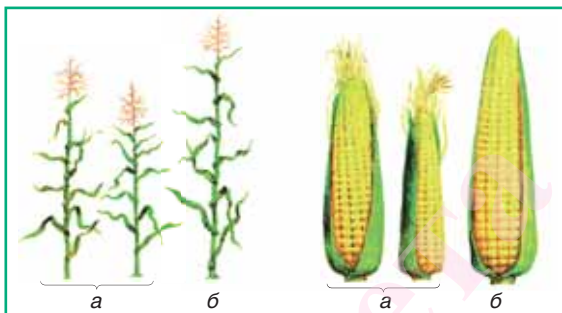


Рис. 116. Общий вид растений и початков родительских линий кукурузы (а) и гетерозисного гибрида первого поколения (б)

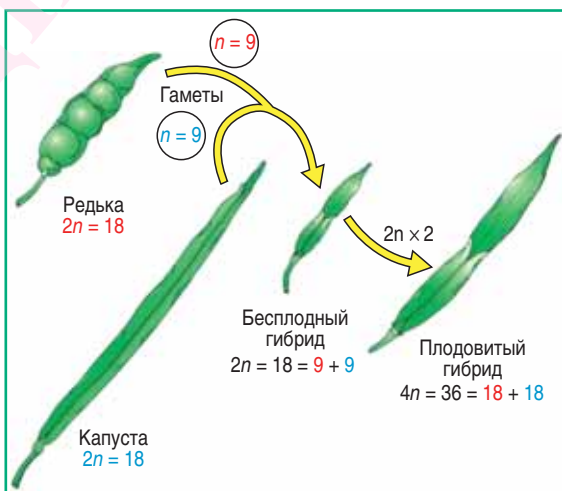


Рис. 117. Схема получения плодового гибрида капусты и редьки

сокой урожайностью пшеницы, зимостойкостью и неприхотливостью ржи, устойчивостью ко многим болезням.

В селекции растений широко используется **автополиплоидия** — кратное увеличение набора хромосом у определенного вида живых организмов. Этот метод позволяет получать полиплоидные растения ($4n$, $6n$, $8n$ и т. п.). Они отличаются более крупными размерами (см. рис. 108), высокой урожайностью, повышенной устойчивостью к болезням и неблагоприятным факторам среды. Около 80 % современных культурных растений являются полиплоидами.

Ряд специфических особенностей имеет селекция микроорганизмов. У них, как правило, меньше генов, чем у животных и растений, более простыми являются механизмы регуляции генной активности. Кроме того, у селекционера имеется неограниченное количество материала для работы: за считанные дни на питательных средах можно вырастить миллиарды клеток. В селекции микроорганизмов широко применяется мутагенез, а поскольку большинство микроорганизмов гаплоидны, мутантные формы можно выявить уже в первом поколении. Отбору высокопродуктивных штаммов предшествует целенаправленная работа селекционера с генетическим материалом исходных микроорганизмов. Используется комбинирование генов путем конъюгации — обмена генетическим материалом между бактериями. Это позволило, к примеру, создать штамм микроорганизмов, способных утилизировать углеводороды нефти.

Достижения современной селекции. За последние 100 лет благодаря усилиям селекционеров урожайность зерновых культур повысилась почти в 10 раз. Это дает возможность получать в ряде стран рекордные урожаи.

Большие успехи достигнуты и селекционерами Беларуси. Сорты зерновых, бобовых, технических и кормовых культур белорусской селекции высоко ценятся не только на родине, где они занимают более 75 % посевных площадей, но и в других странах.

Начиная с 1920-х гг. белорусскими селекционерами создано более 100 сортов картофеля. Развивая разработки академика П. И. Альсмика, основоположника научной селекции картофеля в Беларуси, наши ученые успешно создают новые высокопродуктивные сорта (*Блакит*, *Зорачка*, *Магнат* и др.). Многие сорта картофеля белорусской селекции внесены в государственные реестры России, Армении, Молдовы, Китая и других стран.

Широкую популярность в республике и соседних странах получили белорусские сорта ягодных и плодовых культур. Среди них сорта черной смородины (*Белорусская сладкая*, *Кантата*, *Памяти Вавилова* и др.) и яблонь (*Антей*, *Белорусская малиновая* и др.).

Достигнуты значительные успехи в создании новых и улучшении уже существующих пород животных. В результате длительной и целенаправленной работы



Рис. 118. Белорусская черно-пестрая порода крупного рогатого скота



Рис. 119. Жеребец белорусской упряжной породы

отечественными селекционерами выведена *белорусская черно-пестрая* порода *крупного рогатого скота* (рис. 118), обеспечивающая в хороших условиях кормления и содержания высокие удои молока с заданной жирностью и содержанием белка.

Продолжается селекционная работа по увеличению размеров, массы тела и повышению работоспособности *лошадей белорусской упряжной* породы (рис. 119). Ведутся работы по улучшению продуктивного потенциала овец по настригу шерсти, массе и плодовитости, по созданию линий мясных уток, гусей, высокопродуктивной породы карпа и др.

Специалистами селекционного центра БелНИИ животноводства созданы *белорусская черно-пестрая* и *белорусская мясная* породы *свиней* (рис. 120). Эти породы отличаются тем, что животные достигают массы 100 кг за короткий период, а приплод составляет 10—12 поросят за опорос.



Белорусская черно-пестрая

Белорусская мясная

Рис. 120. Породы свиней белорусской селекции

- ? 1. Что такое искусственный отбор? Какие формы отбора вам известны? Сравните формы отбора, выявите преимущества и недостатки каждой из них.
2. В каких отраслях селекции широко используется мутагенез?
3. С чем связана инбредная депрессия? Чем обусловлен эффект гетерозиса?
4. В чем заключается принципиальное отличие метода отдаленной гибридизации и аутбридинга?
5. Что такое автополиплоидия? Что такое аллоплоидия? Почему использование метода аллоплоидии позволяет преодолеть бесплодие межвидовых гибридов?
6. В чем заключаются особенности селекционной работы с микроорганизмами?
7. Приведите примеры наиболее значимых достижений белорусских селекционеров.
8. При продаже семян на некоторых упаковках крупным шрифтом указано «F₁». Как вы думаете, почему селекционеры хотят обратить внимание покупателей на эти семена, чем они лучше остальных?

§ 52. Основные направления биотехнологии

Биотехнология, ее объекты и основные направления. Биотехнология — область науки и практической деятельности, связанная с производством различных продуктов при помощи живых организмов, культивируемых клеток и биологических процессов.

Термин «биотехнология» получил широкое распространение сравнительно недавно, хотя многие технологии производства, основанные на биологических процессах (хлебопечение, виноделие, получение кисломолочных продуктов, обработка кожи и др.), существуют с давних времен.

Теоретическую основу для развития биотехнологии в XX в. обеспечили генетика, микробиология и биохимия. Практической базой стала микробиологическая промышленность, бурное развитие которой связано с открытием и началом производства антибиотиков. Методы и достижения биотехнологии используются в пищевой, химической, фармацевтической промышленности, медицине, энергетике, селекции, сельском хозяйстве, в области охраны окружающей среды и т. д.

Объектами биотехнологии являются вирусы, бактерии, протисты, грибы, растения, животные, а также изолированные клетки и органоиды.

Основные направления биотехнологии:

- производство с помощью микроорганизмов и культивируемых эукариотических клеток биологически активных соединений и лекарственных препаратов (ферментов, витаминов, гормонов, антибиотиков, иммуноглобулинов и др.);
- производство пищевых продуктов и кормов для животных;
- создание новых полезных штаммов микроорганизмов, сортов растений и пород животных;

- разработка и использование биологических методов защиты растений от вредителей и болезней;
- создание и использование биотехнологических методов защиты окружающей среды и т. д.

Основой современной биотехнологии является генетическая и клеточная инженерия в сочетании с широким набором методов биохимии.

Клеточная инженерия — это культивирование в специальных условиях клеток растений, животных и микроорганизмов, включая различные манипуляции с ними (слияние клеток, удаление или пересадка органоидов и т. д.).

Наиболее успешно развивается клеточная инженерия растений. Используя методы генетики, ученые создают линии клеток, продуцирующих ценные вещества. Такие клетки способны расти на простых питательных средах, синтезируя при этом большое количество необходимого продукта. Их культивирование уже используется в промышленных масштабах для получения ряда биологически активных веществ. Например, налажено производство биомассы *женьшеня* для нужд медицинской и парфюмерной промышленности.

Другое важное направление клеточной инженерии — размножение растений на основе культуры тканей (рис. 121). Это стало возможным благодаря способности растительных клеток формировать целое растение из единичных клеток в результате регенерации. Культуру растительных тканей выгодно использовать для быстрого размножения медленно растущих растений — *масличной пальмы*, *персика* и др. Так, при обычном разведении куст *малины* может дать не более 50 дочерних растений в год, в то время как с помощью культуры тканей их можно получить более 50 000.



Рис. 121. Размножение растений на основе культуры тканей

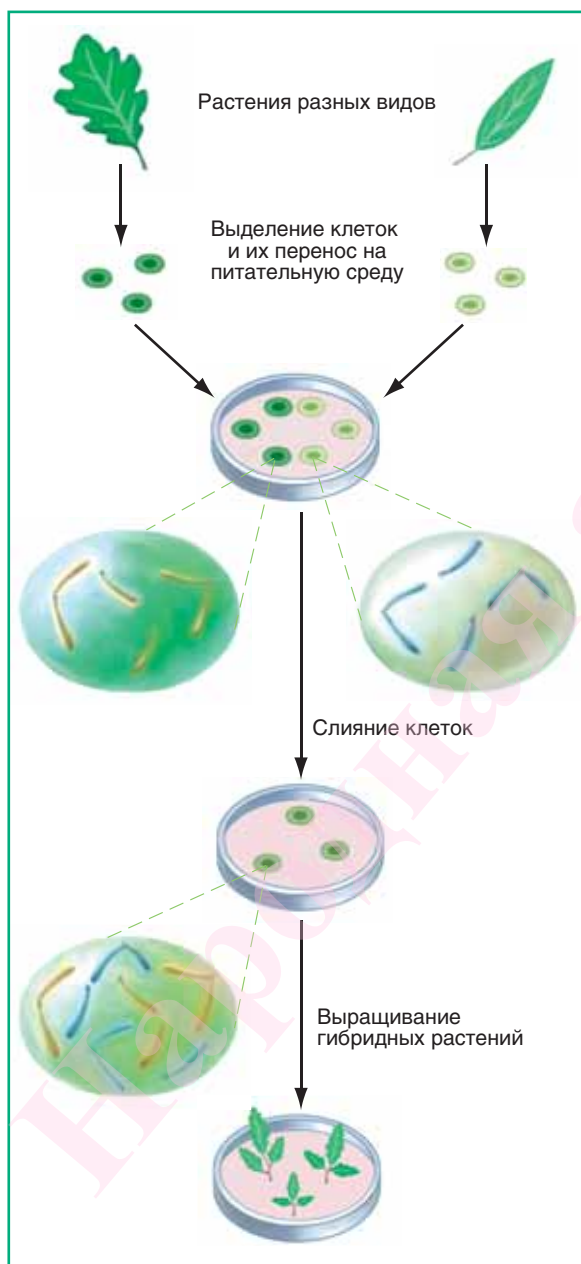


Рис. 122. Схема получения межвидовых гибридов растений путем соматической гибридизации

Методы клеточной инженерии позволяют значительно ускорить селекционный процесс при выведении новых сортов злаков и других важных сельскохозяйственных культур. Срок их получения сокращается до 3—4 лет вместо 10—12, необходимых при использовании обычных методов селекции.

Перспективным способом выведения новых сортов сельскохозяйственных культур является применение такого метода клеточной инженерии, как соматическая гибридизация.

Соматическая гибридизация — это слияние разных типов соматических клеток одного организма или клеток организмов, принадлежащих к разным видам (рис. 122). С помощью этого метода, например, были созданы гибриды, которые невозможно получить путем скрещивания особей — гибриды *табака* и *картофеля*, *моркови* и *петрушки*, *томата* и *картофеля* и т. п. Соматическая гибридизация между культурными и дикими формами *картофеля* позволила получить сорта, устойчивые к некоторым заболеваниям и вредителям.

Важное направление клеточной инженерии связано с ранними стадиями эмбрионального развития. Оплодотворение яйцеклеток в лабораторных усло-

виях вне организма матери (так называемое ЭКО — экстракорпоральное оплодотворение) позволяет преодолевать некоторые формы бесплодия у человека.

У сельскохозяйственных животных с помощью инъекции гормонов удается получить от одной высокопродуктивной самки десятки яйцеклеток, искусственно оплодотворить их спермой породистого самца и имплантировать в матки других самок. Так можно получить от одного ценного экземпляра во много раз больше потомства, чем это было бы возможно с помощью искусственного осеменения.

Генетическая (генная) инженерия — раздел молекулярной биологии, связанный с выделением генов из клеток живых организмов, осуществлением с ними различных манипуляций (в том числе — созданием гибридных молекул ДНК) и внедрением их в другие организмы. Главными инструментами генетической инженерии являются ферменты и векторы. С помощью набора специальных ферментов можно разрезать в определенных участках молекулы ДНК и РНК, выделять из них нужные фрагменты, копировать и сшивать эти фрагменты друг с другом.

Для доставки чужеродных генов в клетки различных организмов применяют векторы — специальные молекулы ДНК, которые способны самостоятельно реплицироваться в клетках и обеспечивать размножение (клонирование) и работу (экспрессию) искусственно встроенных в них генов.

Для осуществления переноса генов одного вида организмов в другой, часто очень далекий по происхождению, необходимо выполнить несколько операций (рис. 123).

1. Выделение генов (отдельных фрагментов ДНК) из клеток-доноров. В отдельных случаях эту операцию заменяют искусственным синтезом нужных генов.

2. Создание векторной конструкции (введение выделенного из донора фрагмента ДНК в плазмидный вектор с помощью специальных ферментов). В генной инженерии широко используются векторы, созданные на основе плазмид — внехромосомных кольцевых молекул ДНК, характерных для прокариот.

3. Введение полученной векторной конструкции в клетку нового хозяина (бактерию).

4. Клонирование фрагмента ДНК (увеличение копий вектора, содержащего введенную ДНК), в ходе многочисленных делений бактериальной клетки.

