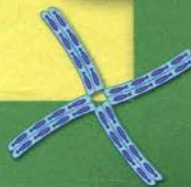
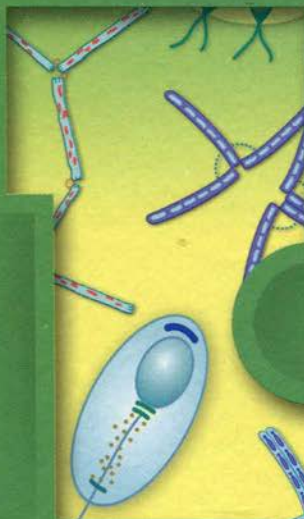


Биология

Базовый уровень



Вентана-Граф

11 класс



И.Н. Пономарёва
О.А. Корнилова
Т.Е. Лощина
П.В. Ижевский

Биология

11 класс

Базовый уровень

Учебник для учащихся
общеобразовательных
учреждений

Издание третье, переработанное

Под редакцией
проф. И.Н. Пономарёвой

Рекомендовано
Министерством образования и науки
Российской Федерации



Москва
Издательский центр
«Вентана-Граф»
2013

Учебник включён в федеральный перечень**Пономарёва И.Н.**

П41 Биология : 11 класс : базовый уровень : учебник для учащихся общеобразовательных учреждений / И.Н. Пономарёва, О.А. Корнилова, Т.Е. Лоцилина, П.В. Ижевский ; под ред. проф. И.Н. Пономарёвой. – 3-е изд., перераб. – М. : Вентана-Граф, 2013. – 240 с. : ил.

ISBN 978-5-360-04266-2

В учебнике завершается начатое в 10 классе рассмотрение свойств живой материи на разных уровнях её организации: организменном, клеточном и молекулярном.

Учебный материал разделён на два образовательных компонента: обязательный (при изучении предмета 1 час в неделю) и дополнительный (при изучении предмета 2 часа в неделю). Познавательный материал (не обязательный для изучения) выделен шрифтом, отличным от основного.

Соответствует федеральному компоненту государственных образовательных стандартов среднего (полного) общего образования (2004 г.).

ББК 28.Оя72

Условные обозначения

Материал для базового уровня



Материал, который может быть использован как дополнительный



Материал, на который следует обратить особое внимание

Предисловие

В 10 классе, изучая материал первой части курса общей биологии, вы рассмотрели свойства живой материи на примерах биосистем трёх уровней организации живого: биосферном, биогеоценотическом и популяционно-видовом.

Попробуйте ответить на несколько вопросов.

- Почему рассмотрение свойств биосистем мы начали с наивысшего, биосферного, уровня и далее двигались к основам, фундаменту жизни?
- Биосистемы какого уровня были изучены учёными-биологами раньше, какие позже и почему?
- Когда наука биология смогла представить общее «устройство» дома живой природы, единого общежития всех живых существ?

А теперь, после обсуждения этих вопросов, продолжим наше движение по «лестнице» жизни, последовательно знакомясь с особенностями жизнедеятельности биосистем организменного, клеточного и молекулярного уровней существования живого вещества.

Напомним, что в учебнике содержание курса структурировано по двум образовательным компонентам: красным цветом выделены параграфы для базового уровня изучения биологии, а зелёным — параграфы, содержащие материал, дополняющий базовые знания. Познавательный материал (не обязательный для изучения) выделен в тексте шрифтом, отличным от основного. В конце учебника помещён «Словарь основных понятий».

Организменный уровень жизни

Изучив материал главы, вы сумеете охарактеризовать:

- организм как биосистему и как структурный уровень организации живой материи;
- свойства организмов;
- особенности наследственности и изменчивости;
- основные факторы, формирующие здоровье человека.

§ 1

Организменный уровень жизни и его роль в природе

Особенности организменного уровня организации жизни. Организм, по выражению В.И. Вернадского, — это «биохимическая отдельность как составляющее живого вещества биосферы». Вместе с тем организм является конкретным представителем популяции и вида, является частью их и, следовательно, выступает как структурный компонент популяционно-видового уровня организации жизни. В то же время сам организм как целостность представляет собой биосистему открытого типа качественно иного уровня, отличающегося от других структурных уровней организации жизни.

С появлением организмов как качественно своеобразных биосистем жизнь на Земле приобрела особый характер взаимосвязей и взаимодействий, обусловила наполнение живыми существами неживую природу. С появлением организмов возникла биосфера. Напомним, что каждый структурный уровень возникает посредством объединения частей и процессов, входящих в него, и организации их в единую систему. Возникающие при этом свойства структурного уровня не являются суммой входящих в него частей и явлений, а проявляются как добавочные, новые свойства, появляющиеся из-за взаимодействия и сложности входящих в него компонентов. Каждому уровню присущи свои уникальные законы и явления. Они и характеризуют особенности биосистемы того или другого уровня.

Организму присущи такие процессы жизнедеятельности, как обмен веществ, питание, дыхание, выделение, раздражимость, размножение, поведение, определённый образ жизни, приспособленность к среде обитания. Все вместе эти процессы в их взаимосвязи и взаимодействиях характеризуют организм как целостную саморегулирующуюся биосистему особого структурного уровня жизни — *организменного*. Только для этого уровня биосистем характерны названные процессы.

Организменный уровень жизни на Земле представлен многочисленным разнообразием форм организмов. Среди них — бактерии, грибы, разнообраз-

ные водоросли, высшие растения, животные, человек. Даже вирусы считаются организмами, но относятся к неклеточным формам жизни. Как любой структурный уровень организации жизни, организменный уровень характеризуется своими, особыми, свойствами.

Отметим основные общие свойства биосистем организменного уровня, которые обычно рассматриваются на уровне *структуры, процессов, организации и роли в природе*.

Структурными элементами организменного уровня жизни служат клетки, ткани, органы и системы органов с их уникальными жизненно важными функциями. Взаимодействие этих структурных элементов в их совокупности обеспечивает структурную и функциональную целостность биосистемы данного уровня жизни.

Основными процессами организменного уровня являются обмен веществ и энергии, характеризующиеся согласованной деятельностью различных систем органов организма; способность поддерживать постоянство внутренней среды (гомеостаз); развёртывание и реализация наследственной информации, оплодотворение и воспроизводство потомства, а также проверка жизнеспособности каждого генотипа в условиях внешней среды; существование посредством индивидуального развития (онтогенеза).

Организация организменного уровня обеспечивается большим разнообразием систем органов и тканей, образующих организм; наличием системы управления (гуморальная, нервная и генетическая регуляции), обеспечивающей согласованную работу всех компонентов организма на разных стадиях его индивидуального развития и поддержание гомеостаза (относительного постоянства внутренней среды) для его выживания в сложных и разнообразных условиях окружающей среды.

Значение в природе. Значение организменного уровня в природе выражается прежде всего в том, что на этом уровне возникла основная дискретная живая единица — организм, характеризующаяся самоподдержанием своей структуры, самовозобновлением, активно реагирующая на внешнее воздействие и способная взаимодействовать с другими организмами.

Именно на организменном уровне впервые в живой материи появились процессы, выражающие сущность жизни: поиск укрытий и способы добычи пищи; газообмен как процесс дыхания; управление физиологическими процессами с помощью гуморальной и нервной систем; общение между особями своего вида и других видов.

На организменном уровне впервые появляется процесс оплодотворения и индивидуального развития особи как процесс реализации наследственной информации, заключённой в хромосомах и их генах, а также оценка естественным отбором жизнеспособности этой особи.

Организмы являются выразителями наследственных свойств популяций и видов. Именно организмы определяют успех или неудачу популяции в борьбе за ресурсы внешней среды и в борьбе за существование между особями. Поэто-

му во всех микропопуляционных процессах исторического значения организмы являются непосредственными участниками. *В организмах накапливаются новые свойства вида. На организмах проявляет своё действие отбор, оставляя более приспособленных и выбраковывая других.*

На организменном уровне проявляется двунаправленность жизни каждого организма. С одной стороны, это возможность организма (особи), ориентированная на выживание и размножение. С другой стороны, это обеспечение как можно более длительного существования его популяции и вида, иногда в ущерб жизни самого организма. В этом проявляется важное, *эволюционное значение организменного уровня в природе.*

Нельзя забывать, что благодаря постоянству состава своей внутренней среды организм создал в биосфере особую среду жизни – биотическую, в которой он проявляется в качестве хозяина для проживания многих других организмов. В нём и на нём поселяются и находят средства к жизни (пищу и укрытие) множество различных паразитов, комменсалов и симбионтов (бактерии, грибы, вирусы, животные, растения).

Необходимо отметить также, что организмы, участвуя в цепях питания для поддержания своих процессов жизнедеятельности (в целях выживания), активно включаются как основные переносчики веществ и энергии в биологический круговорот и трансформацию энергии в биогеоценозах. В этом выражается *глобальная роль организмов (автотрофов и гетеротрофов) и в целом организменного уровня жизни в структуре и устойчивости биосферы.*

1. Укажите отличия организменного уровня жизни от популяционно-видового уровня.
2. На примере любого млекопитающего назовите основные структурные элементы биосистемы «организм».
3. Поясните, какие признаки позволяют отнести к организмам туберкулезную бациллу в организме больного человека, окуня в реке и сосну в лесу.

§ 2

Организм как биосистема

Понятие об организме. *Организм* (лат. *organizo* – «устраиваю», «придаю стройный вид») представляет собой отдельность живой материи как индивид (*особь*) и как целостная живая система (*биосистема*). Организм, или отдельная особь, входит в состав популяции как её часть, как особый структурно-функциональный компонент, выполняющий соответствующую роль в популяционно-видовых процессах. В то же время организм – это определённый, дискретный представитель живой природы, живое существо со

своими индивидуальными процессами жизнедеятельности, которое выступает как самостоятельная открытая биологическая система, находящаяся в тесных взаимосвязях с внешними условиями и с другими биосистемами иных уровней жизни.

Любое живое существо, возникшее от одного зачатка (зиготы, семени, споры, яйца, укоренённого черенка), является организмом — реальным носителем жизни, со всеми свойствами организменного уровня жизни: обменом веществ и энергии; ростом; индивидуальным развитием; размножением с передачей наследственных свойств от родителей и вида; раздражимостью; реакциями в ответ на воздействия внутренней и внешней среды и др.

Организмы бывают одноклеточные и многоклеточные. В том и другом случае жизнедеятельность организма обеспечивается взаимодействием его функциональных частей — органоидов или органов, состоящих из клеток и тканей.

Орган (греч. *organon* — «орудие», «инструмент») — это часть многоклеточного организма, выполняющая конкретную функцию (или тесно взаимосвязанную группу функций), имеющая определённое строение и состоящая из закономерно сложного комплекса тканей. Орган может выполнять свои функции самостоятельно или в составе системы органов (например, дыхательной системы, пищеварительной, выделительной или нервной).

У одноклеточных организмов функциональными частями особей являются органоиды (греч. *organon* — «орудие», «инструмент»; *eidos* — «вид»), т. е. части клетки, подобные органам.

Свойства организма. Среди организмов можно наблюдать большое разнообразие особей по полу (мужские и женские), по способам добычи пищи (фитотрофы, хищники, паразиты, сапротрофы, симбионты и др.), по обмену веществ (с участием кислорода и без него), по способам размножения, особенностям строения, по продолжительности жизни, по поведению, образу жизни и пр. При этом, с одной стороны, каждый организм является представителем популяции и вида и выражает их основные свойства и признаки. С другой стороны, каждый организм является уникальным представителем популяции и вида. Они индивидуально подвержены воздействиям экологических факторов среды, факторам эволюции и индивидуально реагируют на эти факторы.

Каждый организм обладает определённым индивидуальным запасом наследственной информации, которая досталась ему от родителей и избавляет от необходимости заново согласовывать действия своих органов и тканей, заново вырабатывать целесообразные ответные реакции на воздействия среды, в условиях которой он сформировался. В то же время этот запас генетической информации служит основой для совершенствования, дальнейшей гармонизации внутренней среды организма, а также для поддержа-

ния равновесия в его взаимодействии с факторами постоянно изменяющейся внешней среды.

На организмы действуют самые разнообразные факторы среды. Они вызывают ответные реакции организма, обеспечивающие его сохранность, целостность. Распознавая различные, в том числе незначительные по силе и длительности, световые и звуковые сигналы, прикосновения и т. д., организм способен или «уклониться» от разрушительного воздействия, или, наоборот, «использовать» полезные воздействия для получения из среды необходимых веществ и энергии. Речь идёт прежде всего о сигналах, распознавание которых запрограммировано наследственностью. Распознавание же незнакомых сигналов, как и выработка адекватных реакций на них, является продуктом «опыта» данного организма (особи) и возможным результатом для многих грядущих поколений в будущем в случае, если этот «опыт» будет поддержан естественным отбором в микроэволюционных процессах его популяции и вида.