Живые организмы, геном которых был изменен путем генно-инженерных операций и содержит хотя бы один активно функционирующий ген другого организма, называют трансгенными (генетически модифицированными). Благодаря переносу генов у трансгенных организмов возникают новые качества. Например, соматотропин (гормон роста) с 1980 г. получают с помощью трансгенных штаммов бактерии *кишечной палочки*. Это единственное средство лечения карликовости у детей. До развития генной инженерии соматотропин выделяли из гипофизов умерших людей. Сегодня 1 л суспензии трансгенных бактерий за несколько часов производит такое количество гормона роста, которое содержится в десятках гипо-

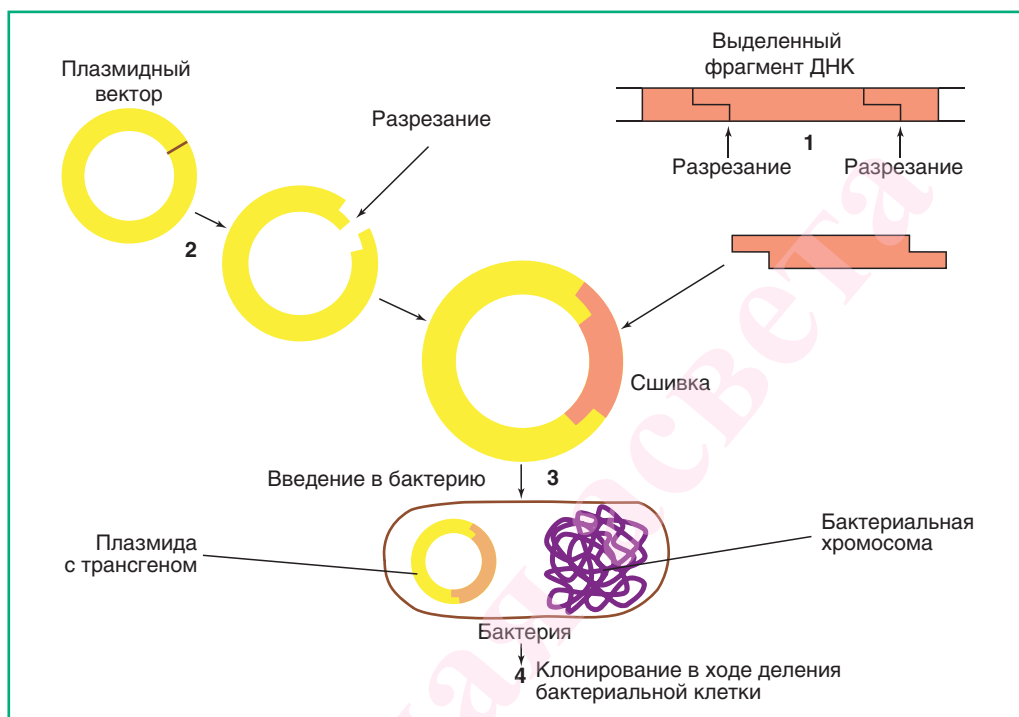


Рис. 123. Введение векторной конструкции в бактериальную клетку

физов человека. Генно-инженерный соматотропин дешевле, доступнее в больших количествах и безопасен в плане заражения вирусами.

В 1979 г. в мире насчитывалось более 60 млн больных сахарным диабетом. Из них только 4 млн получали инсулин, который выделялся из поджелудочных желез *коров и свиней*. С 1982 г. предприятия многих стран начали производить генно-инженерный инсулин. Ген человеческого инсулина был введен в бактериальные клетки — начался синтез гормона, который бактерии никогда не вырабатывали ранее.

На сегодняшний день методы генной инженерии позволили осуществить в промышленных масштабах синтез многих биологически активных веществ — различных гормонов, витаминов, интерферона и т. д.

Уже получены трансгенные *мыши, кролики, свиньи, козы*, в геноме которых работают чужеродные гены различного происхождения, в том числе гены бактерий, дрожжей, других млекопитающих, человека. Есть трансгенные растения, на базе которых созданы сорта или формы сельскохозяйственных культур, которые практически невозможно получить традиционными методами селекции.

Получение трансгенных животных. Одним из основных методов получения трансгенных животных является микроинъекция ДНК в оплодотворенные яйцеклетки (рис. 124). Все начинается с введения фрагмента ДНК, содержащего несколько копий нужного гена, в ядро сперматозоида, оплодотворившего яйцеклетку. После того как произойдет слияние ядер, модифицированные зиготы переносят в матку самки-реципиента. Через некоторое время она производит на свет трансгенных детенышей.

Этот метод с 1982 г. и до настоящего времени остается наиболее популярным у исследователей, занятых получением трансгенных животных, несмотря на то, что он требует высокой квалификации и дорогостоящего оборудования.

В последние годы для создания трансгенных животных используют также эмбриональные стволовые клетки, получаемые из зародышей на ранних этапах развития. Эти клетки могут дифференцироваться в любые другие типы клеток многоклеточного организма. Эмбриональные стволовые клетки можно культивировать вне организма в течение длительного времени и вводить в них определенные гены с помощью векторов. После этого клетки со встроенными чужеродными генами внедряют в другие эмбрионы для получения трансгенных животных.

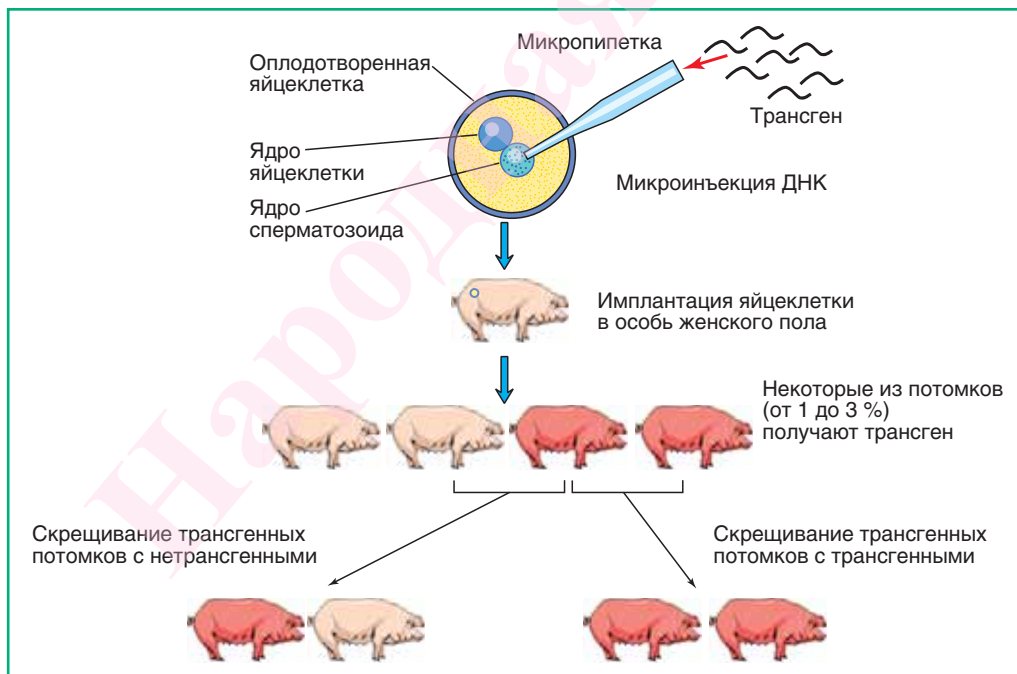


Рис. 124. Получение трансгенных животных методом микроинъекции ДНК

- ? 1. Что такое биотехнология? В каких сферах деятельности человека используются биотехнологические процессы?
2. Каковы основные направления биотехнологии?
3. Что представляет собой клеточная инженерия? Какие методы клеточной инженерии вам известны? Какие результаты получены при их применении?
4. Что такое генетическая инженерия? Назовите основные инструменты генетической инженерии.
5. Какие организмы называются трансгенными? Какие методы получения трансгенных животных вы можете назвать?
6. В 1962 г. британский ученый Дж. Гердон провел следующий эксперимент. С помощью ультрафиолетового излучения в оплодотворенной яйцеклетке лягушки было разрушено ядро. Затем в безъядерную зиготу пересадили ядро, взятое из клетки кишечника взрослой лягушки. Такая необычная зигота начала дробиться и со временем развилась в нормальную лягушку. Дж. Гердон и его последователи продолжили исследования в этой области. В 2012 г. Дж. Гердон стал лауреатом Нобелевской премии. Какие выводы можно сделать из описанного эксперимента? Как вы думаете, какое значение и продолжение имели эксперименты Дж. Гердона?

§ 53. Успехи и достижения генетической инженерии

Генодиагностика и генная терапия. Методы генной инженерии уже сегодня успешно используются для диагностики и лечения наследственных заболеваний человека.

Генодиагностика — это совокупность методов, позволяющих обнаруживать и распознавать генетические изменения (дефекты) в клетках, а также выявлять по специфическим генам возбудителей болезней на ранних этапах заболевания.

Генную терапию можно определить как лечение наследственных заболеваний путем введения нормальных генов в клетки пациентов с целью направленного изменения генных дефектов или придания клеткам новых функций.

Быстрому развитию генной терапии способствовали результаты, полученные в ходе выполнения международного проекта «Геном человека». Ожидается, что в ближайшем будущем исследователи окончательно установят функции всех генов и будут успешно использовать полученные данные для лечения и предупреждения наследственных болезней.

Первым наследственным заболеванием, в отношении которого были применены методы генной терапии, оказался врожденный иммунодефицит, обусловленный мутацией в гене фермента аденозиндезаминазы. 14 сентября 1990 г. четырехлетней американской девочке Ашанти Де-Сильва, страдающей этим заболеванием, были пересажены ее собственные Т-лимфоциты, предварительно трансформированные вне организма соответствующим геном при помощи вектора. После лечения Ашанти в 25—30 % ее Т-лимфоцитов уровень фермента аденозиндезаминазы стал нормальным и сейчас она совершенно здорова. В настоящее время генная терапия этого заболевания проводится в США, Италии, Франции, Великобритании и Японии.

Решающим условием успешной генотерапии является эффективность доставки чужеродного гена в клетки-мишени, обеспечение его длительного функционирования в этих клетках и создание условий для полноценной работы гена (его экспрессии). В качестве клеток-мишеней чаще всего используются лимфоциты, клетки красного костного мозга, опухолей, печени и др.

В настоящее время успешно осуществляется введение векторной конструкции, несущей ген фактора свертывания крови, больным гемофилией. Результаты клинических исследований свидетельствуют, что такое «генное лечение» предупреждает возникновение кровотечений и пациенты более года не испытывают необходимости в инъекциях фактора свертывания.

С точки зрения генной терапии самыми простыми (в плане лечения) являются наследственные болезни, определяемые одной парой аллельных генов, например серповидноклеточная анемия, гемофилия, фенилкетонурия. Уже имеются данные о разработке экспериментальных подходов и об испытаниях методов генной терапии в отношении почти трех десятков заболеваний такого рода.

Более сложными являются исследования в области болезней, развитие которых обусловлено комплексным взаимодействием генов с факторами окружающей среды — сахарного диабета, онкологических заболеваний и т. д. Однако результаты первых клинических испытаний в отношении таких заболеваний в высшей степени обнадеживающие.

Успехи и достижения генетической инженерии в улучшении хозяйственных свойств животных и растений. Одна из важнейших задач генной инженерии — выведение трансгенных (генетически модифицированных) животных с повышенной продуктивностью, более высоким качеством продукции и устойчивостью к болезням. Не менее важно создание так называемых животных-биореакторов — производителей ценных биологически активных веществ. Особый интерес представляет ген, кодирующий гормон роста.

Первые трансгенные *мыши* со встроенным геном гормона роста крысы были получены в 1982 г. У них отмечалось повышение скорости роста и быстрое увеличение массы тела (рис. 125).

Впечатляющие результаты были получены на *европейском лососе*. Особи лосося со встроенным геном гормона роста значительно крупнее обычных и в 2 раза быстрее достигают товарной массы (рис. 126).

Довольно часто для производства генно-инженерных медицинских препаратов используют трансгенные культуры клеток животных. На этой основе, например, разработано производство человеческого эритропоэтина — гормона, стимулирующего образование эритроцитов. Это позволило успешно проводить лечение больных различными формами анемии (малокровия).

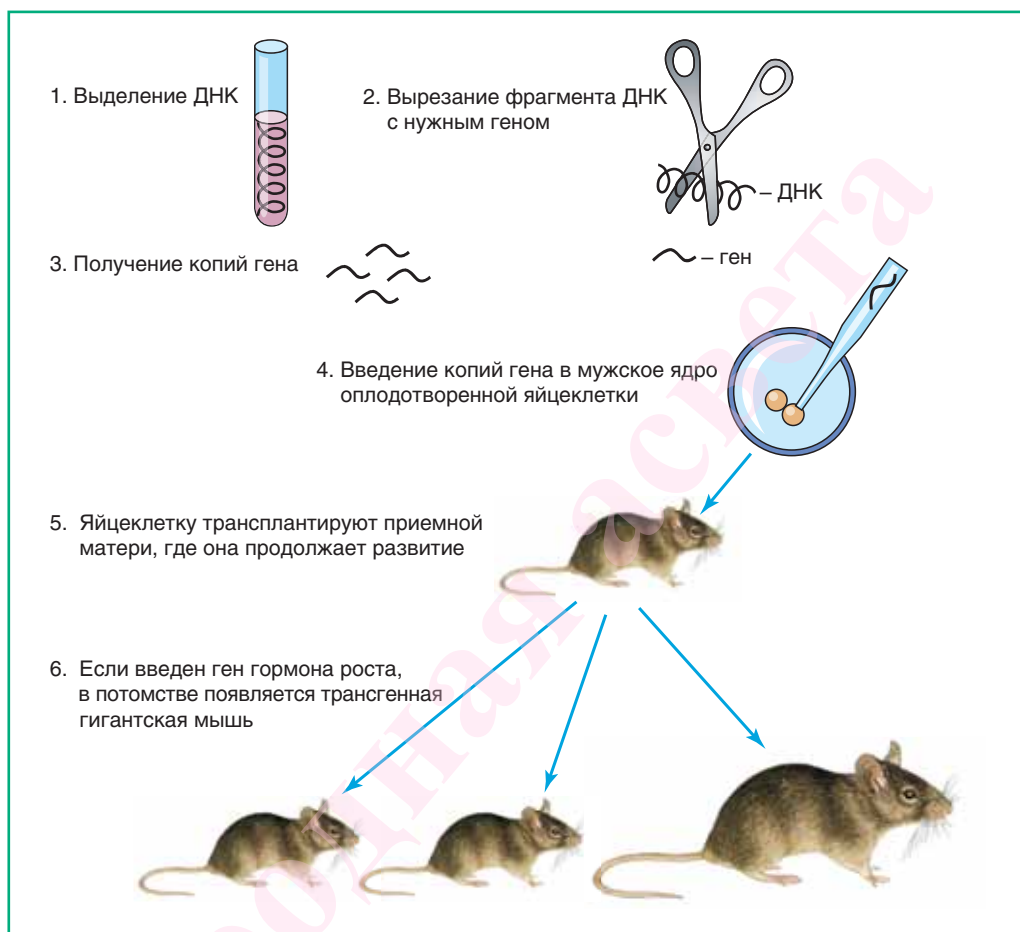


Рис. 125. Получение трансгенных мышей с геном гормона роста крысы

Перспективы создания трансгенных сельскохозяйственных растений связаны с повышением их устойчивости к болезням и неблагоприятным условиям среды, а также с расширением круга культурных растений, способных к симбиотической фиксации азота и т. д. Для этого в растительные клетки вводятся нужные гены, полученные не только от других растений, но и от животных или микроорганизмов.

Сегодня генная инженерия осваивает новые рубежи. В настоящее время уже получены трансгенные формы *томата* (более 260), *сои* (более 200), *хлопчатника* (более 150), *тыквенных растений* (более 80), а также *пшеницы*, *под-*



Рис. 126. Трансгенный лосось в сравнении с обычным

солнечника, яблони, земляники (рис. 127) и др. Многие трансгенные растения содержат гены устойчивости к насекомым-вредителям, токсичным веществам и т. д. Например, выведены сорта *картофеля*, устойчивого к *колорадскому жуку* (листья вырабатывают белок, ядовитый для жуков), растения, способные защищать себя от тяжелых металлов, нефтепродуктов, радионуклидов и даже очищать от этих веществ почву и грунтовые воды.

В последнее время разрабатывается проект введения в зерновые культуры генов бактерий, способных усваивать атмосферный азот. Это позволит избавиться от необходимости вносить в почву азотные удобрения. Однако встраивать необходимо целый комплекс из 17 бактериальных генов. Кроме того, нужно заставить работать все эти гены в чужеродном для них геноме (например, *пшеницы*), что существенно усложняет задачу.

Одним из перспективных направлений генной инженерии является создание растений-биореакторов, способных продуцировать белки, необходимые в медицине, фармакологии и др. Их достоинствами является относительная простота создания и размножения, высокая продуктивность. Кроме того, чужеродные белки не вызывают иммунных реакций у растений, чего трудно добиться у животных.



Рис. 127. Плоды трансгенных растений земляники садовой

Генетическая инженерия и биобезопасность. Одной из проблем, с которой столкнулась генетическая инженерия, является настороженное, а иногда и негативное отношение некоторой части населения к трансгенным (генетически модифицированным) организмам и продуктам из них. Этому способствовали публикации в средствах массовой информации, в которых утверждалось, что трансгенная продукция вредна для человека, а сами трансгенные организмы несут угрозу для экологической обстановки и т. п.

Следует подчеркнуть, что уже более 20 лет в развитых странах (США, Канаде и др.) используется значительное количество генно-инженерных продуктов. Однако каких-либо научно доказанных нежелательных эффектов от их применения установлено не было. Еще на стадии создания генетически модифицированных организмов (ГМО) осуществляется строгий контроль за тем, чтобы вносимый ген не синтезировал какой-либо токсичный или аллергенный компонент. После этого продукты, вырабатываемые трансгенным организмом, тщательно исследуются в лабораториях.

Кроме того, при выпуске на рынок генетически модифицированные продукты, так же как и любые другие, полученные химическим или иным способом (лекарственные препараты, стимуляторы роста растений, сахарозаменители, пищевые красители, консерванты, удобрения и т. д.), проверяются специальными службами. Их испытывают на токсичность, аллергенность, канцерогенность и т. п. Поэтому трансгенная продукция, прошедшая подобные испытания, является не более опасной, чем любая другая. Что же касается возможности негативного влияния генетически модифицированных организмов на окружающую среду, то здесь однозначного ответа пока нет, и теоретически такая проблема существует.

Результаты специальных исследований показывают, что экологический риск при выращивании трансгенных растений можно сравнить с риском испытания обычных новых селекционных сортов. Все соединения, которые появляются в трансгенных растениях, как правило, уже существуют в природе. Имеется определенный риск переноса генов, например, определяющих устойчивость к гербицидам, в сорные растения в результате их случайного скрещивания с гербицидоустойчивыми трансгенными растениями. Однако уже давно известно, что при длительном использовании гербицида такие сорняки появляются и в обычных условиях.

К тому же возможен обмен генов между генетически модифицированными растениями и родственными им культурными и дикими видами, что в отдаленном будущем может сказаться на стабильности сложившихся экосистем. Сегодня из-за сравнительно короткого срока использования трансгенных растений мы не можем абсолютно точно предсказать отдаленные последствия их влияния на окружающую среду. Поэтому, чтобы исключить неконтролируемое использование

генетически измененных организмов, международные организации и отдельные страны разработали ряд законодательных документов, направленных на предупреждение возможных неблагоприятных экологических последствий для окружающей среды и здоровья человека от использования генно-инженерных технологий.

В Беларуси, как и в большинстве развитых стран, ведется работа по созданию нормативной базы по биобезопасности. В 2006 г. был принят Закон Республики Беларусь «О безопасности генно-инженерной деятельности». В нем сформулированы основные принципы безопасности в работе с генетически модифицированными организмами и продуктами, созданными на их основе. Определены организационно-правовые основы государственного регулирования, порядок государственной экспертизы безопасности генетически модифицированных организмов, их регистрации, высвобождения в окружающую среду и другие вопросы.

Все эти меры будут способствовать минимизации возможных вредных последствий от использования генно-инженерных технологий, без которых человечество в XXI в. уже никак не сможет обойтись.

- ?
1. Что представляет собой генодиагностика? Генная терапия?
 2. Приведите примеры успешного использования методов генетической инженерии в животноводстве и растениеводстве.
 3. Какие перспективы открываются в селекции в связи с применением методов генной и клеточной инженерии?
 4. Какие меры принимаются для недопущения неконтролируемого использования генетически модифицированных организмов?
 5. Приведите доводы «за» и «против» использования трансгенных организмов. Как лично вы относитесь к данной проблеме? Почему?

Примеры решения задач

§ 7

1. Участок одной из цепей молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: АГГТЦААЦТ. Определите нуклеотидную последовательность участка второй цепи ДНК, комплементарного данному.

Решение. В молекуле ДНК аденин комплементарен тимину, а гуанин — цитозину. Значит, комплементарный участок имеет следующую последовательность нуклеотидов: ТЦЦАГТТГА.

Ответ. Нуклеотидная последовательность комплементарного участка ТЦЦАГТТГА.

2. Фрагмент молекулы ДНК (двойной спирали) имеет длину 68 нм и содержит 120 адениловых нуклеотидов (А). Рассчитайте процентное содержание всех типов нуклеотидов, входящих в состав данного фрагмента ДНК.

Решение. 1. Найдем общее количество нуклеотидов в данном фрагменте ДНК. Один виток двойной спирали ДНК содержит 10 пар нуклеотидов и имеет длину 3,4 нм. Следовательно, одна пара нуклеотидов занимает участок ДНК длиной 0,34 нм. Значит, данный фрагмент содержит $68 : 0,34 = 200$ пар нуклеотидов = 400 нуклеотидов.

2. Процентное содержание адениловых нуклеотидов в этом фрагменте равно: $A = 120 : 400 \cdot 100 \% = 30 \%$. Согласно правилу Чаргаффа, в молекуле ДНК $A = T$, $G = C$. Следовательно, $A = T = 30 \%$. На остальные нуклеотиды (Г и Ц) приходится: $100 \% - 30 \% - 30 \% = 40 \%$. $G = C = 40 \% : 2 = 20 \%$.

Ответ. $A = 30 \%$, $T = 30 \%$, $G = 20 \%$, $C = 20 \%$.

§ 23

1. Яйцеклетка кукурузы содержит 10 хромосом. Сколько дочерних клеток образуется при делении соматической клетки кукурузы путем митоза? Мейоза? Какое количество хромосом будут содержать дочерние клетки в каждом случае?

Решение. 1. Яйцеклетки — это половые клетки, они имеют гаплоидный (n) набор хромосом. Следовательно, для кукурузы $n = 10$. Соматическая клетка кукурузы содержит диплоидный набор хромосом: $2n = 20$.

2. В результате митоза из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом. Значит, из одной соматической клетки образуются две, и в каждой будет содержаться по 20 хромосом. В результате мейоза из одной материнской клетки образуются четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом. Следовательно, из соматической клетки ($2n$) образуются четыре дочерние с гаплоидным (n) набором — по 10 хромосом в каждой.

О т в е т. При делении митозом образуются две дочерние клетки, содержащие по 20 хромосом. При делении мейозом образуются четыре дочерние клетки, по 10 хромосом в каждой.

2. Кариотип волка представлен 78 хромосомами. Чему будет равно количество хромосом (n) и хроматид (c):

- а) в соматической клетке волка во время G_2 -периода интерфазы;
- б) в сперматозоиде;
- в) у каждого полюса клетки кишечника в конце анафазы митоза;
- г) в дочерних клетках, образовавшихся после первого мейотического деления?

Решение. 1. Клетки тела волка содержат диплоидный набор хромосом. Следовательно, кариотип волка: $2n = 78$.

2. Соматические клетки в G_2 -периоде содержат набор $2n4c$, что для волка составляет 78 хромосом, 156 хроматид. Сперматозоиды образуются в результате мейоза, значит, их набор $1n1c$ — 39 хромосом и хроматид (хроматиды — это дочерние хромосомы). Клетка кишечника — соматическая, в конце анафазы митоза у каждого полюса находится $2n2c$, т. е. 78 хромосом и хроматид. Набор каждой дочерней клетки после мейоза I составляет $1n2c$ или 39 хромосом, 78 хроматид.

О т в е т. а) $n = 78, c = 156$; б) $n = 39, c = 39$; в) $n = 78, c = 78$; г) $n = 39, c = 78$.

§ 25

Сколько граммов кислорода необходимо для полного окисления 360 г глюкозы? Какое максимальное количество АТФ (моль) при этом может синтезироваться в организме?

Решение. 1. Найдем количество глюкозы (моль), подвергшейся полному окислению.

$$M(C_6H_{12}O_6) = 12 \cdot 6 + 1 \cdot 12 + 16 \cdot 6 = 180 \text{ г/моль.}$$

$$n(C_6H_{12}O_6) = m : M = 360 \text{ г} : 180 \text{ г/моль} = 2 \text{ моль.}$$

2. Суммарное уравнение аэробного дыхания:



Для полного окисления 1 моль глюкозы необходимо 6 моль кислорода, при этом может синтезироваться 38 моль АТФ. Следовательно, для полного окисления 2 моль глюкозы понадобится 12 моль кислорода, и при этом может синтезироваться 76 моль АТФ.

3. Рассчитаем массу кислорода.

$$M(O_2) = 16 \cdot 2 = 32 \text{ г/моль.}$$

$$m(O_2) = n \cdot M = 12 \text{ моль} \cdot 32 \text{ г/моль} = 384 \text{ г.}$$

О т в е т. Необходимо 384 г кислорода, может синтезироваться 76 моль АТФ.

§ 26

В организме человека при мышечной работе было израсходовано 0,1 моль глюкозы, причем полному аэробному расщеплению подверглось 60 % глюкозы, остальная часть была утилизирована в ходе брожения. Какое максимальное количество АТФ (моль) могло при этом синтезироваться?

Решение. 1. Полному окислению подверглось: $0,1 \text{ моль} \cdot 60 \% : 100 \% = 0,06 \text{ моль}$ глюкозы.

В ходе брожения использовано: $0,1 \text{ моль} - 0,06 \text{ моль} = 0,04 \text{ моль}$ глюкозы.

2. Суммарное уравнение аэробного дыхания:



При полном окислении 1 моль глюкозы может синтезироваться 38 моль АТФ, значит, при полном окислении 0,06 моль глюкозы может образоваться: $38 \cdot 0,06 = 2,28 \text{ моль}$ АТФ.

3. В организме человека при дефиците кислорода протекает молочнокислое брожение:



При расщеплении 1 моль глюкозы образуется 2 моль АТФ. Следовательно, при расщеплении 0,04 моль глюкозы может синтезироваться 0,08 моль АТФ.

4. Найдем общее количество АТФ:

$$2,28 \text{ моль} + 0,08 \text{ моль} = 2,36 \text{ моль}.$$

О т в е т. В организме могло синтезироваться 2,36 моль АТФ.

§ 27

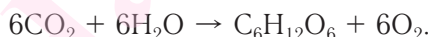
Сколько углекислого газа (кг) было поглощено растениями в процессе фотосинтеза, если известно, что ими было синтезировано 900 г глюкозы?

Решение. 1. Найдем количество (моль) синтезированной глюкозы.

$$M(\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6) = 12 \cdot 6 + 1 \cdot 12 + 16 \cdot 6 = 180 \text{ г/моль}.$$

$$n(\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6) = m : M = 900 \text{ г} : 180 \text{ г/моль} = 5 \text{ моль}.$$

2. Общее уравнение фотосинтеза:



Для синтеза 1 моль глюкозы необходимо 6 моль CO_2 . Значит, для образования 5 моль глюкозы нужно $5 \cdot 6 = 30 \text{ моль}$ CO_2 .

3. Определим массу поглощенного CO_2 .

$$M(\text{CO}_2) = 12 + 16 \cdot 2 = 44 \text{ г/моль}.$$

$$m(\text{CO}_2) = n \cdot M = 30 \text{ моль} \cdot 44 \text{ г/моль} = 1320 \text{ г} = 1,32 \text{ кг}.$$

О т в е т. Растения поглотили 1,32 кг углекислого газа.

§ 28

Молекула белка состоит из 180 остатков аминокислот. Какую длину (нм) имеет ген, кодирующий данный белок? Стартовый кодон и стоп-кодон при расчетах не учитывайте.

Решение. 1. Определим количество нуклеотидов в соответствующей иРНК. Каждая аминокислота кодируется триплетом — сочетанием из трех нуклеотидов. Следовательно, иРНК содержит 180 триплетов или $180 \cdot 3 = 540$ нуклеотидов. В условии задачи указано, что стартовый кодон и стоп-кодон учитывать не нужно, поэтому мы **не** прибавляем еще 2 триплета (6 нуклеотидов).

2. Поскольку иРНК содержит 540 нуклеотидов, соответствующий ген (участок молекулы ДНК) содержит 540 пар нуклеотидов. Виток двойной спирали ДНК содержит 10 пар нуклеотидов и имеет длину 3,4 нм, т. е. одна пара нуклеотидов занимает участок ДНК длиной 0,34 нм. Таким образом, участок молекулы ДНК, содержащий 540 пар нуклеотидов, имеет длину: $540 \cdot 0,34 \text{ нм} = 183,6 \text{ нм}$.

Ответ. Ген имеет длину 183,6 нм.

§ 29

Установите последовательность антикодонов тРНК, участвующих в синтезе пептида, если соответствующая нетранскрибируемая цепь молекулы ДНК содержит последовательность нуклеотидов: ЦАТЦЦТАТГЦТЦТАГ. С помощью таблицы генетического кода определите последовательность аминокислотных остатков данного пептида.

Решение. 1. По принципу комплементарности установим последовательность нуклеотидов транскрибируемой цепи ДНК и соответствующей иРНК (учитывая, что в молекуле РНК вместо тимина содержится урацил). Затем с помощью таблицы генетического кода установим структуру закодированного пептида.

Нетранскрибируемая цепь ДНК	ЦАТ	ЦЦТ	АТГ	ЦТЦ	ТАГ
Транскрибируемая цепь ДНК	ГТА	ГГА	ТАЦ	ГАГ	АТЦ
иРНК	ЦАУ	ЦЦУ	АУГ	ЦУЦ	УАГ
Пептид	Гис — Про — Мет — Лей — стоп				

2. Запишем антикодоны соответствующих тРНК. При этом не забываем, что тРНК к стоп-кодонам записывать не нужно.