Изменение условий окружающей среды, её усложнение, как и изменение внутренней среды, улавливаются организмом в виде потока информации, которая обогащает прошлый «опыт» организма, делает его более совершенным с точки зрения внутренней структуры, а следовательно, и более удачным для организма в отношениях с внешними условиями.

Организм как биосистема является особой структурной единицей жизни, которой присущи свойства живой системы. Как писал И.П. Павлов, «организм — это в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, поправляющая и совершенствующая система».

Любая сложная система нормально функционирует, если жизнедеятельные процессы в ней протекают в режиме *саморегуляции*. В условиях непрерывных изменений внешней и внутренней среды для поддержания их подвижного равновесия необходима определённая организация работы, т. е. управление системой. Процесс управления — это не что иное, как упорядочение работы элементов биосистемы, сохранение её качественных особенностей посредством перевода её из одного состояния в другое в соответствии с новыми условиями среды.

У многоклеточных животных организмов в процессе эволюции ранее других сформировалось гуморальное управление (регуляция) процессами жизнедеятельности.

Гуморальная регуляция (лат. *humor* — «жидкость») осуществляется через жидкие среды организма (кровь, лимфа, тканевая жидкость) с помощью биологически активных веществ, выделяемых клетками, тканями и органами при их функционировании. При этом важную роль выполняют *гормоны*, которые вырабатываются в специальных железах внутренней секреции (эпифиз, гипофиз, щитовидная железа, надпочечники и др.) и поступают непосредственно в кровь.

Полагают, что появление гуморального регулирования процессами жизнедеятельности явилось в ходе эволюции отражением потребности организма в дистантной (т. е. действием на расстоянии) регуляции, в связи с этим у высокоразвитых животных организмов и человека образовались особые органы — железы внутренней секреции, продуцирующие специфические вещества регуляции процессов в организме — гормоны.

У одноклеточных организмов (простейших, водорослей, грибов) управление многими процессами жизнедеятельности (движение, пищеварение, подготовка к размножению) также регулируется гуморально — химическим путём посредством внешней и внутренней среды. При этом значительную роль в регуляции процессов жизнедеятельности, например у простейших, играют ионы кальция в цитоплазме.

У растений процессами роста и морфо-физиологического развития организмов также управляют биологически активные химические соединения (стимуляторы) — *фитогормоны* (ауксины, гибберелины, цитокинины и др.), вырабатываемые специализированными тканями (меристемой в точках роста побега и корня).

Нервная регуляция — исторически более молодой тип регуляции процессов жизнедеятельности животного организма, характеризуется как более эффективная по скорости управления процессами в организме. Она основана на рефлекторных связях и адресована строго определённой органу или группе клеток. У позвоночных животных и человека таким органом управления является нервная система, и прежде всего головной мозг, кора его больших полушарий.

Нервная система осуществляет регуляцию процессов жизнедеятельности организма, т. е. поддерживает и сохраняет постоянство его существенных, необходимых для жизни характеристик, корректирует различные жизненные процессы и направляет их на оптимизацию жизнедеятельности и достижение организмом динамического равновесия с окружающей средой. Нервная система имеет ведущее значение в обеспечении целостности организма и является одним из основных механизмов поддержания его *гомеостаза* (греч. *homoios* — «одинаковый»; *stasis* — «состояние», «неподвижность»). Гомеостаз — это способность противостоять изменениям и сохранять динамически относительное постоянство состава и свойств организма. Нарушения гомеостаза во многих случаях приводят особь к болезни.

У позвоночных животных и человека импульсы, посылаемые нервной системой, и выделяемые гормоны взаимно дополняют друг друга в регуляции процессов жизнедеятельности организма. Гуморальная регуляция подчинена нервной регуляции, и вместе они составляют единую *нервно-гуморальную регуляцию*, обеспечивающую нормальное функционирование организма в изменяющихся условиях среды.

Система управления в биосистеме «организм» определяется *наследственной информацией*, специфической у каждого организма. Именно она обеспечивает структуру и функции систем управления организма в постоянно изменяющейся окружающей среде.

Обобщая сказанное, отметим ещё раз, что организм, как любая биологическая система, характеризуется: определённым составом компонентов; упорядоченным их взаимодействием, обеспечивающим единство, целостность и устойчивость системы в условиях изменений внешней среды; открытостью и дискретностью; наличием специфических процессов и функций в природе.

Жизнь на организменном уровне представлена многоклеточными и одноклеточными формами. Биосистема «организм» является основой и выразителем свойств организменного структурного уровня жизни как особого природного явления в биосфере.

1. Какую роль в существовании биосистемы «организм» выполняют механизмы управления?
2. Поясните, почему любое живое существо (например, тигр, карась, яблона, человек) является биосистемой.
3. По каким общим свойствам можно сравнивать между собой разные структурные уровни?

Процессы жизнедеятельности одноклеточных организмов

Свойства одноклеточных организмов. Свободноживущие одноклеточные организмы столь же разнообразны, как и многоклеточные.

В жизни одноклеточного организма происходит множество различных событий, связанных с питанием, движением в пространстве, активной защитой от врагов или нападением на другие организмы. Тело одноклеточного организма — это одна-единственная клетка, она и выполняет все эти функции живого существа.

Одноклеточные организмы способны ассимилировать необходимые для жизни вещества различными путями. Среди одноклеточных есть гетеротрофные и автотрофные организмы. Некоторые одноклеточные поглощают вещества непосредственно всей клеточной поверхностью (многие паразитические простейшие), другие обладают специальными приспособлениями для потребления пищи, её разрушения (пищеварение) и выделения непереваренных частиц (дефекация).

Питание. Приём пищи осуществляется путём пиноцитоза и фагоцитоза. Пиноцитоз (греч. *pinō* — «пью»; *kytos* — «клетка», «вместилище»), или «клеточное питье», — это поглощение жидкости; фагоцитоз (греч. *phagos* — «пожиратель»;

kytos — «клетка», «вместилище»), или «клеточное заглатывание», — это захват твёрдых оформленных частиц. Фагоцитоз встречается у многих одноклеточных организмов, а пиноцитоз наблюдается преимущественно у жгутиконосцев.

Фагоцитоз — это способ активного поглощения питательных веществ клеткой. При этом клеточная мембрана образует впячивания вовнутрь, которые затем, отшнуровываясь, создают пузырьки (фагоцитозные вакуоли) с заключённой внутри пищей. После этого фагоцитозная вакуоль сливается с первичной лизосомой, наполненной пищеварительными ферментами с кислотной реакцией. Так образуется вторичная лизосома, или пищеварительная вакуоль, осуществляющая переваривание частиц пищи.

Явление фагоцитоза было открыто в 1882 г. отечественным исследователем И.И. Мечниковым. В дальнейшем он сформулировал фагоцитарную теорию иммунитета, за которую в 1908 г. (вместе с П. Эрлихом) был удостоен Нобелевской премии.

С помощью специальных методов окрашивания клетки можно наблюдать, как постепенно в процессе расщепления пищевых частиц кислое содержимое пищеварительных вакуолей изменяется на нейтральное. Питательные вещества усваиваются клеткой. После окончания процесса в мембранном пузырьке остаётся непереваренная часть пищи. Остаточное тельце встраивается в наружную клеточную мембрану и выталкивает своё содержимое наружу (процесс, похожий на фагоцитоз, но происходящий в обратном направлении).

Одноклеточные обладают способностью отличать различные пищевые частицы. Однако избирательность в поглощении только полезных частиц отсутствует. Например, инфузория-парамеция заглатывает бактерий (полезная пища) наряду с частицами краски (кармин, уголь), пластика (шарики латекса) или металла (железные опилки). Правда, эти частицы захватываются с неодинаковой скоростью.

Некоторые инфузории могут заглатывать пищевые частицы, во много раз превышающие их собственный размер. Например, инфузория *Cycloposthium* кишечника лошади набрасывается на растительные волокна огромной длины. С усилием она втягивает волокно через специальный клеточный рот, многократно складывая его внутри клетки (рис. 1).

Некоторые простейшие обладают приспособлениями, позволяющими бы-

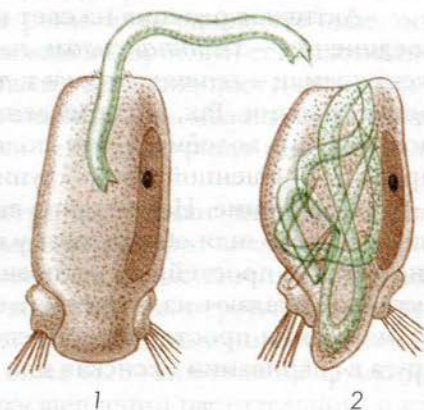


Рис. 1. Инфузория *Cycloposthium* в начале поглощения растительной частицы (1) и в конце — с деформированными стенками клетки (2)

стро хватать и активно удерживать добычу. Например, инфузория-туфелька имеет особые структуры — длинные тонкие стрекательные нити (*трихоцисты*). Расположенные у самой поверхности клетки, в состоянии покоя трихоцисты напоминают колбы. При раздражении они «выстреливают» и поражают жертву.

Движение одноклеточного организма осуществляется с помощью разных органоидов и выростов цитоплазмы. В цитоплазме расположена сложная сеть микротрубочек, микрофиламентов и других структур, обладающих опорными и сократительными функциями, обеспечивающими амебоидное перемещение (переползание) клетки. Так двигаются корненожки и обыкновенные амёбы. Некоторые простейшие перемещаются за счёт волнообразного сокращения всего тела. Активное движение клетка совершает с помощью таких специальных образований, как жгутики и реснички.

Жгутик совершает симметричные движения в одной плоскости или спиралеобразные, «ввинчиваясь» в окружающую жидкую среду и утягивая за собой всю клетку. Биение ресничек асимметрично: после быстрого и энергичного удара ресничка изгибается и медленно возвращается в исходное положение. Биение соседних ресничек синхронизировано так, что по ним пробегает волна сокращений.

Раздражимость одноклеточных проявляется в том, что они могут воспринимать из внешней среды различные раздражения и реагировать на них. Как правило, ответ на раздражение состоит в пространственном перемещении (движении) особей. Этот вид раздражимости у одноклеточных называют *таксисом* (греч. *taxis* — «расположение в порядке»). Источником раздражения могут быть свет, температура, влага, химические вещества, пища и др.

Активная реакция на свет называется *фототаксисом*, на химические соединения — *хемотаксисом*, на температуру — *термотаксисом*, на притяжение земли — *геотаксисом* и т. д. Таксисы могут быть положительными и отрицательными. Так, когда эвглена зелёная стремится переплыть на освещённое место в водоёме — это положительный фототаксис, а когда уплывает прочь от брошенной в воду крупинки соли — это отрицательный хемотаксис.

Поведение. Наблюдения за жизнедеятельностью одноклеточных организмов позволили обнаружить у них способность «узнавать» друг друга. Многие хищные простейшие распознают особей своего вида и не съедают их, но активно нападают на представителей других видов (их жертв). При половом размножении простейшие определяют не только сородичей, но и роль друг друга в спаривании (женская или мужская особь).

Например, те же раковинные амёбы каким-то образом «договариваются» с партнёром по половому процессу так, что одна амёба остаётся неподвижно ждать в своей раковинке, тогда как другая перетекает в неё. Принято подвижную особь считать мужской, а неподвижную — женской. У некоторых простейших мужская

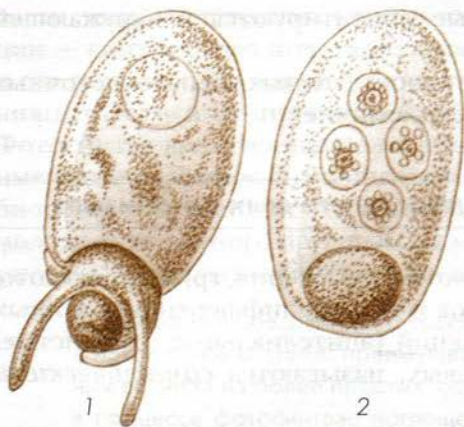


Рис. 2. Раковинная амёба *Corythion*:
1 — взрослая корненожка; 2 — со спорами

ных амёб и множество их пустых домиков — раковинок овальной формы с устьем (входом). Форма, размеры и расположение раковинки специфичны для каждого вида. Раковинка представляет внешний скелет и защитное образование амёбы, препятствуя высыханию её тела и предохраняя от механических повреждений и других неблагоприятных факторов среды обитания. Пустая раковинка остаётся после гибели амёбы и после выхода молодой амёбы из материнской раковинки.