Антикодоны тРНК	ГУА	ГГА	УАЦ	ГАГ	—
-----------------	-----	-----	-----	-----	---

Ответ. Последовательность антикодонов тРНК: ГУА, ГГА, УАЦ, ГАГ. Последовательность аминокислотных остатков пептида: Гис—Про—Мет—Лей.

§ 41

У человека умение лучше владеть правой рукой (праворукость) полностью доминирует над леворукостью. Женщина-правша, отец которой был леворуким, вышла замуж за мужчину-левшу. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка-левши?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

A — праворукость (правша);

a — леворукость (левша).

2. Определим генотипы родителей. Женщина — правша, значит, она может иметь генотип AA или Aa . В условии также сказано, что ее отец был левшой (генотип — aa), значит, дочь унаследовала от него ген a . Следовательно, генотип женщины — Aa . Генотип ее мужа — aa , т. к. по условию задачи он левша. Скрещивание можно записать любым способом (на выбор):

Генная форма записи	
$P:$	♀ Aa × ♂ aa
$G:$	(A), (a) (a)
$F_1:$	Aa aa правша левша 50 % 50 %

Хромосомная форма записи	
$P:$	♀ $\frac{A}{a}$ × ♂ $\frac{a}{a}$
$G:$	(A), (a) (a)
$F_1:$	$\frac{A}{a}$ $\frac{a}{a}$ правша левша 50 % 50 %

3. Итак, расщепление по фенотипу (и по генотипу) в потомстве составило 1 : 1. Вероятность рождения ребенка-правши — 50 %, левши — также 50 %.

О т в е т. Вероятность рождения ребенка-левши — 50 %.

§ 42

1. Все потомки, полученные от скрещивания растений львиного зева с широкими и узкими листьями, имеют средние по ширине листья. В результате скрещивания растений, имеющих средние листья, получено 80 растений львиного зева. Сколько из них имеют узкие листья, если расщепление соответствует теоретически ожидаемому? Как наследуется ширина листьев у львиного зева?

Решение. 1. Гены, определяющие ширину листьев львиного зева, взаимодействуют по типу неполного доминирования, поскольку у гибридов проявляется промежуточный признак — средние по ширине листья. Значит, растения со средними листьями — гетерозиготы.

2. Из условия задачи очевидно, какой признак является доминантным (широкие листья или узкие), а какой — рецессивным. При неполном доминировании это неважно, понятия «доминантный» и «рецессивный» в данном случае используются только ради удобства (в отличие от полного доминирования). Допустим, доминантный ген определяет широкие листья, а рецессивный — узкие (можно обозначить гены «наоборот», ответ задачи от этого не изменится). Введем обозначения генов, укажем генотип гетерозиготных растений:

A — широкие листья;

a — узкие листья;

Aa — средние листья.

3. Запишем ход скрещивания растений со средними листьями:

Генная форма записи			
$P:$	♀ Aa	×	♂ Aa
$G:$	(A), (a)		(A), (a)
$F_1:$	AA	Aa	Aa
	широкие 25 %	средние 50 %	узкие 25 %

Хромосомная форма записи			
$P:$	♀ $\frac{A}{a}$	×	♂ $\frac{A}{a}$
$G:$	(A), (a)		(A), (a)
$F_1:$	$\frac{A}{A}$	$\frac{A}{a}$	$\frac{a}{a}$
	широкие 25 %	средние 50 %	узкие 25 %

4. В потомстве наблюдается расщепление 1 : 2 : 1. Общее количество потомков — 80, при этом узкие листья наследуют 25 %. Значит, количество растений с узкими листьями: $80 \cdot 25 \% : 100 \% = 20$.

О т в е т. Ширина листьев у львиного зева наследуется по типу неполного доминирования. Узкие листья имеют 20 растений.

2. Какие группы крови могут быть у детей, если их мать имеет четвертую группу крови, а отец — первую?

Р е ш е н и е. 1. Группы крови по системе АВ0 контролируются тремя генами, два из которых взаимодействуют по типу кодоминирования, что приводит к появлению IV группы крови. Введем обозначения, укажем соответствующие признаки (не забывая о IV группе крови):

I^0 — I группа крови;

I^A — II группа крови;

I^B — III группа крови;

$I^{A/B}$ — IV группа крови.

2. Генотип человека с IV группой крови — только $I^A I^B$, с первой — только $I^0 I^0$, другие варианты исключены. Запишем ход скрещивания:

Генная форма записи	
P:	♀ $I^A I^B$ × ♂ $I^0 I^0$
G:	⊙ I^A , ⊙ I^B ⊙ I^0
F ₁ :	$I^A I^0$ $I^B I^0$
	II группа III группа
	50 % 50 %

Хромосомная форма записи	
P:	♀ $\frac{I^A}{I^B}$ × ♂ $\frac{I^0}{I^0}$
G:	⊙ $\frac{I^A}{-}$, ⊙ $\frac{I^B}{-}$ ⊙ $\frac{I^0}{-}$
F ₁ :	$\frac{I^A}{I^0}$ $\frac{I^B}{I^0}$
	II группа III группа
	50 % 50 %

3. Расщепление в потомстве 1 : 1, 50 % детей — со второй группой крови, 50 % — с третьей.

О т в е т. Вероятность рождения ребенка со второй группой крови — 50 %, с третьей — 50 %.

§ 43

У человека резус-положительность полностью доминирует над резус-отрицательностью. В семье, где оба родителя — резус-положительные, у матери I группа крови, а у отца — III, родился резус-отрицательный ребенок с I группой. Какова вероятность рождения у этих родителей резус-положительного ребенка с III группой крови?

Р е ш е н и е. 1. Введем обозначения генов:

I^0 — I группа крови;

I^A — II группа крови;

I^B — III группа крови;

$I^A I^B$ — IV группа крови;

D — резус-положительность (Rh^+);

d — резус-отрицательность (Rh^-).

2. Установим генотипы родителей. По условию задачи у резус-положительной матери I группа крови, что позволяет записать часть ее генотипа (фенотипический радикал) следующим образом: $I^0 I^0 D$ - (или $\frac{I^0 D}{I^0}$). У резус-положительного отца III группа крови — запишем часть его генотипа в виде: $I^B D$ - (или $\frac{I^B D}{-}$). В условии сказано, что у этих родителей есть резус-отрицательный ребенок с I группой крови — его генотип $I^0 I^0 dd$ (или $\frac{I^0 d}{I^0 d}$). У ребенка в каждой аллель-

ной паре один из генов получен от матери, другой — от отца. Значит, у обоих родителей в генотипе имеется ген I^0 и ген d . Дополним генотипы родителей соответствующими генами и запишем скрещивание:

Генная форма записи	
P: ♀ I^0Dd	× ♂ I^0Dd
G: $(I^0D), (I^0d)$	$(I^0D), (I^0d), (I^0D), (I^0d)$

Хромосомная форма записи	
P: ♀ $\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$	× ♂ $\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$
G: $(I^0D), (I^0d)$	$(I^0D), (I^0d), (I^0D), (I^0d)$

3. Построим решетку Пеннета, в ячейках которой укажем генотипы и фенотипы детей (F_1):

	(I^0D)	(I^0d)	(I^0D)	(I^0d)
(I^0D)	I^0I^0DD III Rh ⁺	I^0I^0Dd III Rh ⁺	I^0I^0DD I Rh ⁺	I^0I^0Dd I Rh ⁺
(I^0d)	I^0I^0Dd III Rh ⁺	I^0I^0dd III Rh ⁻	I^0I^0Dd I Rh ⁺	I^0I^0dd I Rh ⁻

	(I^0D)	(I^0d)	(I^0D)	(I^0d)
(I^0D)	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{D}$ III Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ III Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{D}$ I Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ I Rh ⁺
(I^0d)	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ III Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{d}{d}$ III Rh ⁻	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ I Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{d}{d}$ I Rh ⁻

4. Рассчитаем вероятность рождения резус-положительного ребенка с III группой крови: $\frac{3}{8} \cdot 100\% = 37,5\%$.

Ответ. Вероятность рождения резус-положительного ребенка с III группой крови — 37,5 %.

§ 44

У дрозофилы серая окраска тела доминирует над черной, а красные глаза — над пурпурными. Гены, контролирующие окраску тела и цвет глаз, находятся во второй паре хромосом на расстоянии 6 морганид друг от друга. Самку, гетерозиготную по обоим признакам (при этом серую окраску тела она унаследовала от одного родителя, а красный цвет глаз — от другого), скрестили с черным самцом, имеющим пурпурные глаза. Какова вероятность появления в потомстве: а) серых особей с красными глазами; б) черных особей с красными глазами?

Решение. 1. Введем обозначения генов, укажем расстояние между ними:

A — серое тело;

a — черное тело;

B — красные глаза;
 b — пурпурные глаза;
 $r_{AB} = 6\%$ (6 морганид).

2. Гены, определяющие окраску тела и цвет глаз, сцеплены. Дигетерозиготная самка унаследовала серую окраску тела (A) и красные глаза (B) от разных родителей, поэтому ее генотип следует записать как: $Ab//aB$ (или $\frac{Ab}{aB}$). Черный самец с пурпурными глазами имеет генотип $ab//ab$ (или $\frac{ab}{ab}$). Запишем скрещивание, учитывая, что у дигетерозиготной самки образуется два типа некрсоверных гамет в равном соотношении и два типа крсоверных гамет также в равном соотношении. Для удобства выделим крсоверные гаметы и особи звездочками (*).

Генная форма записи				Хромосомная форма записи			
P:	♀	$Ab//aB$	×	♂	$ab//ab$		
G:		(Ab) , (aB) , (AB^*) , (ab^*)			(ab)		
F ₁ :		$Ab//ab$		$aB//ab$		$AB^*//ab$	$ab^*//ab$
		серое тело пурпурн. глаза 47 %		черное тело красные глаза 47 %		серое тело красные глаза 3 %	черное тело пурпурн. глаза 3 %

3. Рассчитаем процентное соотношение особей в F_1 . Расстояние между генами — 6 морганид, значит, крсоинговер между ними протекает с вероятностью 6%. Следовательно, общее количество крсоверных особей составит 6% (а особей каждого фенотипического класса — по 3%). Общее количество некрсоверных особей равно: $100\% - 6\% = 94\%$ (т. е. каждый фенотипический класс — по 47%).

Ответ. а) Серых особей с красными глазами — 3%; б) черных особей с красными глазами — 47%.

§ 45

1. Дальтонизм обусловлен рецессивным геном, локализованным в X-хромосоме. В одной семье мать страдает дальтонизмом, а отец нормально различает цвета. Какова вероятность рождения в этой семье: а) ребенка, нормально различающего цвета; б) дальтоника среди сыновей?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

A — нормальное цветоощущение (норма);

a — дальтонизм.

2. Генотип матери, страдающей дальтонизмом, X^aX^a (в хромосомной форме записи $\frac{a}{a}$). Генотип здорового отца — X^AY ($\frac{A}{Y}$). Запишем ход скрещивания:

Генная форма записи	
$P:$	♀ X^aX^a × ♂ X^AY
$G:$	⊙ X^a ⊙ X^A , ⊙ Y
$F_1:$	X^AX^a X^aY
	здоровая дочь сын дальтоник (носитель) 50 % 50 %

Хромосомная форма записи	
$P:$	♀ $\frac{a}{a}$ × ♂ $\frac{A}{Y}$
$G:$	⊙ a ⊙ A , ⊙ Y
$F_1:$	$\frac{A}{a}$ $\frac{a}{Y}$
	здоровая дочь сын дальтоник (носитель) 50 % 50 %

3. Вероятность рождения ребенка с нормальным цветоощущением — 50 %, причем это только девочки, и все они будут носительницами гена дальтонизма. Все сыновья в этой семье — дальтоники, поэтому вероятность рождения дальтоника среди сыновей — 100 %.

Отв е т. а) Вероятность рождения ребенка, нормально различающего цвета, — 50 %; б) вероятность рождения дальтоника среди сыновей — 100 %.

2. У канареек длина клюва — аутосомный признак, причем короткий клюв доминирует над длинным. Зеленая окраска перьев доминирует над коричневой, цвет оперения контролируется генами, локализованными в Z -хромосоме. Дигетерозиготного самца скрестили с зеленой самкой, имеющей длинный клюв. Какова вероятность появления в потомстве: а) зеленых особей с коротким клювом; б) коричневых самок с длинным клювом; в) зеленых особей с длинным клювом среди самцов?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

A — короткий клюв;

a — длинный клюв;

B — зеленая окраска;

b — коричневая окраска.

2. У птиц гетерогаметным полом являются самки, поэтому генотип зеленой самки, имеющей длинный клюв, нужно записать как aaZ^BW ($\frac{a}{a}\frac{B}{W}$). Самец дигетерозиготный — его генотип AaZ^bZ^b ($\frac{A}{a}\frac{B}{b}$). Запишем скрещивание:

Генная форма записи	
P:	♀ $aaZ^B W$ × ♂ $AaZ^B Z^b$
G:	(aZ^B) , (aW) (AZ^B) , (AZ^b) , (aZ^B) , (aZ^b)

Хромосомная форма записи	
P:	♀ $\frac{a}{a} \frac{B}{B}$ × ♂ $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$
G:	(\underline{aB}) , $(\underline{a\rightarrow})$ (\underline{AB}) , (\underline{Ab}) , (\underline{aB}) , (\underline{ab})

3. Построим решетку Пеннета, в ячейках которой укажем генотипы и фенотипы потомства (F_1):

Генная форма записи	Генная форма записи			
	(AZ^B)	(AZ^b)	(aZ^B)	(aZ^b)
(aZ^B)	$AaZ^B Z^B$ короткий зеленый ♂	$AaZ^B Z^b$ короткий зеленый ♂	$aaZ^B Z^B$ длинный зеленый ♂	$aaZ^B Z^b$ длинный зеленый ♂
(aW)	$AaZ^B W$ короткий зеленая ♀	$AaZ^b W$ короткий коричневая ♀	$aaZ^B W$ длинный зеленая ♀	$aaZ^b W$ длинный коричневая ♀

Хромосомная форма записи	Хромосомная форма записи			
	(\underline{AB})	(\underline{Ab})	(\underline{aB})	(\underline{ab})
(\underline{aB})	$\frac{A}{a} \frac{B}{B}$ короткий зеленый ♂	$\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ короткий зеленый ♂	$\frac{a}{a} \frac{B}{B}$ длинный зеленый ♂	$\frac{a}{a} \frac{B}{b}$ длинный зеленый ♂
$(\underline{a\rightarrow})$	$\frac{A}{a} \frac{B}{\rightarrow}$ короткий зеленая ♀	$\frac{A}{a} \frac{b}{\rightarrow}$ короткий коричневая ♀	$\frac{a}{a} \frac{B}{\rightarrow}$ длинный зеленая ♀	$\frac{a}{a} \frac{b}{\rightarrow}$ длинный коричневая ♀

4. Вероятность появления зеленых особей с коротким клювом (в данном случае пол особей не важен): $\frac{3}{8} \cdot 100\% = 37,5\%$; коричневых самок с длинным клювом: $\frac{1}{8} \cdot 100\% = 12,5\%$. Вероятность появления зеленых особей с длинным клювом среди самцов составляет $\frac{2}{4} \cdot 100\% = \frac{1}{2} \cdot 100\% = 50\%$.

Ответ. а) 37,5%; б) 12,5%; в) 50%.

Словарь основных терминов и понятий

Автогетеротрофы — организмы, способные как к автотрофному, так и к гетеротрофному питанию (например, *эвглена зеленая*).

Автополиплоидия — см. Полиплоидия.

Автотрофы — организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических (зеленые растения, водоросли, некоторые бактерии).

Акросома — органоид, расположенный на переднем конце головки сперматозоида. Содержит ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки при оплодотворении.

Акселерация — ускорение темпов физического (в том числе и полового) развития детей.

Алкалоиды — биологически активные азотсодержащие органические вещества природного (преимущественно растительного) происхождения. Защищают растения от поедания животными. Многие алкалоиды — сильные яды, некоторые используются в медицине.

Аллельные гены (аллели) — гены, контролирующие альтернативные формы проявления одного и того же признака; располагаются в одинаковых локусах гомологичных хромосом.

Аллергия — неадекватный по силе иммунный ответ, вызванный повышенной чувствительностью организма к определенному веществу (аллергену).

Аллоплоидия — кратное увеличение набора хромосом у межвидовых и межродовых гибридов, позволяющее преодолеть бесплодие таких гибридов.

Альтернативные признаки — признаки, которые обычно не могут присутствовать у организма одновременно; взаимоисключающие признаки. Например, положительный и отрицательный резус-фактор, гладкая и морщинистая поверхность семян.

Аминокислоты — низкомолекулярные органические соединения, в состав молекул которых входят аминогруппа ($-\text{NH}_2$) и карбоксильная группа ($-\text{COOH}$). Аминокислоты — мономеры белков. Известно около 200 аминокислот, но в состав белков входят только 20 — их называют белокобразующими.

Амитоз — прямое деление клетки без образования веретена деления. При амитозе генетический материал распределяется между дочерними клетками неравномерно, случайным образом, часто происходит лишь деление ядра без деления клетки на две дочерние.

Анаболизм — см. Пластический обмен.

Анализирующее скрещивание — скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип (анализируемая особь), с гомозиготной рецессивной особью. По фенотипам полученного потомства можно установить генотип анализируемой особи.

Анаэробы — организмы, способные обитать в бескислородной среде (многие бактерии, некоторые протисты и грибы, паразитические черви и др.).

Анеуплоидия — см. Гетероплоидия.

Антибиотики — биологически активные вещества природного или синтетического происхождения, способные убивать микроорганизмы или угнетать их рост.

Антигены — чужеродные для организма вещества и объекты, способные вызвать иммунный ответ.

Антикодон — участок молекулы тРНК, состоящий из трех нуклеотидов, отвечающий за соединение тРНК с иРНК в процессе синтеза белка. Если кодон иРНК и антикодон тРНК оказываются комплементарными, то между двумя аминокислотами, оказавшимися рядом в реакционном центре рибосомы, возникает пептидная связь.

Антитела — см. Иммуноглобулины.

Апоптоз — запрограммированная гибель клеток. Процесс самоликвидации клеток, регулируемый организмом.

Аппарат Гольджи — см. Комплекс Гольджи.

Ассимиляция — см. Пластический обмен.

АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) — вещество, выполняющее роль универсального аккумулятора и переносчика энергии в клетке. В состав молекулы АТФ входит аденин, рибоза и три остатка фосфорной кислоты. При поочередном отщеплении двух остатков фосфорной кислоты поэтапно высвобождается энергия, заключенная в двух макроэргических связях молекулы АТФ.

Аутбридинг — неродственное (межпородное или межсортовое) скрещивание.

Аугосомы — неполовые хромосомы; все хромосомы, за исключением половых.

Аутофагия (автофагия) — разрушение поврежденных или неактивных клеточных структур с помощью лизосом.

Аэробы — организмы, использующие в процессе клеточного дыхания кислород (все растения, большинство животных, грибов и протистов, многие бактерии).

Белки — биополимеры, молекулы которых образованы аминокислотными остатками (от 50 до нескольких тысяч), соединенными пептидными связями. Выполняют в организме разнообразные функции: структурную, каталитическую, двигательную, транспортную, защитную, рецепторную и др.

Биологические полимеры (биополимеры) — высокомолекулярные органические соединения, которые содержатся в клетках живых организмов и выполняют исключительно важные биологические функции. К биополимерам относятся белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты.

Биотехнология — область науки и практической деятельности, связанная с производством различных продуктов при помощи живых организмов, культивируемых клеток и биологических процессов.

Бластула — стадия эмбрионального развития животных: полый пузырек, стенка которого образована одним слоем клеток — бластодермой.

Брожение — ферментативное бескислородное расщепление органических веществ, преимущественно углеводов. Характерно для клеток анаэробов, может протекать и в клетках аэробных организмов при дефиците кислорода. В зависимости от конечных продуктов различают молочнокислое, уксуснокислое, спиртовое и другие типы брожения.

Буферные растворы — растворы, в которых при изменении состава среды сохраняется относительное постоянство концентрации ионов водорода (H^+).

Вакуоли — органоиды клетки — одномембранные пузырьки или полости с клеточным соком. Основные функции: хранение и изоляция различных веществ, регуляция водного баланса клетки. В клетках протистов могут содержаться сократительные вакуоли, выполняющие функцию осморегуляции.

Векторы — искусственно сконструированные молекулы ДНК, используемые в генетической инженерии для переноса генетического материала в клетки различных организмов.

Включения — непостоянные внутриклеточные образования, чаще всего запасные питательные вещества или конечные продукты обмена веществ.

В-лимфоциты — клетки иммунной системы, которые при контакте с антигеном или в результате стимуляции Т-лимфоцитами, активируются и вырабатывают иммуноглобулины (часть В-лимфоцитов становится клетками иммунной памяти).

Водородная связь — слабое нековалентное взаимодействие между атомом водорода какой-либо молекулы, имеющим частично положительный заряд, и электроотрицательным атомом (O, N, S и др.) другой или той же самой молекулы. Водородные связи обуславливают ряд особых свойств воды, стабилизируют вторичную структуру молекул белков, ДНК и других веществ.

Водородный показатель (рН) — величина, характеризующая концентрацию или активность ионов водорода (H^+) в растворах. В водных растворах величина рН обычно принимает значения от 0 до 14. Нейтральная среда характеризуется значением рН = 7, в щелочной среде рН больше 7, в кислой — меньше 7.

Гаметогенез — процесс образования половых клеток (гамет).

Гаметы — половые клетки; специализированные клетки, обеспечивающие половое размножение организмов. В подавляющем большинстве случаев содержат гаплоидный набор хромосом.

Гаплоидный набор хромосом — одинарный набор хромосом ($1n$), в котором все хромосомы непарные. Характерен для половых клеток и спор.

Гастрола — стадия эмбрионального развития животных; зародыш на этой стадии имеет стенку, образованную двумя слоями клеток (наружный слой — эк-

тодерма, внутренний — энтодерма) и внутреннюю полость — гастрощель, со-общающуюся с внешней средой отверстием — гастропором (первичным ртом).

Гастрюляция — процесс обособления двух первичных зародышевых листов (эктодермы и энтодермы) у зародышей многоклеточных животных.

Гемофилия — наследственное нарушение свертываемости крови, обусловленное рецессивным геном, расположенным в X-хромосоме человека. У больных снижен или нарушен синтез одного из факторов свертывания крови.

Ген — участок молекулы ДНК (участок хромосомы), содержащий информацию о структуре определенного белка, рРНК или тРНК.

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости живых организмов.

Генетическая (генная) инженерия — раздел молекулярной биологии, связанный с выделением генов из клеток живых организмов, осуществлением различных манипуляций с ними (в том числе созданием гибридных молекул ДНК) и внедрением их в другие организмы.

Генетически модифицированные организмы (ГМО) — см. Трансгенные организмы.

Генетический код — универсальная для живых организмов система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов ДНК (иРНК).

Генная терапия (генотерапия) — лечение наследственных заболеваний путем введения генов в клетки пациентов с целью направленного изменения генных дефектов или придания клеткам новых функций.

Генные мутации — мутации, при которых изменяется последовательность нуклеотидов ДНК в пределах одного гена.

Генодиагностика — совокупность методов, позволяющих обнаруживать и распознавать генетические изменения в клетках, а также выявлять по специфическим генам возбудителей болезней на ранних этапах инфекции.

Гено́м — совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов; гаплоидный набор генов.

Геномные мутации — мутации, связанные с изменением количества хромосом в клетках.

Генотип — совокупность генов какой-либо особи.

Гетерогаметный пол — пол, имеющий разные половые хромосомы (или одну — непарную) и образующий два типа гамет. Например, у млекопитающих это мужской пол (XY), у птиц — женский (ZW).

Гетерозиготная особь (гетерозигота) — организм, в клетках которого содержатся разные аллельные гены, например Aa , Bb , $I^A I^B$.

Гетерозис (гибридная мощь) — повышение жизнеспособности и продуктивности гибридов по сравнению с родительскими формами.

Гетероплоидия (анеуплоидия) — тип геномных мутаций, связанный с избытком или недостатком хромосом в определенных гомологичных парах, при этом клетки мутанта содержат количество хромосом, не кратное гаплоидному набору.

Гетеротрофы — организмы, которые питаются готовыми органическими веществами, т. к. не способны синтезировать их из неорганических соединений (животные, грибы, многие протисты и бактерии, бесхлорофилльные растения-паразиты).

Гиалоплазма — внутренняя среда клетки, в которой расположены все внутриклеточные структуры. Представляет собой вязкий раствор, содержащий различные органические и неорганические вещества.

Гибрид — потомок от скрещивания генетически различных родительских форм.

Гибридизация — процесс скрещивания особей одного вида (внутривидовая гибридизация) или разных видов, родов (отдаленная гибридизация).

Гистогенез — процесс формирования тканей в ходе индивидуального развития организма.

Гликокаликс — надмембранный комплекс клеток животных. Образован молекулами олиго- и полисахаридов, ковалентно связанными с липидами и белками плазмалеммы. Основные функции: рецепторная, узнавательная.

Гликолиз — многоступенчатый процесс ферментативного бескислородного расщепления глюкозы до пировиноградной кислоты, протекающий в цитоплазме клеток.

Гликолипиды — вещества, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами.

Гомогаметный пол — пол, имеющий одинаковые половые хромосомы и образующий один тип гамет. Например, у млекопитающих это женский пол (XX), у птиц — мужской (ZZ).

Гомозиготная особь (гомозигота) — организм, в клетках которого содержатся одинаковые аллельные гены, например AA , aa , $I^B I^B$.

Гомологичные хромосомы — парные хромосомы. Имеют одинаковое строение, содержат одинаковый набор генов (могут различаться лишь аллельными формами генов) и определяют развитие одних и тех же признаков. Гомологичные хромосомы могут обмениваться участками в ходе мейоза (явление кроссинговера).

Грана — группа лежащих друг над другом тилакоидов в хлоропластах растительных клеток.

Группа сцепления — группа генов, находящихся в одной и той же хромосоме. Количество групп сцепления равно числу пар хромосом.

Делеция — внутрихромосомная мутация, в результате которой происходит потеря участка хромосомы.

Денатурация — утрата природной структуры молекулами биополимеров (белков, нуклеиновых кислот) под действием физических или химических факторов без разрушения первичной структуры. Денатурация ведет к изменению пространственной конфигурации и свойств биополимера, может быть полной и частичной, обратимой и необратимой.

Дигибридное скрещивание — скрещивание форм, отличающихся по двум парам альтернативных признаков.

Диплоидный набор хромосом — двойной набор хромосом ($2n$), который характерен для соматических клеток большинства организмов. В диплоидном наборе все хромосомы парные.

Диссимилиация — см. Энергетический обмен.

Дисульфидные связи (дисульфидные мостики) — ковалентные связи между атомами серы, входящими в состав остатков аминокислоты цистеина. Дисульфидные связи стабилизируют третичную структуру белковых молекул.

Диффузия — самопроизвольное перемещение частиц вещества из области высокой концентрации этого вещества в область более низкой.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — биополимер, цепи которого построены из четырех типов нуклеотидов, содержащих дезоксирибозу и отличающихся азотистым основанием (А, Т, Г, Ц). Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, соединенных между собой водородными связями, причем нуклеотиды разных цепей размещаются друг напротив друга по принципу комплементарности. В клетках ДНК обеспечивает хранение наследственной информации и ее передачу дочерним клеткам.

Доминантный ген (признак) — ген (и соответствующий признак), который проявляется в фенотипе у гетерозиготных особей и подавляет проявление другого гена и признака (рецессивного).

Дробление — последовательное многократное деление зиготы митозом, приводящее к увеличению количества дочерних клеток (бластомеров) без их роста.

Дупликация — внутрихромосомная мутация, при которой возникает двукратный или многократный повтор участка хромосомы.

Жиры — важнейшая группа липидов, которые представляют собой сложные эфиры спирта глицерина и карбоновых кислот.

Зигота — диплоидная клетка, образующаяся в результате слияния двух гамет. У растений, животных, некоторых грибов и протистов — оплодотворенная яйцеклетка.

Изменчивость — способность организмов приобретать новые признаки и свойства, отличающие их от родительских форм. Различают наследственную

(генотипическую) и ненаследственную (модификационную) изменчивость. К наследственной относится комбинативная и мутационная изменчивость.

Иммунитет — способность организма противостоять воздействию различных антигенов, а также сохранять постоянство внутренней среды и свою биологическую индивидуальность.

Иммуноглобулины (антитела) — защитные белки, которые специфически связываются с определенными антигенами и нейтрализуют их, образуя комплексы «антиген-антитело». Иммуноглобулины вырабатываются активированными В-лимфоцитами и распространяются в организме кровью, лимфой, тканевой жидкостью.

Инбредная депрессия — снижение жизнеспособности и продуктивности потомства при инбридинге, обусловленное переходом вредных рецессивных мутаций в гомозиготное состояние.

Инбридинг — близкородственное скрещивание.

Инверсия — внутриврохромосомная мутация, в результате которой участок хромосомы поворачивается на 180° , при этом меняется последовательность расположения генов.

Индукцированные мутации — мутации, возникающие под действием тех или иных мутагенов в искусственных (экспериментальных) условиях.

Интерфаза — часть клеточного цикла между двумя последовательными делениями. Как правило, включает три периода: пресинтетический (G_1), синтетический (S) и постсинтетический (G_2).

Интерфероны — защитные белки, обладающие противовирусными и противоопухолевыми свойствами.