Значение одноклеточных организмов. В природе свободноживущие одноклеточные выполняют многообразные роли. Есть одноклеточные, осуществляющие фотосинтез — автотрофы (зелёные водоросли), есть растительоядные — фитотрофы (питаются водорослями), есть хищники и паразиты — гетеротрофы (питаются другими одноклеточными или мелкими многоклеточными), есть и сапротрофы (питаются мёртвым растительным или животным материалом).

У одноклеточных относительно быстро протекают метаболические процессы, поэтому они вносят большой вклад в круговорот веществ в биогеоценозе, особенно в круговорот углерода. Кроме того, одноклеточные животные (простейшие), заглатывая и переваривая бактерии (т. е. первичных деструкторов), ускоряют процесс обновления состава бактериального населения. Растительоядные и хищные организмы тоже выполняют свою функцию в экосистеме, непосредственно участвуя в расщеплении растительного и животного материала.

1. Поясните, как поглощают и как переваривают пищу одноклеточные организмы.

и женская особи различаются не только по поведению, но и внешне — по форме или по размерам.

Некоторые одноклеточные строят себе «домики» из собственных выделений или из найденных песчинок. Это интереснейшая группа простейших (рис. 2) — корненожки (раковинные амёбы). Они в большом количестве встречаются во влажной моховой подстилке леса.

Если взять комочек влажного мха в торфяном болоте или в сосновом лесу и рассмотреть капельки влаги под микроскопом, то можно обнаружить почвенных раковин-

2. Каким образом одноклеточные ориентируются в окружающей среде?
3. Сравните способы движения у одноклеточных и многоклеточных организмов. В чём сходство? В чём различие?

§ 3

Процессы жизнедеятельности многоклеточных организмов

Многоклеточные организмы – это животные, растения, грибы, тела которых состоят из значительного числа клеток и тканей, дифференцированных в зависимости от выполняемых ими функций (эпителиальные, сосудистые, половые и др.). Все клетки, кроме половых, называются *соматическими* (греч. *sóma* – «тело»).

Многоклеточным организмам, как и одноклеточным, присущи основные процессы жизнедеятельности: питание, дыхание, выделение, движение, раздражимость и др. Однако, в отличие от одноклеточных, у которых все процессы сосредоточены в одной клетке, у многоклеточных появляется распределение функций между клетками, тканями, органами, системами органов. Жизнедеятельность многоклеточных напрямую зависит от бесперебойной работы их органов.

Все органы (клетки, ткани и органы) в организме многоклеточных специализированы. Одни обеспечивают дыхание, другие – пищеварение, третьи удаляют из организма ненужные продукты жизнедеятельности, иные осуществляют размножение. Однако все они тесно связаны и вместе создают целостный многоклеточный единый организм как биосистему.

Любому организму для осуществления процессов жизнедеятельности обязательно требуется энергия. Поэтому важнейшим свойством организма является его обмен веществ.

Обмен веществ и превращения энергии в организме. Поступающая в организм пища содержит в себе различные органические и неорганические вещества с заключенной в их химических связях энергией. В процессе пищеварения и клеточного дыхания (бескислородного и кислородного) накапливается энергия в виде АТФ. Она и используется в процессах синтеза. Процессы синтеза сложных веществ называют ассимиляцией, а процессы расщепления веществ с высвобождением энергии – диссимиляцией. Совокупность этих химических реакций, протекающих в организме, и представляет собой обмен веществ, называемый также *метаболизмом* (греч. *metabole* – «превращение»).

Ассимиляция (лат. *assimilatio* – «уподобление», «слияние», «усвоение»), или *анаболизм* (лат. *anabole* – «подъём»), – это энергопотребляющий процесс уподобления соединений, поступающих в клетки организма, веществам самих клеток. Это созидательная часть метаболизма, направленная на образование и обновление структурных частей организма. Поэтому анаболизм

часто называют *пластическим обменом*. Важнейшие реакции ассимиляции — синтез белка и нуклеиновых кислот, свойственный всем организмам, и синтез углеводов в ходе фотосинтеза, свойственный только зелёным растениям и фотосинтезирующим бактериям (при участии солнечной энергии). Фотосинтез является наиболее грандиозным ассимиляционным процессом, имеющим огромное значение не только для жизни организма, но и для всей биосферы. Особенно интенсивно ассимиляция происходит в периоды роста молодого животного организма, а у растений — в течение вегетационного периода, но на протяжении всей жизни.

Ассимиляция обеспечивает создание строительного материала клеток (белка) и накопление энергии, преимущественно в виде химических связей. Синтез сложных веществ из более простых осуществляется с потреблением энергии. Растения в процессе фотосинтеза поглощают солнечную энергию, а животные, бактерии и грибы поглощают энергию (главным образом в форме запасенной АТФ) с органической пищей. Поэтому поступление энергии для эндотермических реакций у гетеротрофов осуществляется, главным образом, за счёт энергии, высвобождающейся в химических реакциях биологического окисления органических веществ, т. е. благодаря реакциям диссимиляции.

Диссимиляция (лат. *dissimilis* — «непохожий»), или *катаболизм* (греч. *katabole* — «сбрасывание», «разрушение»), — это совокупность ферментативных реакций в организме, направленных на расщепление сложных органических веществ: белков, углеводов, жиров, нуклеиновых кислот. Это экзотермический процесс, при котором распад веществ происходит с высвобождением энергии. Таким образом, диссимиляция — это противоположная ассимиляции часть обмена веществ. Катаболизм обеспечивает энергией все биосинтетические процессы организма, поэтому его часто называют *энергетическим обменом*.

У животных пища, содержащая органические вещества, в процессе питания поступает в пищеварительную систему организма. Поглощённая пища измельчается и химически обрабатывается *пищеварительными ферментами* желудка и кишечника — *переваривается*. В результате крупные молекулы химических соединений (например, крахмал, жиры), расщепляются на менее крупные (простые сахара, глицерин, жирные кислоты), которые затем током крови (и лимфы) доставляются ко всем клеткам организма. В клетках с помощью *клеточных ферментов* и при участии кислорода поступившие вещества окисляются (биологическое окисление) с высвобождением химической энергии. Эта энергия используется для пополнения запасов АТФ (аденозинтрифосфорная кислота, или аденозинтрифосфат) в клетке (подробнее это будет рассмотрено в § 31).

Таким образом, в процессе обмена веществ у организма постоянно происходит поступление веществ из окружающей среды, их ассимиляция с потреблением энергии и диссимиляция веществ с выделением необходимой ор-

ганизму энергии. При этом обычно поддерживается постоянное равновесие между АТФ-производящими и АТФ-использующими процессами. Оба процесса обмена веществ (ассимиляция и диссимиляция) тесно связаны между собой в пространстве и во времени. Обычно в нормально функционирующем организме диссимиляционные превращения являются началом ассимиляции и наоборот.

Обмен веществ у организмов может быть *аэробным* (греч. *aer* — «воздух»; *bios* — «жизнь») — с участием кислорода и *анаэробным* (греч. *an* — отрицат. частица; *aer* — «воздух»; *bios* — «жизнь») — без участия кислорода.

Аэробный метаболизм наблюдается у организмов, обитающих в среде со свободным кислородом, который они используют в качестве окислителя. Биологическое окисление идёт у организмов главным образом посредством системы клеточного дыхания. Аэробами являются все растения, большинство простейших и многоклеточных животных, почти все грибы.

Анаэробный обмен веществ наблюдается у организмов, способных жить и развиваться при отсутствии в среде свободного кислорода, например у дрожжей, червей-паразитов животных и человека (аскарида, солитер и др.)

Системы жизнедеятельности животного организма. *Дыхательная система органов* поставляет организму необходимое количество кислорода и одновременно выводит из него многие продукты обмена веществ. В то же время органы дыхания у многих не только удаляют из организма воду и углекислый газ, но и выполняют другие функции (например, у китовой акулы извлекают клетками жаберного эпителия лишнюю соль из крови и удаляют её, используются, подобно ситам, для отцеживания планктона из захваченной ртом воды).

Выделительная система — совокупность органов, выводящих из организма во внешнюю среду конечные продукты обмена, соли, избыток воды и ядовитые вещества, поступившие в организм вместе с пищей или образовавшиеся в нём.

Кровеносная система — это совокупность сосудов и межклеточных полостей тела, по которым происходит циркуляция крови или гемолимфы (бесцветная или зелёная жидкость, выполняющая такую же функцию, что и кровь). Различают два типа кровеносной системы — незамкнутую (иглокожие, членистоногие, моллюски и др.) и замкнутую (кольчатые черви и все позвоночные). У всех позвоночных и у человека кровеносная система строится по единому принципу и состоит из сердца, аорты, артерий, вен и капилляров. Главная функция кровеносной системы — транспортировка веществ внутри организма.

Нервная система объединяет и регулирует деятельность всех систем организма в его постоянном взаимодействии с внешней средой. Образована она главным образом нервной тканью, основной структурной и функциональной единицей которой служит нейрон. Наиболее важную интегрирующую функцию в организме выполняет центральная нервная система (ЦНС) —

спинной и головной мозг, кора головного мозга. Нервная система посредством *сенсорной системы* (т. е. анализаторов или органов чувств) воспринимает внешние и внутренние раздражители, анализирует и перерабатывает поступающую информацию и соответственно регулирует функции организма.

Пищеварительная система – совокупность органов пищеварения у животных. Пищеварительный тракт имеет сложное строение, обусловленное спецификой вида и его способами добычи и состава пищи. В пищеварительную систему входит система желёз (слюнные, поджелудочная, печень), вырабатывающих разные пищеварительные ферменты.

Система передвижения организмов: у одноклеточных – жгутики, щетинки; у многоклеточных – кости, суставы, сухожилия, мышцы и в целом конечности.

Эндокринная система – совокупность желёз внутренней секреции, вырабатывающая необходимые организму гормоны.

Эти и другие системы органов у животных свидетельствуют о сложности и специфичности элементов биосистемы «организм».

1. Охарактеризуйте процессы жизнедеятельности у многоклеточных организмов.
2. Почему любой организм считается открытой биосистемой?
3. Найдите в справочной литературе материал о том, как развивались системы органов у животных организмов в процессе эволюции.

Типы питания и способы добывания пищи

Типы питания организмов. Жизнедеятельность любого организма возможна лишь при постоянном поступлении химических соединений, которые используются для его роста, жизнедеятельности и воспроизведения.

Напомним, что по способу питания организмы делятся на три группы: автотрофов, гетеротрофов и миксотрофов. *Автотрофы* (греч. *autos* – «сам»; *trophe* – «пища», «питание») осуществляют фотосинтез и для построения своего тела в качестве главного источника углерода используют CO_2 и H_2O . Автотрофами являются все зелёные растения и некоторые группы бактерий. *Гетеротрофы* (греч. *heteros* – «иной», «другой»; *trophe* – «пища», «питание») используют в качестве источника углерода готовые органические вещества, которые, как правило, служат и источником необходимой энергии. Гетеротрофами являются все животные, грибы, большинство бактерий и бесхлорофильные растения. *Миксотрофы* (греч. *mixis* – «смешение»; *trophe* – «пища», «питание») способны сочетать автотрофное и гетеротрофное питание (некоторые бактерии и одноклеточные водоросли,

многие простейшие, особенно из жгутиконосцев). Насекомоядные растения (мухоловки, росянки, непентес и др.), помимо фотосинтеза, осуществляемого клетками зелёных частей тела, способны поглощать химические вещества отловленных насекомых, перерабатывая их на поверхности листа выделяемыми ферментами до минеральных соединений, которые затем поглощаются (всасываются) клетками растения.

У многоклеточных организмов в процессе эволюции выработались *специальные системы поглощения и переработки пищи*.

Способы добывания пищи. Зелёные растения по способу питания – фототрофы. На свету с помощью хлорофила растения образуют органические вещества. Многоклеточные водоросли, как и одноклеточные, поглощают минеральные питательные вещества (вода, углекислый газ, минеральные соли) всей поверхностью тела. У высших наземных растений в процессе эволюции для потребления этих же веществ сформировались две системы потребления пищи – *корневая* и *воздушная*. Образующиеся путём фотосинтеза органические вещества (сахара) вместе с поглощёнными минеральными солями преобразуются в клетках растений в углеводы, белки, нуклеиновые кислоты, липиды и другие органические соединения, которые идут на построение тела растения.

У животных (гетеротрофов) в процессе эволюции появились разные способы добывания органических веществ. Некоторые водные животные добывают пищу, процеживая воду и отделяя от неё «пищевую взвесь». Это так называемые *фильтраторы*. Их пища – главным образом детрит, т. е. мельчайшие остатки разложившихся растений, грибов и животных, осевшие на дно или взвешенные в толще воды вместе с содержащимися в них бактериями, простейшими и другими микроорганизмами. К фильтраторам относятся представители самых разнообразных таксономических групп: губки, ракообразные, насекомые, двусторчатые моллюски, мшанки, асцидии.

Большинство фильтраторов прикреплены к субстрату либо малоподвижны. Чтобы уловить больше питательных веществ, они расставляют своеобразные ловчие сети (венчик щупалец у актиний, венчик перистых лучей у морских лилий, пучки щетинок на верхней губе личинок комаров и др.) и своими колебательными движениями увеличивают ток воды вокруг себя. Благодаря фильтрационной деятельности этих организмов осуществляется биологическая очистка воды. Например, мидии, заселяющие 1 м² дна, могут профильтровать за сутки до 280 м³ воды. Уникальную чистоту вод озера Байкал биологи объясняют фильтрационной деятельностью рачка эпишуры.

Другие животные активно захватывают пищу. Широко распространёнными способами добывания пищи у гетеротрофов и миксотрофов являются *хищничество* и *паразитизм*. Оба эти способа питания в живой природе появились с возникновением первых живых организмов на Земле. Причём хищ-

ничество в большинстве случаев способствовало морфофизиологическому прогрессу организмов. У хищников, как правило, хорошо развиты нервная система и органы чувств, позволяющие успешнее добывать пищу. А паразитический способ питания в процессе эволюции обусловил дегенеративный путь развития организмов, характеризующийся утратой ряда органов.

Особые способы добывания пищи сформировались у организмов в результате совместного существования видов в природных сообществах (биогеоценозах). Процесс эволюции обусловил многообразие коадаптивных (взаимоприспособленных) свойств у организмов: у хищника и его жертвы, у паразита и его хозяина, у растительноядного и у растений (способ наращивания биомассы) и др. Эта взаимосвязь проявилась и в особенностях пищеварительной системы у организмов, характеризующихся разным типом питания.

Вследствие адаптации к тому или иному способу добывания пищи у животных выработались особые приспособительные свойства. Например, мелкие млекопитающие из отряда насекомоядных животных (ёж, крот, землеройка, выхухоль) имеют длинную узкую морду. Их вытянутые вперёд резцы способны, подобно щипцам, удерживать мелкую добычу (насекомых, червей, моллюсков), а бугорчатые с острыми вершинами коренные зубы — дробить хитиновый покров насекомых и известковые раковины моллюсков. У грызунов имеется по два резца на верхней и нижней челюстях. Эти резцы хорошо развиты, лишены корней и растут в течение всей жизни, поскольку постоянно истираются твёрдой пищей (рис. 3). У псовых и кошачьих хорошо развиты клыки.

Строение пищеварительной системы. В ходе эволюции у животных сформировалась система взаимодействующих пищеварительных органов. При этом основные отделы пищеварительного тракта дифференцировались на участки, обеспечивающие более полное расщепление и всасывание пищи. Появились специализированные пищеварительные железы.

Например, у дождевого червя пищеварительная система представлена ртом, глоткой, пищеводом, зобом, желудком, средней кишкой и задней кишкой. В пищевод открываются протоки желёз, секрет которых содержит известь для нейтрализации кислот гумуса — пищи червей. Всасывательная поверхность кишечника увеличена за счёт впячивания средней кишки внутрь её просвета.

Наибольшая дифференциация пищеварительной системы наблюдается у хордовых. Большинство хордовых имеют челюсти и зубы, что обеспечивает захват, удержание и механическую обработку пищи



Рис. 3. Адаптации к способу добывания пищи: 1 — морда землеройки; 2 — зубастая морда бобра

(у млекопитающих). Желудок имеет развитую мускулатуру стенок, с помощью которой происходит перемешивание, а у птиц ещё и перетирание пищи. Кишечник подразделён на отделы: тонкую кишку, толстую кишку и заднюю (прямую) кишку, открывающуюся в клоаку, как у земноводных, пресмыкающихся и птиц, либо заканчивающуюся анальным отверстием, как у рыб и большинства млекопитающих. Эпителий кишечника содержит слизистые и пищеварительные железы, выделяющие слизистый секрет (*муцин*), который предотвращает самопереваривание тканей стенок кишечной трубки и придает влажность её поверхности.

Переваривание пищи. Химическая обработка, или переваривание, пищи происходит главным образом в передних отделах кишечника, а всасывание — в средней и задней частях кишечника.

Процесс переваривания регулируется комплексом пищеварительных ферментов печени и поджелудочной железы, протоки которых открываются в переднюю часть тонкой кишки. Всасывательная поверхность, особенно у птиц и млекопитающих, увеличена за счет развития мелких складок слизистой поверхности кишки или образования мелких выростов — *ворсинок*. В слизистой ротовой полости млекопитающих находятся слюнные железы, секрет которых увлажняет слизистую рта и смачивает пищу, облегчая её проглатывание, а на языке расположены вкусовые и осязательные тельца. Кроме того, слюна млекопитающих содержит пищеварительные ферменты, расщепляющие углеводы.

У организмов травоядных животных, питающихся трудноперевариваемой растительной пищей, в которой много клетчатки (целлюлозы), в ходе эволюции выработались особые способы её усвоения, так как в желудочно-кишечном тракте большинства травоядных не образуется фермент целлюлаза, расщепляющий целлюлозу до глюкозы. Наиболее распространённым способом является наполнение кишечника симбиотическими микроорганизмами, способными сбразивать целлюлозу и превращать её в пригодную для всасывания глюкозу. Таким способом переваривают целлюлозу многие млекопитающие.

Например, у жвачных животных отряда Парнокопытные симбионты (бактерии и инфузории, расщепляющие целлюлозу) находятся в передней части пищеварительного тракта, в основном в многокамерном желудке, т. е. там, где идёт переваривание, но у многих животных (у лошадиных из отряда Непарнокопытные, зайцеобразных, у термитов и др.) симбионты поселяются в задней части кишечного тракта — в слепой и толстой кишке, т. е. там, где идёт всасывание.

Наряду с симбиотическим способом переваривания растительной пищи у многих видов наблюдается *копрофагия* (греч. *kopros* — «помёт», «кал»; *phagos* — «пожиратель»), т. е. поедание своих фекалий, в результате чего переваренная масса вторично подвергается действию микроорганизмов. Копрофагия, например,

свойственна гориллам, зайцеобразным и большинству грызунов. Она обеспечивает повторное усвоение азота из поглощенных кишечных симбионтов и витаминов, вырабатываемых ими.

1. Какие наблюдаются способы добычи пищи у млекопитающих животных?
2. Назовите функции пищеварения в организме.
3. Поясните, в каком направлении шла эволюция пищеварительной системы у травоядных и хищных животных и у паразитов.

§ 4

Размножение организмов

Размножение присуще всем организмам. Оно является основным биологическим свойством живого. В результате размножения в природе происходит увеличение количества особей популяции и вида. У большинства организмов размножение сопровождается воспроизведением себе подобных, обеспечивающим продолжение существования вида, непрерывность и преемственность в передаче наследственной информации от родителей потомству. Поэтому размножение называют также процессом самовоспроизведения организмов и видов.

Достигнув определённых размеров и став половозрелым, организм путём размножения воспроизводит своё потомство. С появлением новых молодых организмов популяция и вид сохраняются и расселяются в окружающем пространстве.

В природе существует чрезвычайно большое многообразие способов размножения. Однако все они являются вариациями двух основных форм размножения организмов — бесполого и полового.

Бесполое размножение — это процесс самовоспроизведения организмов без участия половых клеток, которое осуществляет лишь один родитель. Основным свойством бесполого размножения является точное воспроизведение наследственных свойств родителя. Бесполое размножение — это древняя форма самовоспроизведения, свойственная организмам всех царств живой природы.

Среди бесполого размножения выделяют несколько форм: деление клетки надвое; множественное деление клетки, или шизогонию (греч. *schizo* — «разделяю»; *goneia* — «потомство»); споровое размножение; вегетативное размножение.

Деление клетки надвое (бинарное деление) у прокариот осуществляется прямым разделением содержимого клетки на две более или менее равные части. У эукариот деление происходит с помощью митоза, при котором на-

следственный материал родительского организма поровну распределяется между двумя дочерними.

При *множественном делении* (шизогонии) от одноклеточной материнской особи путём быстрых, следующих друг за другом многократных митотических делений образуется несколько одноядерных дочерних организмов. Такой тип размножения наблюдается у простейших и некоторых водорослей. Примером множественного деления является размножение малярийного плазмодия в эритроцитах человека. В этом случае у плазмодиев происходит повторяющееся несколько раз деление ядра: сначала — без деления цитоплазмы, а затем — с её делением. Таким образом один плазмодий даёт начало 12–24 дочерним организмам.

Размножение спорами представлено у всех групп водорослей и высших споровых растений, а также у лишайников и грибов. Споры — это мелкие специализированные клетки, образующиеся в особых органах организмов — спорангиях и служащие для размножения и расселения видов. Образуются они путём митоза (у грибов, лишайников, водорослей) или мейоза (у всех высших споровых растений — мхов, папоротников, хвощей и плаунов). Споры водорослей, обитающих в воде (*зооспоры*), имеют жгутики для передвижения. Споры наземных растений не имеют органоидов движения и распространяются ветром или саморазбрасыванием. У некоторых видов грибов только за одни сутки может продуцироваться до 30 000 млн спор. При этом у них имеются специальные приспособления для разбрасывания спор. Твёрдая оболочка защищает спору от высыхания, поэтому споры могут жить достаточно долго — от 10 дней до 3–5 лет, а споры головнёвых грибов — до 25 лет.

Вегетативное размножение обычно наблюдается у многоклеточных организмов. Оно осуществляется путём отделения частей тела материнского многоклеточного организма и восстановления этих частей до целого дочернего организма. Примерами могут служить укоренившиеся и отделившиеся ветка ивы, ус земляники, клубень картофеля, луковица тюльпана, корень малины, гифы гриба. Вегетативное размножение широко представлено у растений и грибов, но встречается и у некоторых беспозвоночных. У животных его называют размножением путём фрагментации и почкования. Оно характерно для губок, кишечнополостных (гидра), плоских червей (планария), иглокожих (морские звёзды) и некоторых других видов.

Примечательно, что при всех формах бесполого размножения отделившиеся дочерние особи полностью воспроизводят свойства родительского организма. Повторять родительские качества в своих дочерних организмах без изменения наследственных свойств, т. е. создавать многочисленное, но генетически однородное потомство — *клон* (греч. *klon* — «отпрыск», «ветвь») — уникальное свойство бесполого размножения. Лишь попав в разные условия окружающей среды, новые организмы могут проявить свои признаки иначе, главным образом изменить размеры, но это отличие не передаётся потомству.

Клон — это совокупность однородных особей (или клеток), произошедших от одной исходной особи (клетки) путём бесполого размножения. В основе возникновения клона у эукариот лежит митоз, а у прокариот — простое деление. Клон является основной единицей учёта в генетике микроорганизмов. Клонирование позволяет поддерживать относительную генетическую однородность и специфические особенности каких-то организмов или их клеток. Только с помощью клонирования (т. е. вегетативным размножением или с применением клеточной культуры) удаётся долго сохранять особенности сорта культурных растений.

Клонирование клеток и тканей является одним из способов (методов) современной биотехнологии (более подробно это будет рассмотрено в § 15).

Некоторые учёные противопоставляют вегетативное размножение бесполому размножению. Они считают, что размножение частями своего тела — это особый тип размножения, и называют вегетативное размножение третьим типом размножения организмов. Однако эта точка зрения менее распространена в науке.

Половое размножение осуществляется при участии половых клеток от двух организмов-родителей — женского и мужского, которые передают особенности своего наследственного материала новому организму. Главной особенностью (условием) полового размножения является *оплодотворение*, т. е. слияние женской и мужской половых клеток (гамет) и образование при этом одной клетки — *зиготы* (греч. *zygotos* — «соединенный вместе»). Зигота содержит наследственную информацию от обоих родителей. Каждая дочерняя особь, развивающаяся из зиготы, несёт в себе свойства двух разных организмов одного и того же вида. Поэтому при половом размножении всегда в новом организме возникает что-то новое, до того ещё не встречавшееся в природе, хотя и очень похожее на своих обоих родителей. Такие организмы с новыми наследственными свойствами, полученными от обоих родителей, нередко оказываются более приспособленными к жизни в изменяющихся условиях окружающей среды.