иРНК, мРНК (информационные, или матричные, РНК) — молекулы РНК, которые содержат закодированную информацию о структуре определенных белков и служат матрицами для синтеза этих белков на рибосомах.

Искусственный отбор — выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении животных, растений и микроорганизмов для дальнейшего получения от них потомства с желаемыми признаками и свойствами.

Кариотип — совокупность признаков хромосомного набора (количество, размер, форма, строение хромосом), характерных для клеток определенного вида живых организмов.

Каротиноиды — пигменты красного, желтого, оранжевого цветов, участвующие в процессе фотосинтеза. Содержатся в хлоропластах и хромопластах.

Катаболизм — см. Энергетический обмен.

Клеточная инженерия — культивирование в специальных условиях изолированных клеток или тканей растений, животных и микроорганизмов, вклю-

чая различные манипуляции с ними (слияние клеток, удаление или пересадка органоидов и т.д.).

Клеточная культура — совокупность клеток определенного вида микроорганизмов либо определенной ткани растений или животных, выращенная в искусственных условиях на питательной среде.

Клеточное дыхание — сложный многостадийный процесс, в ходе которого происходит расщепление органических веществ (в конечном итоге до неорганических соединений), а высвобождающаяся энергия их химических связей запасается в виде АТФ. У большинства организмов клеточное дыхание идет с использованием кислорода (аэробное дыхание), у некоторых — без участия кислорода (анаэробное дыхание).

Клеточный сок — содержимое вакуолей, которое представляет собой водный раствор, содержащий различные органические и минеральные вещества (биологически активные, запасные, конечные продукты обмена, пигменты и т.п.).

Клеточный центр — немембранный органоид, состоящий из двух перпендикулярно расположенных цилиндрических телец (центриолей), от которых в разных направлениях отходят микротрубочки. Характерен для животных клеток, отсутствует у большинства растений. Является центром организации микротрубочек, обеспечивает формирование и функционирование веретена деления клетки.

Клеточный цикл — существование клетки от момента ее образования в процессе деления материнской клетки до собственного деления (включая это деление) или гибели.

Кодоминирование — равноценное участие обоих аллельных генов в формировании признака у гетерозиготной особи. Примером может служить взаимодействие доминантных генов, определяющих группы крови: у человека с генотипом $I^A I^B$ каждый ген в полной мере проявляется, поэтому эритроциты содержат оба антигена — А и В (IV группа крови).

Кодон (триплет) — участок ДНК или иРНК, который состоит из трех нуклеотидов и кодирует определенную аминокислоту (либо служит сигналом окончания синтеза белка — терминирующий кодон, стоп-кодон).

Комбинативная изменчивость — изменчивость потомства, обусловленная возникновением новых сочетаний (комбинаций) генов родителей. Источники комбинативной изменчивости: кроссинговер, независимое расхождение хромосом в анафазе I мейоза, случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Комплекс (аппарат) Гольджи — одномембранный органоид клетки, представляющий собой систему цистерн, трубочек и пузырьков. Участвует в накоплении, хранении и транспортировке различных веществ, выведении их за пределы клетки, в построении клеточной оболочки, образовании лизосом.

Комплементарность — взаимное соответствие в строении взаимодействующих молекул. В молекуле ДНК наблюдается строгое соответствие парных нуклеотидов друг другу. Комплементарные пары образуют азотистые основания: аденин и тимин, гуанин и цитозин.

Конъюгация — 1) сближение гомологичных хромосом в профазе I мейоза; 2) половой процесс без участия гамет, в ходе которого происходит обмен, передача или объединение генетической информации разных клеток (особей). Характерен для бактерий, встречается у некоторых протистов и грибов.

Кристы — складки, образованные внутренней мембраной митохондрий.

Кроссинговер — обмен участками между гомологичными хромосомами в процессе мейоза.

Кроссоверные (рекомбинантные) гаметы и особи — гаметы, образовавшиеся в результате кроссинговера и содержащие новые комбинации родительских генов, а также особи, которые появляются при участии таких гамет.

Лейкопласты — бесцветные пластиды, содержащие запасные питательные вещества.

Лизосомы — органоиды клетки — небольшие одномембранные пузырьки, содержащие набор пищеварительных ферментов. Обеспечивают расщепление сложных органических веществ (внутриклеточное пищеварение), разрушение поврежденных или неактивных клеточных компонентов.

Липиды — обширная группа жиров и жироподобных веществ. Многие липиды представляют собой сложные эфиры спиртов и карбоновых кислот. Основные биологические функции: энергетическая, структурная, защитная, регуляторная.

Липопротеины — вещества, образующиеся в результате соединения липидов с белками.

Локус — участок хромосомы, занимаемый тем или иным геном.

Макроэлементы — химические элементы, содержание которых в живых организмах составляет от десятков процентов до 0,01%. К макроэлементам относятся: кислород, углерод, водород, азот, фосфор, сера, хлор, кальций, магний, натрий, калий.

Матрикс митохондрии — пространство, ограниченное внутренней мембраной митохондрии, а также содержимое этого пространства.

Мезодерма — средний зародышевый листок, который закладывается между эктодермой и энтодермой у большинства животных. Из мезодермы у позвоночных животных развиваются ткани внутренней среды, опорно-двигательный аппарат, кровеносная, выделительная и половая системы.

Мезосомы — мембранные структуры прокариот, образующиеся путем впячивания плазмалеммы внутрь цитоплазмы.

Мейоз — способ деления эукариотических клеток, в результате которого из одной материнской клетки образуется четыре дочерние клетки с уменьшенным в 2 раза набором хромосом. Состоит из двух следующих друг за другом делений (мейоз I и мейоз II).

Метаболизм — см. Обмен веществ.

Микротрубочки — тонкие полые трубочки, образованные молекулами белка тубулина. Входят в состав цитоскелета, центриолей, ресничек и жгутиков, обеспечивают внутриклеточный транспорт различных частиц и органоидов, образуют веретено деления клетки.

Микрофиламенты — тончайшие белковые волокна, состоящие из молекул белка актина. Входят в состав цитоскелета, обеспечивают движение гиалоплазмы, амебондное движение клеток, участвуют в процессах эндо- и экзоцитоза.

Микроэлементы — химические элементы, которые содержатся в живых организмах в исключительно малых количествах (менее 0,01 %). К ним относятся железо, цинк, медь, фтор, иод, марганец, кобальт, молибден и др.

Митоз — основной способ деления эукариотических клеток, при котором из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом, как и в материнской клетке. Митоз состоит из четырех последовательных фаз — профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

Митохондрии — двумембранные органоиды, участвующие в процессе клеточного дыхания и обеспечивающие клетку энергией в виде АТФ.

Множественный аллелизм — существование гена более чем в двух аллельных формах. Например, для гена, определяющего группы крови человека, известно три аллельные формы: I^A , I^B и I^0 .

Модификационная изменчивость — изменение фенотипа под действием факторов окружающей среды, происходящее без изменения генотипа в пределах нормы реакции.

Моногибридное скрещивание — скрещивание форм, отличающихся по одной паре альтернативных признаков.

Моносахариды — простейшие по структуре углеводы, мономеры олиго- и полисахаридов. Важнейшими из них являются пентозы (C_5 -сахара; например, рибоза и дезоксирибоза) и гексозы (C_6 -сахара; например, глюкоза).

Моносомия — отсутствие в хромосомном наборе диплоидного организма одной хромосомы ($2n - 1$). Геномная мутация, частный случай гетероплоидии.

Морганида — единица частоты кроссинговера и относительного расстояния между генами. Генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

мРНК (матричные РНК) — см. иРНК (информационные РНК).

Мутагенез — процесс возникновения мутаций.

Мутагенные факторы (мутагены) — физические, химические и биологические факторы, приводящие к возникновению мутаций у живых организмов.

Мутанты — организмы, изменившие фенотип в результате проявления мутации.

Мутации — наследуемые изменения генетического материала организмов.

Мутационная изменчивость — тип наследственной изменчивости, причиной которого являются мутации.

НАДФ, НАД и ФАД — коферменты, участвующие в обмене веществ; вещества, играющие роль переносчиков атомов водорода и электронов в клетке.

Наследственность — свойство живых организмов сохранять и передавать потомкам свои признаки и свойства в неизменном виде.

Неаллельные гены — гены, расположенные в негомологичных хромосомах (в этом случае они наследуются независимо) или в разных локусах гомологичных хромосом (в этом случае они наследуются сцепленно).

Незаменимые аминокислоты — необходимые аминокислоты, которые не синтезируются в том или ином организме (например, в организме человека) и должны поступать в составе пищи. Для взрослого здорового человека незаменимыми являются 8 аминокислот: триптофан, валин, лизин, лейцин, изолейцин, треонин, фенилаланин и метионин. Для детей незаменимыми также являются аргинин и гистидин.

Нейрула — стадия эмбрионального развития хордовых животных, на которой происходит закладка и формирование нервной трубки и других осевых органов (хорды, кишечной трубки).

Некроз — гибель клеток и тканей в живом организме, вызванная действием повреждающих факторов различной природы.

Неполное доминирование — взаимодействие аллельных генов, при котором у гетерозиготных организмов проявляется признак, промежуточный между доминантным и рецессивным.

Неспецифический иммунитет — защитные механизмы, препятствующие проникновению в организм чужеродных объектов или направленные на их уничтожение без специфического распознавания (барьерные свойства кожи и слизистых оболочек, фагоцитоз, функционирование интерферонов, лизоцима, комплемента и др.).

Норма реакции — пределы модификационной изменчивости признака. Норма реакции определяется генотипом и передается по наследству.

Нуклеиновые кислоты — биополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Известно два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Они содержатся в клетках всех живых организмов, обеспечивая хранение, передачу и реализацию наследственной информации.

Нуклеотиды — органические соединения, молекулы которых состоят из азотистого основания, пятиуглеродного моносахарида (рибозы или дезоксирибозы) и остатка фосфорной кислоты. Из нуклеотидов построены молекулы нуклеиновых кислот.

Нуллисомия — отсутствие в хромосомном наборе диплоидного организма пары гомологичных хромосом ($2n - 2$). Геномная мутация, частный случай гетероплоидии.

Облегченная диффузия — перемещение веществ через биологические мембраны из области высокой концентрации этих веществ в область более низкой, осуществляемое с помощью специфических белков-переносчиков.

Обмен веществ (метаболизм) — совокупность процессов химического превращения веществ в живых организмах от момента их поступления в организм до выделения конечных продуктов. Включает реакции синтеза (ассимиляция) и расщепления веществ (диссимиляция).

Олигосахариды — углеводы, молекулы которых состоят из 2—10 остатков моносахаридов. Наиболее распространены дисахариды, состоящие из двух остатков моносахаридов (например, сахароза, мальтоза, лактоза).

Онтогенез — индивидуальное развитие организма. У многоклеточных организмов начинается с момента образования зиготы (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) и продолжается до конца жизни. У одноклеточных начинается с момента образования организма в процессе деления материнской особи и заканчивается делением или смертью.

Оогенез — процесс образования женских половых клеток.

Оплодотворение — процесс слияния гамет, в результате которого формируется зигота.

Органогенез — процесс формирования органов в ходе индивидуального развития организма.

Органоиды — постоянные специализированные структуры клетки, выполняющие определенные функции. Различают одномембранные, двумембранные и немембранные органоиды.

Осмоз — диффузия молекул растворителя (например, воды) через полупроницаемую мембрану (например, плазмалемму), разделяющую растворы с различной концентрацией растворенных веществ. При этом молекулы растворителя перемещаются из менее концентрированного раствора в более концентрированный.

Отдаленная гибридизация — скрещивание организмов, принадлежащих к разным видам.

Партеногенез — развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

Пептидная связь — вид ковалентной связи, которая возникает в результате взаимодействия аминогруппы ($-\text{NH}_2$) одной аминокислоты с карбоксильной группой ($-\text{COOH}$) другой аминокислоты.

Пептиды — органические вещества, молекулы которых состоят из остатков аминокислот, соединенных пептидными связями. Пептиды, в состав которых входит более 10 остатков аминокислот, называются полипептидами.

Пиноцитоз — процесс поглощения клеткой жидкости (с содержащимися в ней веществами) в виде мелких капель. Осуществляется путем захвата капель выростами плазмалеммы с дальнейшим заключением их в мембранную упаковку.

Пиримидиновые основания (пиримидины) — азотистые основания, которые являются производными циклического соединения — пиримидина. В состав нуклеиновых кислот входят пиримидиновые основания: тимин (в ДНК), урацил (в РНК) и цитозин.

Плазмалемма — см. Цитоплазматическая мембрана.

Плазмиды — внехромосомные факторы наследственности; кольцевые (реже линейные) молекулы ДНК, способные существовать в клетке в автономном (не связанном с хромосомами) состоянии, самостоятельно удваиваться и при делении передаваться дочерним клеткам.

Пластиды — двумембранные органоиды клеток растений и водорослей. У растений различают три основных типа пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Пластический обмен (ассимиляция, анаболизм) — совокупность реакций синтеза сложных органических соединений из более простых веществ. Сопровождается затратами (поглощением) энергии. Процессами пластического обмена являются все реакции матричного синтеза, фотосинтез и др.

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) — метод молекулярной биологии, позволяющий многократно воспроизвести (т. е. «размножить») определенный фрагмент ДНК. ПЦР широко используется в биологии и медицине, например для диагностики ряда заболеваний (наследственных, инфекционных), установления отцовства, клонирования генов и др.

Полиплоидия (автополиплоидия) — тип геномных мутаций — увеличение числа хромосом в клетках какого-либо организма, кратное гаплоидному набору. При этом могут возникать триплоидные ($3n$), тетраплоидные ($4n$) клетки и т. д.

Полисахариды — биополимеры, молекулы которых построены из множества остатков моносахаридов. Могут иметь линейную (например, целлюлоза) или разветвленную структуру (например, гликоген).

Полное доминирование — взаимодействие аллельных генов, при котором доминантный ген полностью подавляет проявление рецессивного гена.

Полярные тельца — мелкие гаплоидные клетки без запаса питательных веществ, которые образуются при оогенезе в процессе мейотического деления ооцита и впоследствии погибают.

Прокариоты — организмы, клетки которых не имеют оформленного ядра (доядерные организмы). К прокариотам относятся бактерии.

Простое бинарное деление — деление прокариотической клетки на две примерно одинаковые по размерам дочерние клетки.

Пуриновые основания (пурины) — азотистые основания, которые являются производными сложного циклического соединения — пурина. В состав нуклеиновых кислот входят пуриновые основания: аденин и гуанин.

Раздражимость — способность живых клеток, тканей или целого организма реагировать на изменения внешней и внутренней среды.

Реакция матричного синтеза — процесс синтеза из мономеров молекулы биополимера, строение которого полностью определяется структурой молекулы-матрицы (продукт реакции матричного синтеза представляет собой «отпечаток» или «слепок» матрицы). Основные реакции матричного синтеза: репликация, транскрипция и трансляция.

Ренатурация — восстановление природной пространственной структуры биополимера (белка, нуклеиновой кислоты) после денатурации.