Только с помощью потомства популяция и вид накапливают новые наследуемые признаки, обеспечивающие микроэволюцию. Постоянное обновление наследственных свойств у новых поколений определяет величайшее биологическое значение полового размножения и уникальную по значимости роль организмов, осуществляющих этот процесс. Появление полового размножения в истории развития живой природы оказалось крупным морфофизиологическим событием — ароморфозом, реализуемым на организменном уровне.

Пол и половые признаки организма. Возникновение полового размножения в процессе эволюции сопряжено с различием мужских и женских половых клеток и развитием у организмов особых признаков пола, обеспечивающих размножение. *Пол* — это совокупность взаимно контрастирующих генетических и связанных с ними признаков особей одного вида.

Особенности организмов, отличающие один пол от другого, называют *половыми признаками*. Отличительные особенности, характеризующие основные различия между мужскими и женскими особями (например, семенники у самцов, яичники у самок), называют *первичными половыми признаками*. Все другие особенности организмов, отличающие один пол от другого, называют *вторичными половыми признаками*. Они хорошо представлены у многих животных.

Вторичные половые признаки развиваются под действием половых гормонов, свидетельствуя о половой зрелости особи. Они проявляются в различиях размеров и пропорций тела, окраски оперения, в особенностях волосяного покрова, издаваемых звуковых сигналов (у птиц), наличии вынашивающей сумки, млечных желёз и др. У одних видов эти признаки постоянны, у других могут проявляться только в период брачного сезона.

Брачный период на большей части земного шара имеет чётко выраженный сезонный характер. Брачные сезоны у земноводных, птиц, млекопитающих и многих беспозвоночных животных, готовность их к спариванию в определённый период облегчают встречи самца и самки, а брачные игры, наблюдающиеся у многих животных, обеспечивают физиологическую подготовку особей к спариванию.

Размножение большинства видов приурочено к определённому сезону года, так чтобы рост и развитие потомства происходили в наиболее благоприятных условиях. Например, для птиц и млекопитающих это обилие кормов и оптимальная температура окружающей среды; для развития икры и мальков рыб кроме оптимальной температуры и обилия кормов требуется достаточное содержание кислорода в воде. Для многих видов сигналом к размножению служит увеличение светового дня или, наоборот, его сокращение; для обитателей пустынь и саванн — осадки; для животных тропических лесов — созревание плодов основных кормовых растений. Так, в умеренном климате созревшие семена ели и сосны служат сигналом к зимнему гнездованию и размножению клестов.

Следует подчеркнуть, что организмы, как никакая другая форма живой материи, способны ощущать внешний мир, состояние своего тела и реагировать на эти ощущения, направленно изменяя свои действия в ответ на раздражение, идущее от внешних и внутренних факторов. Организмы могут обучаться и общаться с особями своего вида, строить жилища и создавать условия для выведения детенышей, проявлять родительскую заботу о потомстве.

1. Сравните эволюционное значение бесполого и полового размножения.
2. Охарактеризуйте роль вторичных половых признаков в размножении организмов.
3. Поясните роль организма (особи) в эволюции органического мира, единицей которой считается популяция.

Оплодотворение – это объединение ядер мужских и женских половых клеток – гамет, приводящее к формированию зиготы и последующему развитию из неё нового (дочернего) организма.

Центральным моментом этого процесса является слияние двух ядер половых клеток родителей.

В результате в зиготе формируется двойной (диплоидный – $2n$) набор хромосом, полученных от мужского и женского организмов. Объединение в зиготе генетического материала двух разных родительских наборов генов (генотипов) и образование нового генотипа у дочернего организма – выдающееся биологическое событие живого мира, обеспечивающее увеличение изменчивости, а это важно для эволюции органического мира.

В результате объединения при оплодотворении отцовского и материнского наборов генов возникают в каждом случае уникальные комбинации генов у дочерних организмов. Таким путём поддерживается генетическое многообразие организмов, которое служит материалом для естественного отбора и эволюции популяции и вида.

В зависимости от того, в какой среде протекает процесс объединения гамет, различают наружное и внутреннее оплодотворение.

Наружное оплодотворение осуществляется в окружающей среде, обычно в водных условиях, куда попадают мужские и женские половые клетки. Примером может служить оплодотворение у большинства животных, обитающих или размножающихся в воде: кольчатых червей, двусторчатых моллюсков, большинства рыб, бесхвостых земноводных. Выделяемые этими организмами мужские и женские гаметы поступают в воду, где происходит их встреча и слияние – образование зиготы.

Внутреннее оплодотворение обеспечивается переносом сперматозоидов (или спермиев) мужского организма в женский. Примером внутреннего оплодотворения является оплодотворение у птиц и млекопитающих. Полагают, что при оплодотворении в яйцеклетку проникает лишь один спермий. Оплодотворенная яйцеклетка даёт начало зиготе, деление которой обеспечивает развитие зародыша, а затем и организма.

Внутреннее оплодотворение у многих животных (пресмыкающихся, птиц) сопровождается откладыванием яиц во внешнюю среду, где в течение определённого срока из яиц развиваются маленькие детеныши: птенцы, черепашата, крокодильчики и др. У большинства млекопитающих зигота и образовавшийся из неё зародыш претерпевают внутреннее развитие в половых органах самки. У млекопитающих (кроме яйцекладущих – утконоса и ехидны) для выращивания зародыша (эмбриона) в матке формируется так называемое детское место или плацента.

В виде зачатков она имеется даже у сумчатых животных. Через плаценту устанавливается связь между кровеносными руслами эмбриона и самки. Благодаря этому обеспечивается газообмен в теле зародыша, его питание и удаление продуктов распада и, конечно, защита зародыша от неблагоприятных условий внешней среды.

Внутреннее оплодотворение у животных — процесс, возникший в ходе эволюции позднее наружного оплодотворения, и значительно более прогрессивное морфобиологическое явление. То же следует отметить о появлении плаценты в истории развития животного мира. Они обеспечивают воспроизведение здорового молодого поколения при существенной защите, сохранении (и экономии) половых клеток размножающихся организмов и заботе матери о развитии зародышей.

Искусственное оплодотворение. Способность спермы животных к длительному хранению послужила основой развития искусственного оплодотворения сельскохозяйственных животных. Искусственное оплодотворение — один из ведущих методов селекции, с помощью которого создано преобладающее большинство высококачественных сортов культурных растений и пород домашних животных. Оно используется для разведения племенного скота в крупном мясо-молочном животноводстве, коневодстве, свиноводстве, птицеводстве и др. Искусственное оплодотворение (опыление) широко используется в растениеводстве для выведения новых сортов растений.

На искусственном оплодотворении основано размножение ценных проходных рыб, у которых в естественных условиях далеко не вся икра оказывается оплодотворенной и огромная часть её погибает.

Например, на Амуре во время осеннего нереста кеты потеря икры составляет в среднем до 40%. В конце XIX в. русский рыбовод В.П. Врасский предложил «сухой» способ оплодотворения икры. Он основан на том, что в воде спермии быстро теряют подвижность, в итоге часть икры остаётся неоплодотворенной. При использовании метода Врасского икру выпускают в ёмкость, куда затем отцеживают молоки самцов. Содержимое ёмкости осторожно перемешивают так, чтобы молоки равномерно распределились среди икринок и вероятность оплодотворения стала наибольшей, и только после этого наливают воду. Оплодотворённую таким путём икру закладывают в специальные ёмкости с проточной водой, в которых икринки развиваются под постоянным контролем специалистов. Впоследствии мальков выпускают в реку, по которой они скатываются в море.

Результаты работы по искусственному оплодотворению рыб на рыбо-разводных заводах оказываются значительными. Например, оплодотворённость икры осенней кеты на заводе составляет 98–99%, то есть во много раз больше, чем в естественных условиях.

Успешные экспериментальные разработки метода искусственного оплодотворения, осуществляемые в последние годы XX в., с использованием различных животных, в том числе млекопитающих, показали, что оплодотворение яйцеклеток млекопитающих, включая и человека, может происходить в пробирке. Оказалось, что зародыши, развившиеся в пробирке, могут быть имплантированы затем в матку женщины, где они дальше нормально развиваются. При этом рождаются вполне здоровые, нормальные дети. Известно много случаев рождения «детей из пробирки», и многие семьи смогли занять таким путём долгожданного ребёнка.

Двойное оплодотворение цветковых растений. Это особый тип оплодотворения, который наблюдается только у цветковых (покрытосеменных) растений (рис 4). В зародышевом мешке, сформировавшемся в семязачатке завязи пестика цветка, развивается яйцеклетка. К моменту оплодотворения в зародышевом мешке помимо яйцеклетки образуется ещё двойное ядро (от слияния двух мелких клеток) и 5 других очень мелких (вспомогательных) клеток. Из проросшей на рыльце пестика пылинки по пыльцевой трубке в зародышевый мешок доставляются два спермия. Один из них сливается с яйцеклеткой, а другой спермий сливается с двойным ядром, находящимся в центральной части мешка. В итоге такого «двойного» оплодотворения из оплодотворенной яйцеклетки образуется зигота, дающая начало зародышу растения, а от слияния спермия с двойным ядром образуется особая питательная ткань, состоящая из клеток с триплоидным ($3n$) набором хромосом, — эндосперм, обеспечивающий питательными веществами зародыш семени.

Процесс двойного оплодотворения был открыт у цветковых растений на примере лилейных и детально изучен отечественным ботаником Сергеем Гавриловичем Навашиным в 1898 г.

Биологическое значение двойного оплодотворения у растений не совсем ясно. Однако несомненным является то, что в семенах очень быстро (опережая развитие зародыша) образуются питательные ткани с запасом высокоэнергетических питательных веществ только после оплодотворения. У цветковых растений при развитии семязачатков не тратится время на создание питательных веществ, как у голосеменных растений, поэтому развиваются они го-

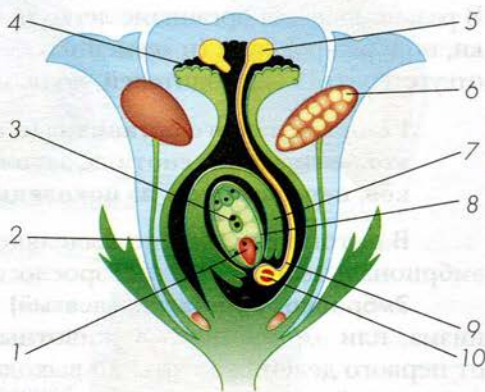


Рис. 4. Двойное оплодотворение цветковых растений: 1 — яйцеклетка; 2 — завязь; 3 — центральное ядро; 4 — рыльце; 5 — пылинка; 6 — пыльник; 7 — семязачаток; 8 — зародышевый мешок; 9 — пыльцевая трубка; 10 — два спермия

раздо быстрее. Таким образом, благодаря двойному оплодотворению ускоряется процесс формирования и семязачки, и яйцеклетки, и семени.

1. Какова функция гамет каждого организма, участвующего в оплодотворении?
2. Охарактеризуйте биологическое преимущество полового размножения организмов.
3. Сравните оплодотворение цветковых и голосеменных растений: чем они сходны и чем отличаются?

§ 6

Развитие организма от зарождения до смерти (онтогенез)

Понятие об онтогенезе. Индивидуальное развитие особи многоклеточных организмов начинается от одной-единственной оплодотворенной яйцеклетки, или *зиготы*. В ходе этого удивительного по сложности и стройности комплекса ростовых и формообразующих процессов развивается высокоорганизованный многоклеточный организм, наследующий по законам генетики специфические индивидуальные, родовые и соответствующие каждому виду анатомо-физиологические особенности, а у людей и некоторых видов высших млекопитающих ещё и психологические черты.

Вся совокупность преобразований, совершающихся у особи от зарождения и до её смерти, называется *индивидуальным развитием организма*, или *онтогенезом* (греч. *ontos* — «сущее»; *genesis* — «возникновение», «происхождение»). В развивающемся организме легко прослеживаются не только видовые признаки, но и ряд родовых (и «семейных» — у человека) черт, которые нередко могут отсутствовать у его родителей, но наблюдались у более отдалённых предков.

Развитие любого организма (в том числе и человека) в течение жизни — это реализация генотипа, заложенного в зиготе, как программы признаков, передаваемых из поколения в поколение.

В онтогенезе обычно выделяют два периода — эмбриональный и постэмбриональный — и стадии взрослого организма.

Эмбриональный (зародышевый) период развития многоклеточного организма, или *эмбриогенез*, у животных охватывает процессы, происходящие от первого деления зиготы до выхода из яйца или рождения молодой особи, а у растений — от деления зиготы до прорастания семени и появления проростка.

Эмбриональный период у большинства многоклеточных животных включает три основных этапа: *дробление*, *гастрюляцию* и *дифференциацию*, или *морфогенез*. Рассмотрим эти этапы на примере развития зародыша ланцетника, которое представляет собой упрощённую схематическую картину эмбрионального развития и других хордовых животных.

В результате ряда последовательных митотических делений зиготы образуются многочисленные (128 и более) мелкие клетки – *бластомеры* (греч. *blastos* – «зародыш»; *meros* – «часть»). При делении образовавшиеся дочерние клетки не расходятся и не увеличиваются в размерах. С каждым последующим шагом они становятся все мельче, так как в них не происходит увеличения объёма цитоплазмы. Поэтому процесс деления клеток без увеличения объёма цитоплазмы называют *дроблением*. Со временем зародыш принимает вид пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток. Такой однослойный зародыш называют *бластулой*, а образующуюся внутри полость – *бластоцелью* (рис. 5). В ходе дальнейшего развития бластоцель превращается в первичную полость тела у ряда беспозвоночных, а у позвоночных почти полностью вытесняется вторичной полостью тела. После образования многоклеточной бластулы начинается процесс *гастрюляции*: перемещение части клеток с поверхности бластулы вовнутрь, на места будущих органов. В результате образуется *гастроула*. Она состоит из двух пластов клеток – *зародышевых листков*: наружного – *эктодермы* и внутреннего –

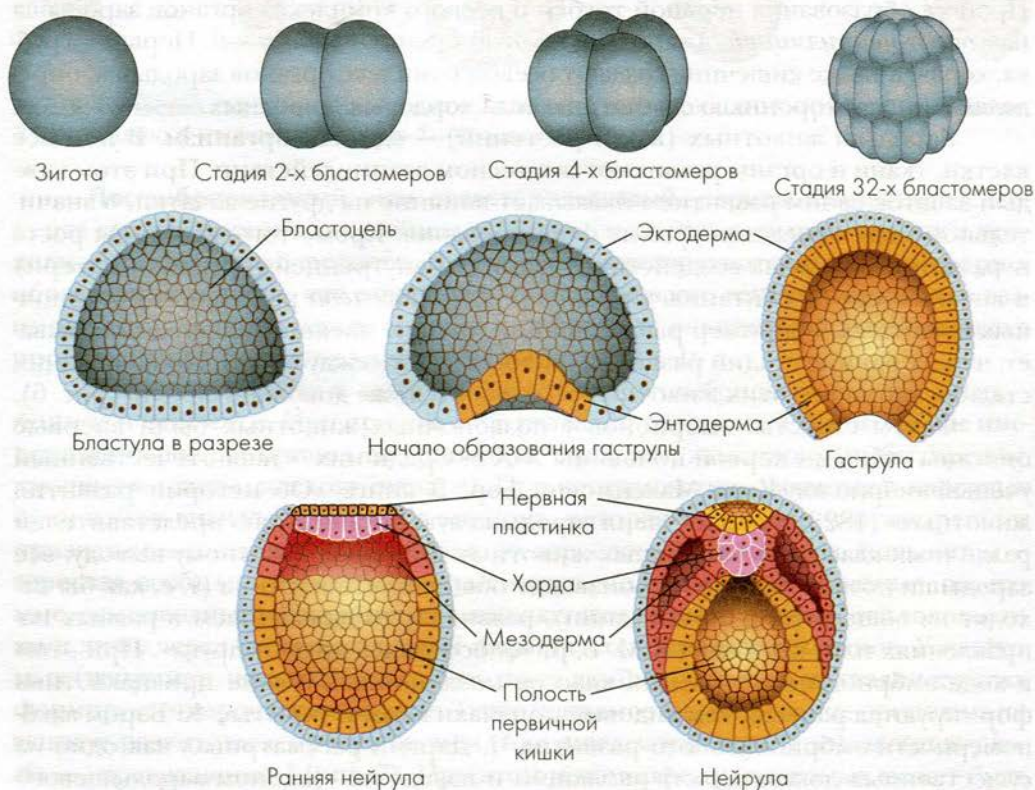


Рис. 5. Схема стадий развития ланцетника

энтодермы. У большинства многоклеточных животных в процессе гаструляции образуется третий зародышевый листок — *мезодерма*. Она расположена между эктодермой и энтодермой.

В процессе гаструляции клетки *дифференцируются*, т. е. становятся различными по структуре и биохимическому составу. Биохимическая специализация клеток обеспечивается различной (дифференцированной) активностью генов. Дифференцировка клеток каждого зародышевого листка приводит к образованию различных тканей и органов, т. е. совершается *морфогенез*, или *формообразование*. У хордовых в мезодерме одновременно с её появлением начинается формирование *хорды* (впоследствии у всех позвоночных хорда замещается позвоночником). Затем из эктодермы, расположенной над хордой, образуется нервная пластинка (нейральная эктодерма). В процессе роста зародыша боковые края этой пластинки приподнимаются, а центральная её часть опускается, образуя нервный желобок. Постепенно верхние края складок нервной пластинки смыкаются, и желобок превращается в нервную трубку. Так из нейральной эктодермы возникает зачаток центральной нервной системы. Процесс образования нервной трубки и осевого комплекса органов зародыша называют *нейруляцией*, а зародыш на этой стадии — *нейрулой*. Нервная трубка, хорда, а также кишечник создают осевой комплекс органов зародыша, определяющий двустороннюю симметрию тела хордовых животных.

Зародыш животных (как и растений) — единый организм. В нём все клетки, ткани и органы развиваются в тесном взаимодействии. При этом каждый зачаток своим развитием оказывает влияние на другие зачатки, в значительной мере определяя путь их формирования. Кроме того, на темпы роста и развития зародыша воздействуют факторы внутренней (организм матери) и внешней среды обитания. *Сравнение эмбриогенеза* различных позвоночных животных, например рыб, амфибий, птиц и млекопитающих, показывает, что их ранние стадии развития очень сходны между собой. Но на поздних стадиях эмбрионы этих животных различаются уже довольно сильно (рис. 6).

Факты сходства эмбрионов у позвоночных животных были впервые описаны учёными первой половины XIX в. Среди них — наш отечественный учёный-эмбриолог Карл Максимович Бэр. В книге «Об истории развития животных» (1828) он сопоставил зародышевую организацию представителей различных классов позвоночных животных и пришёл к важному выводу: все зародыши позвоночных воспроизводят общие признаки типа (т. е. как бы исходят из общего типа организации), развиваясь в дальнейшем в разных направлениях или, как писал К.М. Бэр, «обособляясь друг от друга». При этом в ходе эмбриогенеза у разных классов позвоночных общие признаки типа формируются раньше, чем видовые признаки вида. Открытые К. Бэром закономерности эмбрионального развития Ч. Дарвин рассматривал как одно из существенных доказательств эволюции и назвал их «законом зародышевого сходства». Позже он был назван *законом Бэра*.

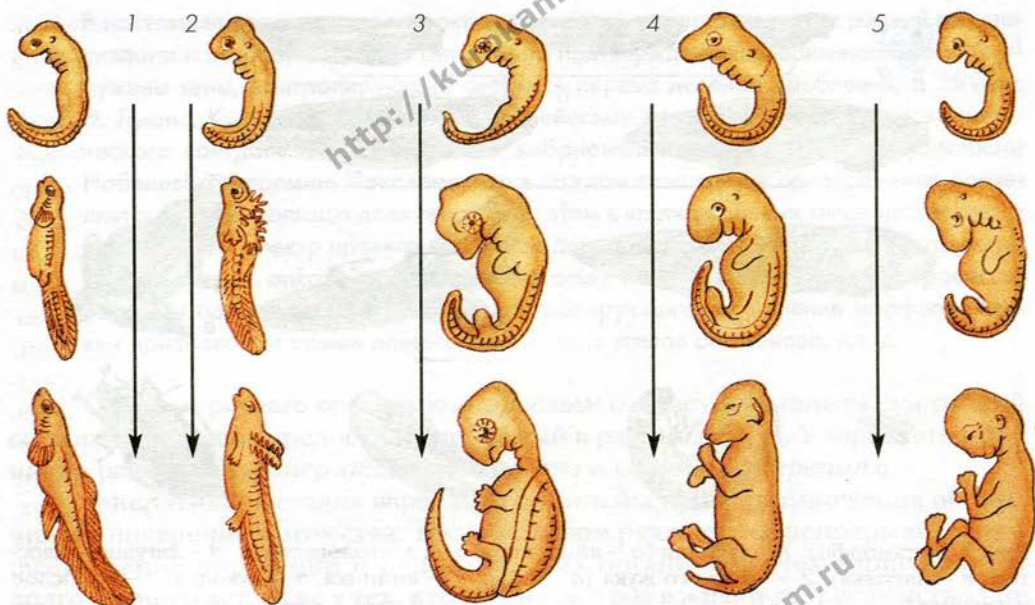


Рис. 6. Сходство стадий эмбрионального развития позвоночных: 1 – рыба; 2 – амфибия; 3 – рептилия; 4 – млекопитающее; 5 – человек

Постэмбриональный, или послезародышевый, период начинается с момента выхода организма из яйцевых оболочек или с момента рождения и продолжается до половозрелости. В этот период завершаются процессы формообразования и роста, что определяется прежде всего генотипом, а также взаимодействием генов между собой и с факторами внешней среды. У человека продолжительность этого периода составляет 13–16 лет.

У многих животных выделяют два типа постэмбрионального развития – *прямое* и *непрямое*. При прямом типе развития у рождающейся особи уже имеются все основные органы, свойственные взрослому животному (рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). При непрямом типе развития у животных организмов вначале образуется личинка, которая по внешним и внутренним признакам значительно отличается от взрослого организма, а лишь затем – взрослая особь (плоские и кольчатые черви, моллюски, ракообразные, насекомые, земноводные). Например, из яиц лягушки вначале появляются головастики и лишь через несколько стадий формируется взрослое животное. У насекомых (например, жуков) из яйца выводится личинка и только на стадии куколки формируется взрослое животное. Такое непрямое формирование организма называют развитием с превращением, или *метаморфозом* (греч. *metamorphosis* – «превращение») (рис. 7). При этом метаморфоз у насекомых может быть полным (жуки, бабочки, муравьи) и неполным (кузнечики, тараканы, термиты).

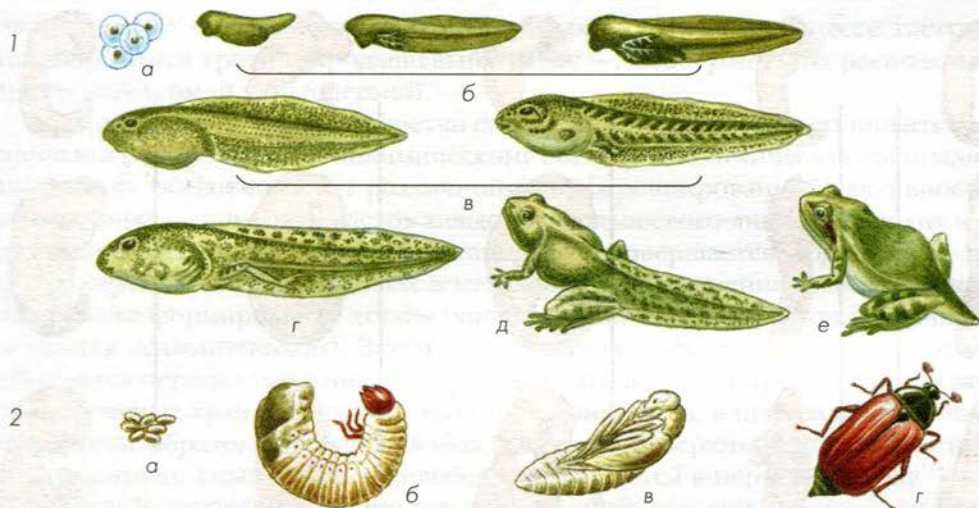


Рис. 7. Метаморфоз: 1 – лягушки (а – яйца, икра, б, в, г – головастики, д – лягушка с хвостом, е – лягушка); 2 – майского жука (а – яйца, б – личинка, в – куколка, г – взрослое насекомое)

В ходе онтогенеза происходят рост, дифференциация и интеграция частей развивающегося многоклеточного организма. Согласно современным представлениям, в зиготе имеется программа в виде кода наследственной информации определяющая ход развития данного организма (особи). Эта программа реализуется в процессах взаимодействия между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками и между комплексами клеток в зародышевых листках.

Индивидуальное развитие организма всегда находится под контролем генов.

Однако перед учёными встал вопрос: каким образом единый генотип зиготы обеспечивает дифференциацию развивающегося зародыша на различные типы клеток и тканей?