Репликация — удвоение молекулы ДНК, одна из реакций матричного синтеза. Биосинтез двух дочерних цепей ДНК осуществляется с использованием исходных (материнских) цепей в качестве матриц.

Рецессивный ген (признак) — ген (и соответствующий признак), который не проявляется в фенотипе у гетерозиготных особей или проявляется лишь частично (при неполном доминировании).

Рибосомы — мельчайшие немембранные органоиды (15—30 нм), осуществляющие биосинтез белков. Содержатся как в эукариотических клетках, так и в клетках прокариот.

РНК (рибонуклеиновая кислота) — биополимер, цепи которого построены из четырех типов нуклеотидов, содержащих рибозу и отличающихся азотистым основанием (А, У, Г, Ц). Как правило, РНК представляет собой одну полинуклеотидную цепь, принимающую определенную пространственную конфигурацию. Различают три типа РНК: информационную или матричную (иРНК, мРНК), транспортную (тРНК) и рибосомную (рРНК).

рРНК (рибосомные РНК) — молекулы РНК, которые соединяются со специфическими белками, образуя субъединицы рибосом. Основная функция рРНК — обеспечение процесса синтеза белка.

Саморегуляция — способность биологических систем поддерживать на определенном, относительно постоянном уровне те или иные показатели, т. е. обеспечивать гомеостаз.

Секвенирование ДНК — определение последовательности нуклеотидов молекулы ДНК.

Селекция — наука о создании новых и улучшении уже существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов.

Система комплемента — около 20 белков плазмы крови, способных формировать на поверхности чужеродных клеток особые комплексы, перфорирующие мембрану.

Сифоновая организация — форма структурной организации, при которой организм представляет собой одну гигантскую многоядерную, часто разветвленную клетку.

Соматическая гибридизация — метод клеточной инженерии, в ходе которого осуществляется слияние разных типов соматических клеток одного организма или клеток организмов, принадлежащих к разным видам.

Соматические клетки — клетки, составляющие тело живых организмов за исключением половых клеток (гамет).

Сперматогенез — процесс образования мужских половых клеток.

Специфический иммунитет — защитные реакции организма, осуществляемые иммунной системой, в ходе которых происходит специфическое распознавание и последующее уничтожение антигена.

Спонтанные мутации — мутации, которые возникают у организмов самопроизвольно, в нормальных для них условиях окружающей среды.

Строма хлоропласта — внутренняя среда хлоропласта, содержащая тилакоиды.

Сцепленное наследование — совместное наследование генов, расположенных в одной хромосоме.

Сцепленные с полом признаки — признаки, которые контролируются генами, расположенными в половых хромосомах.

Тилакоиды — замкнутые мембранные структуры, образованные внутренней мембраной хлоропласта. Содержат фотосинтетические пигменты.

Т-лимфоциты — клетки иммунной системы, проходящие этап созревания (клеточной дифференцировки) в вилочковой железе — тимусе. Играют важную роль в специфическом иммунном ответе. Основные классы: Т-хелперы, Т-киллеры и Т-супрессоры.

Трансгенные организмы — организмы, геном которых был изменен путем генно-инженерных операций и содержит хотя бы один активно функционирующий ген другого организма.

Транскрипция — биосинтез РНК на соответствующих участках одной из цепей ДНК (транскрибируемой) — одна из реакций матричного синтеза.

Транслокация — межхромосомная мутация, при которой две негомологичные хромосомы взаимно обмениваются участками, либо происходит перенос участка одной хромосомы на другую, негомологичную.

Трансляция — биосинтез белка из аминокислот, происходящий на рибосомах, — одна из реакций матричного синтеза (матрицей служит иРНК).

Триплет — см. Кодон.

Трисомия — наличие одной лишней хромосомы в диплоидном наборе ($2n + 1$), т. е. наличие трех гомологичных хромосом вместо двух — геномная мутация, частный случай гетероплоидии.

тРНК (транспортные РНК) — небольшие молекулы РНК, имеющие пространственную конфигурацию, напоминающую лист клевера. Доставляют определенные аминокислоты на рибосомы и обеспечивают их включение в растущую полипептидную цепь.

Тургорное давление — давление внутреннего содержимого клетки на ее оболочку, внутриклеточное давление.

Углеводы — органические соединения, молекулы которых образованы атомами углерода, водорода и кислорода. Состав большинства углеводов можно выразить формулой $C_n(H_2O)_m$, где n и m равны трем и более. Основные биологические функции: энергетическая, запасающая и структурная.

Фагоцитоз — процесс захвата и поглощения клеткой пищевых частиц, других клеток (например, поглощение микроорганизмов лейкоцитами) или макромолекул. При фагоцитозе образуются выпячивания плазмалеммы, которые окружают поглощаемую частицу и заключают в мембранную упаковку.

Фагоциты — специализированные клетки животных и человека, способные к фагоцитозу (зернистые лейкоциты, макрофаги).

Фенилкетонурия — аутосомно-рецессивное наследственное заболевание человека, связанное с мутацией гена, кодирующего фермент, превращающий фенилаланин в тирозин. В организме больного накапливаются ядовитые продукты обмена фенилаланина, что приводит к поражению нервной системы и слабоумию.

Фенотип — совокупность всех признаков и свойств организма, формирующихся в процессе взаимодействия его генотипа и внешней среды.

Фенотипический радикал — часть генотипа особи, определяющая ее фенотип. Например, для особи, у которой проявились два доминантных признака: $A-B$.

Ферменты — белки, выполняющие функцию биологических катализаторов, т. е. ускоряющие протекание химических реакций в живых организмах.

Феромоны — биологически активные вещества, которые вырабатываются специализированными железами (или клетками) животных, выделяются во внешнюю среду и оказывают воздействие на поведение, физиологическое состояние или развитие особей того же вида.

Фосфолипиды — сложные липиды, в молекулах которых содержится остаток фосфорной кислоты. Входят в состав биологических мембран.

Фотосинтез — процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды, протекающий с поглощением световой энергии при участии фотосинтетических пигментов в клетках зеленых растений, водорослей и некоторых бактерий.

Фотосистемы — особые пигмент-белковые комплексы, расположенные в мембранах тилакоидов хлоропластов. Различают два типа фотосистем: фотосистему I и фотосистему II. В состав каждой фотосистемы входит светособирающая антенна, образованная молекулами пигментов, реакционный центр и переносчики электронов.

Хлоропласты — зеленые пластиды, в которых происходит фотосинтез. Содержат хлорофиллы и другие фотосинтетические пигменты.

Хлорофиллы — зеленые пигменты растений и водорослей, с помощью которых они поглощают световую энергию и осуществляют фотосинтез. Существует несколько типов хлорофиллов, различающихся особенностями строения и спектром поглощения света.

Хроматиды сестринские — две идентичные молекулы ДНК (в комплексе с белками), из которых состоит хромосома после репликации. В процессе митоза или мейоза хроматиды расходятся к противоположным полюсам клетки и называются дочерними хромосомами.

Хроматин — комплекс ДНК, РНК и белков, содержащийся в ядре клетки. В процессе клеточного деления хроматин спирализуется (компактизируется), образуя компактные структуры — хромосомы.

Хромопласты — окрашенные пластиды различной формы. Содержатся в клетках спелых плодов и лепестков многих растений. Роль хромопластов — привлечение опылителей и распространителей плодов и семян.

Хромосомные мутации — мутации, связанные с изменением структуры отдельных хромосом.

Хромосомы — структурные компоненты клеточного ядра. Содержат ДНК, в которой заключена наследственная информация организма. Могут быть в двух состояниях: спирализованном (компактизированном) — во время деления клетки или деспирализованном (в виде хроматина) — во время интерфазы.

Центриоли — полые цилиндры, образованные 9 триплетами микротрубочек, структурные компоненты клеточного центра.

Цитология — наука, изучающая строение, функционирование, размножение и развитие клеток.

Цитоплазма — внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра. Цитоплазма состоит из гиалоплазмы, органоидов, включений и цитоскелета.

Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) — универсальная биологическая мембрана, отделяющая внутреннее содержимое любой клетки от внешней среды (например, у животных) или клеточной оболочки (у растений, грибов и др.). Важнейшие функции: барьерная, рецепторная, транспортная.

Цитоскелет — внутриклеточная система микротрубочек и микрофиламентов. Выполняет опорную функцию и обеспечивает внутриклеточные движения.

Чистые линии — группы особей, у которых исследуемый признак постоянно воспроизводится из поколения в поколение; организмы, гомозиготные по изучаемым генам и однородные по соответствующим признакам.

Экзоцитоз — выведение веществ, заключенных в мембранную упаковку, из клетки во внеклеточную среду.

Эктодерма — наружный зародышевый листок животных. У позвоночных животных из эктодермы развиваются нервная система, органы чувств, эпидермис кожи с его железами и производными.

Эндоплазматическая сеть, эндоплазматический ретикулум (ЭПС, ЭПР) — органоид клетки — система канальцев и полостей, пронизывающих гиалоплазму и ограниченных от нее одинарной мембраной. Различают гладкую и шероховатую ЭПС, на мембранах последней имеются рибосомы. Основные функции ЭПС: синтез липидов и углеводов, накопление и выведение из клетки ядовитых веществ (гладкая ЭПС); синтез белков на прикрепленных рибосомах, накопление и созревание белков (шероховатая ЭПС).

Эндоцитоз — транспорт макромолекул, их комплексов и частиц внутрь клетки с помощью плазмалеммы, участки которой обволакивают внеклеточный материал и заключают его в мембранную упаковку.

Энергетический обмен (диссимиляция, катаболизм) — расщепление сложных органических соединений до более простых веществ. Сопровождается выделением (высвобождением) энергии химических связей. К энергетическому обмену относится брожение и клеточное дыхание.

Энтодерма — внутренний зародышевый листок животных. У позвоночных из энтодермы развиваются органы пищеварительной и дыхательной систем, щитовидная железа, плавательный пузырь (у костных рыб).

Эукариоты — организмы, клетки которых содержат оформленное ядро (ядерные организмы). Эукариотами являются протисты, грибы, растения и животные.

Ядро — важнейший компонент клеток всех организмов, за исключением прокариот. Содержит ядерный сок, хроматин, ядрышки. Отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой. В ядре хранится генетическая информация, через систему белкового синтеза ядро участвует в управлении процессами жизнедеятельности клетки.

Ядрышко — плотное округлое тельце внутри клеточного ядра, в котором происходит синтез рРНК и сборка субъединиц рибосом.

Предметный указатель

А

Автополиплоидия 220
Автордиография 53
Автотрофное питание 6, 98
Адаптации 7
Аденозиндифосфорная кислота (АДФ) 44
Аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) 44
Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) 43
Азотистые основания 38
Акросома 143
Акселерация 163
Активный транспорт 60
Активный центр фермента 26
Алкалоиды 47
Аллельные гены (аллели) 169
Аллергены 138
Аллергия 138
Аллоплоидия 219
Аминокислоты 18
Амитоз 93
Анаболизм 98
Анализирующее скрещивание 173
Анаэробы 104
Анеуплоидия 201
Антибиотики 47
Антикодон 117
Апоптоз 90
Аппарат Гольджи 67
Ассимиляция 98
Аутбридинг 218
Аутосомы 187
Аутофагия 68
Аэробное дыхание 101
Аэробы 101

Б

Бактериальная хромосома 82
Белки 21
Бесполое размножение 140
Биополимеры 18
Биотехнология 222
Бластодерма 153
Бластомеры 153

Бластоцель 153
Бластоциста 158
Бластула 153
Брожение 104
Буферные растворы 17

В

Вакуоли 69
Вариационная кривая 197
Вариационный ряд 196
Вегетативное размножение 141
Вектор 225
Веретено деления 92
Витамины 45
Включения 56
Водородная связь 13, 21, 40
Водородный показатель (рН) 16
Воспаление 133
Вторичноротые животные 153
Вторичный иммунный ответ 138

Г

Гаметогенез 145
Гаплоидный набор хромосом 78
Гастропор 153
Гастрюла 153
Гастрюляция 153
Гексозы 30
Гемофилия 190, 210
Ген 112, 164
Генеративные мутации 201
Генетика 164
Генетическая (генная) инженерия 225
Генетическая информация 112
Генетическая карта 185
Генетически модифицированные организмы (ГМО) 232
Генетический код 113
Генная дактилоскопия 208
Генная терапия 228
Генные болезни человека 209
Генные мутации 200
Генодиагностика 228

- Геномные мутации **200**
Генотип **169**
Гермафродиты **145**
Гетерогаметный пол **189**
Гетерозиготная особь (гетерозигота) **169**
Гетерозис **218**
Гетероплондия **201**
Гетеротрофное питание **6, 98**
Гиалоплазма **61**
Гибридизация **165, 218**
Гибридная мощность **218**
Гибриды **165**
Гидрофильные вещества **13**
Гидрофобные вещества **13**
Гипотеза чистоты гамет **170**
Гистогенез **153**
Гликоген **31**
Гликокаликс **58**
Гликолиз **102**
Глобулярные белки **24**
Глюкоза **30**
Гомогаметный пол **188**
Гомозиготная особь (гомозигота) **169**
Гормоны **45**
Граны **73**
Группа сцепления **182**
- Д**
Двойное оплодотворение **149**
Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) **40**
Делеция **200**
Денатурация **24**
Дигетерозиготная особь (дигетерозигота) **179**
Дигибридное скрещивание **177**
Дигомозиготная особь (дигомозигота) **179**
Дизиготные близнецы **206**
Диплоидный набор хромосом **78**
Дисахариды **30**
Диссимиляция **99**
Дифференциальное центрифугирование **53**
Диффузия **59**
ДНК-полимераза **88**
Доминантный признак **167**
Доминирование **167**
Дробление **153**
Дупликация **200**
- Ж**
Жизненный цикл **157**
Жиры **34**
- З**
Закон гомологических рядов наследственной изменчивости **202**
Закон единообразия гибридов первого поколения **167**
Закон независимого наследования признаков **179**
Закон расщепления **167**
- И**
Изменчивость **164, 194**
Иммунитет **130**
Иммунный ответ **135**
Инбредная депрессия **218**
Инбридинг **218**
Инверсия **200**
Индивидуальный отбор **217**
Индукцированные мутации **199**
Интерфаза **88**
Интерфероны **133**
Информационная РНК (иРНК) **42, 115**
Искусственный отбор **216**
- К**
Карิโอтип **79**
Катаболизм **99**
Т-Киллеры **136**
Кишечная трубка **154**
Клеточная дифференцировка **122**
Клеточная инженерия **223**
Клеточная теория **49**
Клеточное дыхание **101**
Клеточный сок **69**
Клеточный центр **63**
Клеточный цикл **87**
Кодоминирование **175**
Кодон **113**
Колониальная форма **121**
Комбинативная изменчивость **198**
Комплекс Гольджи **67**
Комплемент **133**
Комплементарность **40**

Крахмал **31**
Крахмальные зерна **74**
Кристы **72**
Кроссинговер **96, 183**
Кроссоверные гаметы (особи) **184**