Впервые на этот вопрос попытался ответить немецкий зоолог и эволюционист Август Вейсман. Он обратил внимание на неравномерное распределение наследственного материала по объёму яйцеклетки, а также на различие между половыми и соматическими клетками у некоторых видов. Однако оказалось, что эти положения имеют лишь частное значение. На смену гипотезе Вейсмана в 30-х гг. XX в. американский биолог Томас Морган выдвинул концепцию «дифференциальной активности генов». Согласно этой концепции во всех клетках организма имеется одинаковый набор генов, но функционируют они по-разному в различных клетках.

В настоящее время различная активность генов в клетках и тканях разной специализации и на разных этапах онтогенеза подтверждена экспериментально. Обнаружены гены, контролирующие скорость первых делений дробления. В 1995 г. Э. Льюис, К. Нюслайн-Вольхард, Э. Вейсшау за открытия, касающиеся генетического контроля на раннем этапе эмбрионального развития, были удостоены Нобелевской премии. Показано, что в каждом типе клеток одновременно проявляется лишь небольшая доля генов. При этом в клетках разных типов наблюдается специфичный спектр проявляющих свое действие генов. Кроме того, обнаружены онкогены (греч. *onkos* — «нарост», «опухоль»), регулирующие ростовые процессы, известны сотни и тысячи мутаций, контролирующих становление морфологических признаков от самых ранних до конечных этапов онтогенеза, и т. д.

Стадии взрослого организма. *Взрослым* считается организм, достигший состояния половой зрелости и способный к размножению. У взрослого организма различают: *генеративную стадию* и *стадию старения*.

Генеративная стадия взрослого организма путём размножения обеспечивает появление потомства. Таким образом реализуется непрерывность существования популяций и вида. У многих организмов этот период длится долго — много лет, даже у тех, кто лишь один раз в жизни даёт потомство (лососевые рыбы, угорь речной, подёнки, а у растений — многие виды бамбука, зонтичных и агавы). Однако существует много видов, у которых взрослые организмы на протяжении ряда лет неоднократно производят потомство.

На стадии старения наблюдаются различные изменения организма, ведущие к снижению его адаптивных возможностей, к увеличению вероятности смерти.

1. Сравните эмбриональный и постэмбриональный этап онтогенеза.
2. Охарактеризуйте особенности онтогенеза у рыб и бабочек.
3. Включите недостающие слова в утверждения.
 - В зиготе имеется , определяющая ход ... организма.
 - Индивидуальное развитие особи многоклеточных организмов начинается от
 - В процессе ... клетки зародыша становятся различными по структуре и по биохимическому составу, т. е. они ... , что обеспечивается активностью

§ 7

Из истории развития генетики

Зарождение генетики. Люди давно догадывались, что передача наследственных задатков от родителей к потомкам происходит через «продукты» половых органов, которые часто называют семенем. На Руси издавна говорили: «Ябло-

ко от яблоньки недалеко падает» и «От дурного семени не жди доброго племени». Предполагали, например, что пол потомков определяется количеством вводимых половых продуктов или направлением ветра в момент спаривания животных. Поэтому для увеличения поголовья овец пастухи производили их спаривание при южном тёплом ветре, так как считали, что холодный северный ветер даёт самцов.

Подобные умозрительные представления о механизме наследственности высказывали и античные учёные. Так, например, Гиппократ (V в. до н. э.) считал, что половые продукты состоят из экстрактов, поступающих из всего организма, так что все органы тела непосредственно влияют на признаки потомства. Аристотель (IV в. до н. э.) полагал, что репродуктивный материал не поступает из всех частей тела, а производится из питательных веществ, специально предназначенных для построения разных частей тела.

В 1868 г. Ч. Дарвин выдвинул теорию *пангенезиса* (греч. *pan* — «всё»; *genesis* — «происхождение») — о механизме воспроизведения в потомстве признаков предыдущих поколений. Согласно этой теории все клетки животных и растений отделяют от себя крошечные *геммулы*, которые, скапливаясь в половых органах, образуют половые клетки и передают признаки потомкам. Дарвин, понимая умозрительность своей теории, называл её «временной гипотезой». Вскоре эту гипотезу подвергли экспериментальной проверке, и она была отвергнута. Но при её обсуждении был выдвинут ряд идей, в частности о том, что в ядре клетки содержатся некие *пангены*, которые и определяют все признаки целого организма. Была также высказана идея о некой особой наследственной субстанции в виде зародышевой плазмы, содержащейся в половых клетках.

Многочисленные идеи и дискуссии вокруг этих идей подготовили биологов к необходимости коренного пересмотра взглядов на наследственность и передачу наследственных свойств у организмов. Лишь в начале XX в. учёные стали осознавать в полной мере закономерности наследования.

Работы Грегора Менделя. Первым научным трудом о наследственности, сформулировавшим ряд важных генетических правил и положений, явилась работа Грегора Менделя, опубликованная в 1865 г. под названием «Опыты над растительными гибридами». В ней Г. Мендель, на основе многочисленных экспериментов, проведённых в течение ряда лет, открыл некоторые закономерности наследования свойств организмов. Г. Мендель доказал, что *наследственные задатки* передаются от родителей потомкам в виде обособленных (дискретных) единиц, которые он назвал «факторами»; что наследственные факторы представлены у особей *парами*, но они не сливаются, а остаются дискретными и передаются потомкам через мужские и женские половые клетки по единице из каждой пары. С 1909 г. наследственные единицы, выявленные Менделем как «факторы», стали называть *генами*.

Однако законы наследования дискретных факторов или генов, открытые Г. Менделем, не были востребованы его современниками. Это объясняется тем, что к тому времени ещё не была исследована роль ядра и хромосом при делении клетки (митоз описали только в 1876 г., а мейоз — в 1882 г.). Лишь в 1885 г. А. Вейсман высказал предположение, что количество хромосом в половых клетках должно быть вдвое меньше, чем в соматических клетках. Поэтому все выявленные Менделем закономерности наследования и методы генетических исследований были по достоинству оценены только в 1900 г., когда их повторно открыли другие учёные разных стран: Гуго де Фриз в Голландии, Карл Корренс в Германии и Эрих Чермак в Австрии. С тех пор учение Менделя прочно вошло в науку.

Хромосомная теория наследственности. В начале XX в. благодаря исследованиям генетиков накопился достаточно большой объём фактов и обобщений о наследственности и передаче наследственной информации от родителей к потомкам, о свойствах хромосом и отдельных генов. Они были установлены на основе построения генетических карт при исследовании таких проблем, как хромосомный механизм определения пола, сцепление генов, кроссинговер и наследование признаков, сцепленных с полом. В итоге были получены убедительные доказательства локализации определённых генов в определённых участках отдельных хромосом у многих растений, животных и микроорганизмов. Всё это легло в основу *хромосомной теории наследственности*. Согласно этой теории ген является основным и элементарным носителем наследственной информации, а наследственность представляется как свойство организмов, заключающее в себе генетическую информацию, на основе которой происходит развитие признаков организма. Путём наследования генетической информации (генов) обеспечивается материальная и функциональная преемственность между поколениями организмов и, следовательно, непрерывность жизни при смене поколений.

В 40-х гг. XX в. эта теория была подкреплена исследованиями биохимиков и цитологов. Была доказана роль молекул нуклеиновых кислот, в частности молекул ДНК, в передаче наследственной информации и локализации гена. При этом было доказано, что молекулы ДНК являются цитологической основой генов. Расшифровка структуры молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), опубликованная в 1953 г., показала тесную связь этого химического соединения с наследственной информацией в генах.

В настоящее время установлены многие закономерности наследования свойств (признаков) организмов. Все они находят отражение в хромосомной теории наследования признаков организма. Назовём основные положения этой теории.

- Гены, являясь носителями наследственных свойств организмов, выступают единицами наследственной информации.
- Цитологической основой генов являются группы рядом лежащих нуклеотидов в цепочках ДНК.

- Гены, находящиеся в хромосомах ядра и клетки, наследуются как отдельные независимые единицы.
- У всех организмов одного и того же вида каждый ген всегда расположен в одном и том же месте (локусе) определённой хромосомы.
- Любые изменения гена приводят к появлению его новых разновидностей – аллелей этого гена и, следовательно, к изменению признака.
- Все хромосомы и гены у особи присутствуют в её клетках всегда в виде пары, попавшей в зиготу от обоих родителей при оплодотворении.
- В каждой гамете может быть только по одной одинаковой (гомологичной) хромосоме и по одному гену из аллельной пары.
- Во время мейоза различные пары хромосом распределяются между гаметами независимо друг от друга и совершенно случайно так же наследуются и находящиеся в этих хромосомах гены.
- Важным источником появления новых комбинаций гена служит кроссинговер.
- Развитие организмов происходит под контролем генов в тесной взаимосвязи с факторами окружающей среды.
- Выявленные закономерности наследования свойств наблюдаются у всех без исключения живых организмов с половым размножением.

Установлено, что ген служит основой для построения белка с его важнейшими – ферментативными – функциями в клетке. Поскольку именно ферменты управляют химическими реакциями, в результате которых формируются признаки организма, то эта роль гена в жизнедеятельности организма оказывается очень важной. Эту роль гена можно выразить схемой:



Отношения генотипа и фенотипа. *Генотип* представляет собой систему взаимодействующих генов организма (особи). Его проявление в реальном выражении у организмов называют *фенотипом* (греч. *phaino* – «являю», «обнаруживаю»). Фенотип представляет собой совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в процессе взаимодействия её генотипа и внешней среды.

Однозначного соответствия между генотипом и фенотипом нет, так как изменения генотипа не всегда сопровождаются изменением фенотипа, а изменения фенотипа не всегда обусловлены изменениями генотипа. В фенотипе реализуются многие генотипические возможности организма, но не все. Поэтому фенотип (как внешнее проявление генотипа) обычно является частным случаем проявления генотипа в данных конкретных условиях среды. Хотя характер проявления фенотипа всегда обусловлен генотипом. Способность признака организма данного вида вариативно реагировать (в пределах генотипа) на неоднородность условий среды называют его *нормой реакции*.

Обычно генотип определяет пределы (размах) генетических возможностей, свойственных конкретному виду, а фенотип реализует эти возможности в признаках как норма реакции организма.

Генотип выражает совокупность генетической информации особи (организма), а совокупность генов вида, в состав которого входит организм (особь), называют *геномом*. Геномом также именуют совокупность генов, характерных для гаплоидного ($1n$) набора хромосом данного вида организмов, или основной гаплоидный набор хромосом. В то же время геном рассматривается и как функциональная единица, и как характеристика вида, необходимая для нормального развития организмов данного вида.

1. Какие свойства организма называются терминами «генотип» и «фенотип»?
2. Какую роль в познании свойств живого выполняет изучение генотипа организмов?
3. Назовите основные положения хромосомной теории наследственности.
4. Объясните значение понятия «норма реакции» организма.

§ 8

Изменчивость признаков организма и её типы

Понятие об изменчивости. Организмы обитают и развиваются в определённых условиях окружающей среды, испытывая на себе действие внешних факторов. Поэтому проявление признаков даже у близко родственных организмов может быть разным.

Свойство живых организмов существовать в различных формах, обеспечивающих им способность выживать в изменяющихся условиях, называют *изменчивостью*. Изменчивость может быть вызвана действиями факторов окружающей среды, не затрагивая генотип организма. Но она может быть вызвана изменениями в генотипе и сопровождаться при этом изменением признаков, проявлением новых качеств, наследуемых организмом. Это особенно часто встречается у особей, возникших в результате скрещивания, то есть у организмов, размножающихся половым путём.

Наследственность и изменчивость — это важнейшие свойства живого, присущие всем организмам. От них зависит непрерывность жизни и способность существовать в изменяющихся условиях окружающей внешней среды.

Непрерывность жизни организмов обусловлена наследственностью, а способность жить в условиях нашей планеты обеспечена изменчивостью.

Условия среды, в которой обитают организмы, влияют на проявление признаков и обуславливают характер и степень их выражения. Взаимодействие

наследственности и среды определяет, каким является организм в данный момент, как он будет развиваться в будущем, какое оставит потомство. Таким образом, наследственность характеризует возможность организма. Однако то, каким организм будет в действительности, решается взаимодействием наследственности и изменчивости признаков организма. Изменчивость может реализоваться у отдельных организмов в ходе их индивидуального развития (онтогенеза).



Таким образом, признаки организма определяются не только наследственностью, но и изменчивостью, которая проявляется у организмов в различных формах.

По механизмам возникновения и характеру изменений признаков различают *ненаследственную* и *наследственную* изменчивости.

Ненаследственная изменчивость. Известно, что условия внешней среды модифицируют (изменяют) характер проявления признаков у организма. Такие изменения, совершаемые под влиянием условий среды, называют *модификационной* (лат. *modus* — «мера»; *fasio* — «делаю») или *фенотипической* изменчивостью.