Л
Лейкопласты **74**
Лизосомы **67**
В-Лимфоциты **135**
Т-Лимфоциты **135**
Липиды **33**

М
Макрофаги **136**
Макроэлементы **8**
Макроэргические связи **44**
Массовый отбор **216**
Матрикс митохондрии **72**
Матричная РНК (мРНК) **42, 115**
Мезодерма **153**
Мезосомы **82**
Мейоз **94**
Метаболизм **98**
Метафазная пластинка **92**
Метод клеточных культур **53**
Микротрубочки **62**
Микрофиламенты **61**
Микрохирургия **53**
Микроэлементы **8**
Митоз **91**
Митохондрии **72**
Множественный аллелизм **176**
Модификационная изменчивость **194**
Молочнокислое брожение **105**
Моногибридное скрещивание **166**
Монозиготные близнецы **206**
Мономеры **18**
Моносахариды **29**
Моносомия **201**
Морганида **184**
Морула **158**
Муреин **80**
Мутагенез **199**
Мутагенные факторы (мутагены) **199**
Мутант **199**

Мутации **199**
Мутационная изменчивость **199**

Н
НАДФ **110**
Наследование **164**
Наследственная информация **112**
Наследственность **164**
Неаллельные гены **179**
Некроз **90**
Неполное доминирование **175**
Неполный метаморфоз **156**
Непрямое развитие **155**
Нервная трубка **154**
Неспецифический иммунитет **131**
Норма реакции **195**
Нуклеиновые кислоты **38**
Нуклеотид **38**
Нуллисомия **201**

О
Облегченная диффузия **59**
Обмен веществ **98**
Олигосахариды **30**
Онтогенез **151**
Оогенез **146**
Оогонии **147**
Ооциты **147**
Оплодотворение **148**
Органогенез **153**
Органоиды **56**
Осеменение **148**
Осморегуляция **71**
Осмоз **13**
Отдаленная гибридизация **219**

П
Партеногенез **150**
Пассивный транспорт **59**
Пентасомия **201**
Пентозы **30**
Пептидная связь **20**
Первичная кишка **153**
Первичноротые животные **153**
Первичный рот **153**
Период покоя (G_0) **89**
Пиноцитоз **60**

- Пиримидиновые основания (пиримидины) **38**
Пировиноградная кислота (ПВК) **102**
Пищеварительная трубка **154**
Пищеварительные вакуоли **68**
Плазмалемма **57**
Плазмиды **82**
Плазмоциты **136**
Пластиды **73**
Пластический обмен **98**
Плацента **160**
Полигибридное скрещивание **177**
Полимеразная цепная реакция (ПЦР) **208**
Полимеры **18**
Полипloidия **201**
Полипloidный набор хромосом **79**
Полисахариды **30**
Полисома **119**
Полное доминирование **174**
Полный метаморфоз **155**
Половое размножение **143**
Половые хромосомы **187**
Полярные тельца **147**
Порода **214**
Постсинтетический (G_2) период **89**
Почкование **140**
Пресинтетический (G_1) период **88**
Признаки, сцепленные с полом **190**
Прокариоты **53**
Промотор **116**
Простое бинарное деление **91**
Прямое развитие **155**
Пуриновые основания (пурины) **38**
- Р**
Раздражимость **6**
Расщепление **167**
Реакции матричного синтеза **89, 120**
Регенерация **141**
Рекомбинантные гаметы (особи) **184**
Ренатурация **24**
Рентгеноструктурный анализ **53**
Репликация **88**
Рецессивный признак **167**
Решетка Пеннета **172**
Рибонуклеиновая кислота (РНК) **42**
Рибосомная РНК (рРНК) **42**
Рибосомы **64**
РНК-полимераза **115**
- С**
Саморегуляция **126**
Сантиморганда (сМ) **184**
Сахароза **30**
Световая фаза фотосинтеза **109**
Секвенирование **208**
Селекция **214**
Синдром Дауна **212**
Синдром Кляйнфельтера **211**
Синдром полисомии по X-хромосоме **211**
Синдром Шерешевского—Тернера **211**
Синтетический (S) период **88**
Система комплемента **133**
Сифоновая организация **121**
Сократительные вакуоли **71**
Соматическая гибридизация **207, 224**
Соматические клетки **78**
Соматические мутации **201**
Сорт **214**
Сперматиды **146**
Сперматогенез **145**
Сперматогонии **145**
Сперматозоид **143**
Сперматоциты **146**
Специфический иммунитет **135**
Спиртовое брожение **105**
Спонтанные мутации **199**
Стартовый кодон **114, 117**
Стероиды **36**
Стоп-кодон **113, 119**
Строма хлоропласта **73**
Т-Супрессоры **136**
Сцепленное наследование **181**
- Т**
Темновая фаза фотосинтеза **110**
Терминатор **116**
Терминирующий кодон **113, 119**
Тетрасомия **201**
Тилакоиды **73**
Ткань **122**
Трансгенные организмы **225**
Транскрипция **115**

Транслокация **200**
Трансляция **117**
Транспортная РНК (тРНК) **42, 117**
Триплет **113**
Трисомия **201**

У
Углеводы **29**
Уксуснокислое брожение **106**

Ф
Фагоцитоз **60, 132**
Фагоциты **132**
Фенилкетонурия **209**
Фенотипический радикал **173**
Ферменты **25**
Феромоны **46**
Фибриллярные белки **24**
Фитогормоны **127**
Фосфолипиды **35, 57**
Фотолиз воды **109**
Фотосинтез **108**
Фотосистема **108**
Фрагментация **141**

Х
Т-Хелперы **136**
Хитин **32**
Хлоропласты **73, 108**
Холестерин **36**
Хорда **154**
Хроматиды **78**
Хроматин **77**
Хроматофоры **82**
Хромопласты **74**
Хромосомная теория наследственности **181, 186**
Хромосомные болезни человека **210**

Хромосомные мутации **200**
Хромосомы **77**

Ц
Целлюлоза **31, 84**
Центриоли **63**
Центромера **78**
Цикл развития **157**
Цитология **48**
Цитоплазма **54**
Цитоплазматическая мембрана **57**
Цитоскелет **61**

Ч
Частота кроссинговера **184**
Чистые линии **165**

Ш
Штамм **214**

Э
Экзоцитоз **60**
Эктодерма **153**
Электронный микроскоп **51**
Эндоплазматическая сеть (ЭПС) **65**
Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) **65**
Эндосперм **150**
Эндоцитоз **60**
Энергетический обмен **99**
Энтодерма **153**
Эукариоты **53**

Я
Ядерная оболочка **76**
Ядерный сок **77**
Ядро **76**
Ядрышки **77**
Яйцеклетка **144**

Именной указатель

А

Альсмик Петр Иванович, белорусский биолог, селекционер-картофелевод 220

Б

Бовери Теодор, немецкий цитолог и эмбриолог 181

Бонье Гастон, французский ботаник 194

Броун Роберт, английский ботаник 49

Бэтсон Уильям, английский биолог, один из основателей генетики 170, 181

В

Вавилов Николай Иванович, советский генетик, ботаник, селекционер 202

Вихров Рудольф Людвиг Карл, немецкий врач, гистолог и физиолог 50

Г

Гальтон Френсис, английский психолог и антрополог 204, 206

Гельмонт Ян Батиста ван, голландский естествоиспытатель, врач и физиолог 104

Гердон Джон, британский биолог 228

Гертвиг Оскар, немецкий зоолог, эмбриолог и цитолог 50

Годнев Тихон Николаевич, белорусский физиолог растений и биохимик 111

Грам Ханс, датский бактериолог 82

Грю Неемия, английский ботаник, один из основоположников анатомии растений 48

Гук Роберт, английский естествоиспытатель, физик, математик, изобретатель и архитектор 48

Д

Де Фриз Гуго, голландский ботаник, генетик 181, 199

И

Иогансен Вильгельм Людвиг, датский генетик 181

К

Кальвин Мельвин, американский биохимик 111

Карпеченко Георгий Дмитриевич, советский генетик 219

Корренс Карл Эрх, немецкий ботаник 181

Крик Френсис Харри Комптон, английский генетик 41

Л

Леван Альберт, шведский ботаник, генетик 206

Левенгук Антони ван, голландский натуралист, конструктор микроскопов 49

М

Мальпиги Марчелло, итальянский биолог и врач, основатель микроскопической анатомии 48

Мендель Грегор Иоганн, австрийский естествоиспытатель, монах, основоположник учения о наследственности 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 174, 176, 177, 179, 181, 186, 209

Мечников Илья Ильич, русский ученый, один из основоположников эволюционной эмбриологии, микробиологии и иммунологии, создатель учения о фагоцитозе и теории иммунитета 131, 133

Мишер Фридрих Иоганн, швейцарский врач, биохимик и физиолог **38**

Морган Томас Хант, американский биолог, один из основоположников генетики **181, 182, 184, 185**

Н

Навашин Сергей Гаврилович, русский цитолог и эмбриолог растений **150**

П

Пастер Луи, французский ученый, основоположник современной микробиологии и иммунологии **104, 131**

Пеннет Реджинальд, английский генетик **172**

Пуркине Ян Эвангелиста, чешский биолог и физиолог **49**

Р

Руссов Эдмунд, российский ботаник **50**

С

Слэк Роджер Чарлз, австралийский биохимик и физиолог растений **111**

Страсбургер Эдуард Адольф, немецкий ботаник **50**

Сэттон Уолтер, американский генетик и врач **181**

Т

Тимирязев Климент Аркадьевич, русский естествоиспытатель, физиолог растений **111**

Тюо Джо Хин, шведский биолог, цитогенетик **206**

У

Уилкинс Морис, английский биофизик **41**

Уотсон Джеймс Дьюи, американский биохимик, специалист в области молекулярной биологии **41**

Ф

Флемминг Вальтер, немецкий биолог, гистолог и основатель цитогенетики **50**

Х

Хетч Маршал Дэвидсон, австралийский биохимик и физиолог растений **111**

Ч

Чаргафф Эрвин, американский биохимик **41**

Чермак Эрих, австрийский генетик **181**

Чистяков Иван Дорифеевич, русский ботаник **50**

Ш

Шванн Теодор, немецкий цитолог, гистолог и физиолог **49**

Шлейден Маттиас Якоб, немецкий ботаник **49**

Шлык Александр Аркадьевич, белорусский физиолог и биохимик растений **111**

Шпеман Ганс, немецкий эмбриолог **154**

Э

Эрлих Пауль, немецкий врач, бактериолог и биохимик, основоположник иммунологии **131**

Содержание

От авторов	3
Введение	5

Глава 1

Химические компоненты живых организмов

§ 1. Содержание химических элементов в организме. Макро- и микроэлементы	8
§ 2. Химические соединения в живых организмах. Неорганические вещества	11
§ 3. Органические вещества. Аминокислоты. Белки	18
§ 4. Свойства и функции белков	24
§ 5. Углеводы	29
§ 6. Липиды	33
§ 7. Нуклеиновые кислоты	38
§ 8. АТФ	43
§ 9. Биологически активные вещества	45

Глава 2

Клетка — структурная и функциональная единица живых организмов

§ 10. История открытия клетки. Создание клеточной теории	48
§ 11. Методы изучения клетки. Общий план строения клетки	51
§ 12. Цитоплазматическая мембрана	57
§ 13. Гиалоплазма. Цитоскелет	61
§ 14. Клеточный центр. Рибосомы	63
§ 15. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи. Лизосомы	65
§ 16. Вакуоли	69
§ 17. Митохондрии. Пластиды	72
§ 18. Ядро	76
§ 19. Особенности строения клеток прокариот	80
§ 20. Особенности строения клеток эукариот	83
§ 21. Клеточный цикл	86
§ 22. Простое бинарное деление. Митоз. Амитоз	91
§ 23. Мейоз и его биологическое значение	94

Глава 3

Обмен веществ и преобразование энергии в организме

§ 24. Общая характеристика обмена веществ и преобразование энергии	98
§ 25. Клеточное дыхание	101
§ 26. Брожение	104
§ 27. Фотосинтез	107
§ 28. Хранение наследственной информации	112
§ 29. Реализация наследственной информации	115

Глава 4**Структурная организация и регуляция функций в живых организмах**

§ 30. Структурная организация живых организмов	121
§ 31. Регуляция жизненных функций организма	126
§ 32. Общая неспецифическая защита организма	130
§ 33. Специфическая иммунная защита организма	135

Глава 5**Размножение и индивидуальное развитие организмов**

§ 34. Типы размножения организмов. Бесполое размножение	140
§ 35. Половое размножение. Образование половых клеток	143
§ 36. Оплодотворение	148
§ 37. Онтогенез. Эмбриональное развитие животных	151
§ 38. Постэмбриональное развитие животных	155
§ 39. Онтогенез человека	158

Глава 6**Наследственность и изменчивость организмов**

§ 40. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя	164
§ 41. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании	168
§ 42. Взаимодействие аллельных генов. Множественный аллелизм	174
§ 43. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя	177
§ 44. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности	181
§ 45. Генетика пола	187
§ 46. Изменчивость организмов, ее типы. Модификационная изменчивость	194
§ 47. Генотипическая изменчивость	198
§ 48. Особенности наследственности и изменчивости человека	203
§ 49. Наследственные болезни человека	209

Глава 7**Селекция и биотехнология**

§ 50. Селекция, ее задачи и основные направления	214
§ 51. Методы и достижения селекции	216
§ 52. Основные направления биотехнологии	222
§ 53. Успехи и достижения генетической инженерии	228
Примеры решения задач	234
Словарь основных терминов и понятий	245
Предметный указатель	263
Именной указатель	268

(Название и номер учреждения образования)

Учебный год	Имя и фамилия учащегося	Состояние учебника при получении	Оценка учащемуся за пользование учебником
20 /			
20 /			
20 /			
20 /			
20 /			

Учебное издание

Лисов Николай Дмитриевич
Шевардов Владимир Владимирович
Гончаренко Григорий Григорьевич
Дашков Максим Леонидович

БИОЛОГИЯ

Учебник для 10 класса
учреждений общего среднего образования
с русским языком обучения
3-е издание, переработанное

Зав. редакцией *В. Г. Бехтина*. Редактор *Е. В. Литвинович*. Оформление *А. С. Хотеева*. Художественный редактор *Е. П. Протасеня*. Техническое редактирование и компьютерная верстка *И. И. Дроздовой, И. И. Дубровской*. Корректоры *О. С. Козицкая, Е. И. Даниленко, В. С. Бабеня, Е. П. Тхир, А. В. Алешко*.

Подписано в печать 21.03.2013. Формат 70 × 90¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 19,9. Уч.-изд. л. 17,0. Тираж 110 000 экз.
Заказ .

Издательское республиканское унитарное предприятие «Народная асвета»
Министерства информации Республики Беларусь.

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/2 от 08.07.2013.
Пр. Победителей, 11, 220004, Минск.

ОАО «Полиграфкомбинат им. Я. Коласа».
ЛП № 02330/0150496 от 11.03.2009. Ул. Корженевского, 20, 220024, Минск.

Правообладатель Народная асвета