Модификационная (фенотипическая) изменчивость отражает различия в признаках между организмами, сходными по генотипу. Модификацией называют изменения признаков организма (его фенотипа), произошедшие под влиянием условий существования организма, но не затрагивающие генотип (т. е. изменённые признаки не наследуются). Степень выраженности признака может изменяться в зависимости от условий среды, но в пределах нормы реакции организма, определяемой генотипом. Эволюционное значение такой изменчивости заключается в том, что она позволяет организмам адаптироваться к изменяющимся в течение их онтогенеза факторам внешней среды. Модификационная изменчивость часто несёт приспособительные для организма изменения признаков, но в случае действия экстремальных факторов (облучение, высокое содержание углекислого газа в воздухе, влияние ядовитых веществ и пр.) у организма могут появиться неадаптивные изменения признаков и даже уродства.

Изучение взаимодействий генотипа и среды на примере организмов многих видов показало, что реакции генотипа на действие факторов внешней среды всегда проявляются в некотором диапазоне (размахе) проявления признаков (рис. 8), который измеряется количеством фенотипов, продуцируемых этим генотипом.

Модификации проявляются в течение всей жизни организма, позволяя ему существовать и размножаться в изменяющихся условиях внешней среды. Но все появившиеся модификационные изменения, даже адаптивные, полезные для особи, не наследуются.

Наследственная изменчивость — это изменение признаков и свойств организма, вызванное изменениями его генетического материала. В основе



Рис. 8. Модификация формы растений, обитающих в разных условиях: сосна обыкновенная, растущая одиноко (*а*), в лесу (*б*) и на болоте (*в*)

наследственной изменчивости лежит половое размножение живых организмов, которое приводит к возникновению огромного разнообразия генотипов. Поэтому наследственную изменчивость ещё называют *генотипической изменчивостью*.

Наследственная изменчивость организмов обычно возникает с появлением мутаций или новых комбинаций генов, образующихся в процессе мейоза при формировании половых клеток или при оплодотворении. Поэтому наследственную (генотипическую) изменчивость подразделяют на два типа: *комбинативную* (лат. *combinatio* — «объединение») и *мутационную*. В обоих случаях изменения структуры генов или хромосом, последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК и числа хромосом определяются нарушениями генотипа. Всё это приводит к изменению генотипа и признаков, им контролируемых.

Комбинативная изменчивость может быть результатом *рекомбинаций* генов и хромосом, несущих различные аллели (т. е. перераспределения генетического материала родителей в их потомстве). Это выражается в разнообразии потомков, получивших новые, иные, чем у организмов родителей, комбинации генов. Рекомбинация обычно происходит в мейозе при развитии половых клеток организмов и при оплодотворении (в зиготе). Комбинативная изменчивость — универсальный тип наследственной изменчивости, свойственный всему живому миру на Земле. Этот тип наследственной изменчивости имеет большое значение в эволюционных преобразованиях живого мира.

Мутационная изменчивость является следствием внезапно возникающих стойких изменений генетического материала — мутаций. Напомним, что мутационные изменения — это скачкообразные и ненаправленные изменения исходной формы генотипа, обеспечивающие возникновение у живых организмов

мов качественно новых наследственных признаков и свойств, которых ранее в природе не существовало. Мутационная изменчивость широко распространена в природе, но она может быть вызвана и искусственно, путём специальных воздействий человека на генотип организма. Этот тип наследственной изменчивости широко используется селекционерами для получения новых форм.

Процесс возникновения мутаций именуют *мутагенезом*, а фактор, вызывающий мутацию, — *мутагеном*. Организм, приобретший какой-либо новый признак и тем самым изменивший свой фенотип в результате мутации, называют *мутантом*. Различают мутации *естественные*, т. е. самопроизвольно возникшие у организмов, и *искусственно вызванные*, например применением каких-либо мутагенов селекционерами при создании новых пород животных и сортов растений.

Типы мутаций. Типы мутаций разнообразны, как разнообразны и причины мутаций. По природе изменения генетического материала и проявлению в изменчивости признаков у организмов мутации подразделяют на *хромосомные* и *генные*. Хромосомные мутации, или хромосомные перестройки, выражаются в изменении структуры хромосом или в изменении их количества. Генные, или точковые, мутации — результат изменения нуклеотидной последовательности молекул ДНК в определённых участках хромосом.

Все эти виды наследственной изменчивости служат источником генетического разнообразия в потомстве каждой особи, чем обуславливают эволюцию видов в природе и отбор лучших форм в селекции.

Дальнейшее развитие знания о наследственной изменчивости получили в трудах крупного отечественного учёного Николая Ивановича Вавилова (1887–1943). В 1920 г. он сформулировал *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*, чем заложил основы сравнительной генетики. Этот закон обобщает огромный фактический материал о параллелизме изменчивости близких родов и видов и, таким образом, связывает воедино генетику и систематику. Этот закон явился крупным шагом на пути последующего синтеза генетики и эволюционного учения.

Онтогенетическая изменчивость. Необходимо отметить, что в природе наблюдается ещё один тип изменчивости — *онтогенетическая изменчивость*. Она выражает закономерные изменения организма, обусловленные ходом онтогенеза — индивидуального развития организма. Поэтому онтогенетическую изменчивость часто называют *возрастной*. При этом типе изменчивости генотип остается неизменным, но реализация всех генетических задатков в признаки зависит от воздействия внутренних и внешних факторов среды на каждом этапе онтогенеза. В итоге могут на том или ином этапе развития организма (особенно на стадии зиготы, дробления и дифференциации) появиться новые свойства в генотипе. Поэтому онтогенетическая изменчивость занимает промежуточное положение между наследственной и ненаследственной изменчивостью (рис. 9).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ



Рис. 9. Формы изменчивости

Таким образом, путём передачи наследственных свойств на примере отдельных особей (т. е. на организменном уровне жизни) с помощью модификационной изменчивости происходит своего рода проверка и «прилаживание» свойств генотипа в пределах его нормы реакции. Происходящие при этом изменения самих наследственных задатков генотипа (наследственная изменчивость) создают возможность микроэволюционным путём (с помощью естественного отбора) через ряд поколений потомков приобрести популяциям и виду новые приспособительные признаки, которые будут обеспечивать более удачное существование их организмов в новых и изменяющихся условиях среды обитания.

1. Охарактеризуйте действие наследственности и изменчивости в передаче свойств у организмов.
2. Поясните значение модификационной изменчивости в жизни организма.
3. Применимы ли явления изменчивости к человеку?
4. Почему комбинативная изменчивость является универсальным типом изменчивости?

§ 9

Генетические закономерности, открытые Г. Менделем

Методы работы Г. Менделя. В отличие от других учёных-генетиков Г. Мендель изучал наследование у организмов по единичным признакам, пользуясь парой их контрастирующих проявлений (например, жёлтая и зелёная окраска семян или гладкая и морщинистая их форма), и ввёл для них буквенные обозначения (Aa, Bb). Это было новым в гибридологических исследованиях, так как до него другие исследователи изучали наследственность как единое целое. Кроме того, он взял для исследования самоопыляющееся растение — горох, у которого хорошо различимы контрастные признаки, постоян-

но повторяющиеся у потомков. Мендель специально вывел у гороха *чистые линии* по отдельным признакам и проводил строгий количественный учёт гибридных растений в ряду последовательных поколений. Это давало возможность выявить статистические закономерности. Своими опытами с горохом Мендель решал чётко поставленную им задачу: выяснить, каковы правила наследования отдельных признаков.

Изучив проявления признака при скрещивании одной пары, Мендель переходил к изучению наследования следующей пары контрастирующего признака. При этом он вел точный учёт наследования этих признаков у всех особей. Такую работу он проводил в течение ряда лет, изучив более десяти тысяч растений гороха.

Итогом этих исследований явилось не только открытие ряда закономерностей наследования, но и формулирование *правил ведения гибридологических исследований*: изучение наследования вести только путём скрещивания; брать для исследований растения с малым количеством контрастно наследуемых признаков, обозначая каждый признак буквенным выражением; следить за их количественными изменениями в ряду поколений; брать чистые линии растений, у которых возможно самоопыление (так как исследователь может его повторить или, наоборот, предотвратить); для выявления статистических закономерностей наследования необходимо большое количество особей; для исследования нужна чёткая постановка вопроса. Мендель строго следовал этим правилам в своей работе.

Скрещивания, в которых родительские организмы отличаются по одному признаку, Мендель называл *моногибридными*. Изучив поведение одного дискретного признака, различия по которому наследуются альтернативно, он переходил к изучению передачи свойств по двум разным признакам (*дигибридное скрещивание*), а затем трём (*тригибридное скрещивание*).

Моногибридное скрещивание. Одними из первых были проведены опыты по моногибридному скрещиванию растений гороха с пурпурными и белыми цветками. Г. Мендель опылял пурпурные цветки пыльцой белых цветков и наоборот. При этом он обнаружил, что гибриды первого поколения (F_1) очень похожи друг на друга, т. е. они *единообразны*. От скрещивания сортов гороха с пурпурными и белыми цветками в первом поколении получились все растения одинаковые — с пурпурными цветками (рис. 10).

В настоящее время гены, ответственные за проявление одного признака (например, гладкая или морщинистая форма), называют *аллелями* (греч. *allos* — «друг друга», «взаимно»). Белые и пурпурные цветки у гороха — это проявление аллелей одного гена. Если организм содержит в паре гомологичных хромосом одинаковые аллели одного гена (обе морщинистые или обе гладкие), то его называют *гомозиготным* (греч. *homos* — «одинаковый» и «зигота»), а если содержит в гомологичных хромосомах разные аллели (и морщинистые и гладкие) — его называют *гетерозиготным* (греч. *heteros* — «иной», «другой» и «зигота»).

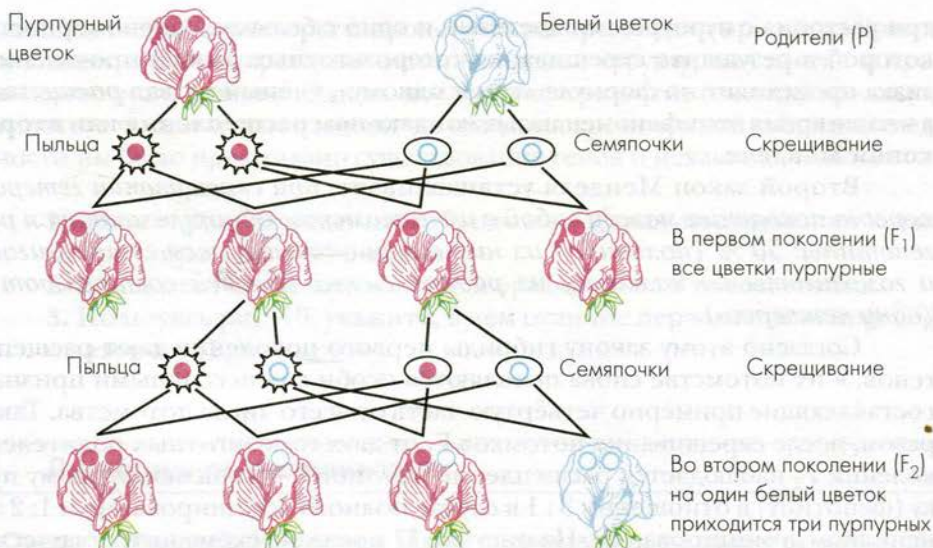


Рис. 10. Схема опыта по скрещиванию гороха с пурпурными и белыми цветками

Опытным путём Мендель установил, что гибриды первого поколения (F₁) одновременно содержат признаки разных родителей, но внешне проявляется только один из них, более «сильный». «Сильный» признак он называл *доминантным* (лат. *dominantus* — «господствующий»), а «слабый» — *рецессивным* (лат. *recessus* — «удаление»).

Эта же закономерность наблюдалась в опытах и по другим признакам, т. е. у всех особей первого поколения проявлялся только один, доминантный, признак, а второй, рецессивный, как бы исчезал. Эту закономерность Г. Мендель назвал «правилом доминирования», которое теперь известно как **закон доминирования** (правило единообразия первого поколения), или **первый закон Менделя**. Он звучит так: *потомство первого поколения (F₁), полученное от скрещивания особей, устойчиво различающихся по одному из признаков, имеют единообразные гибриды с одинаковым генотипом и фенотипом по этому признаку*. Это значит, что при скрещивании двух гомозиготных особей, контрастно отличающихся друг от друга по разным аллелям (AA и aa), все их потомки первого поколения будут генетически однородны, но гетерозиготны по этим аллелям (Aa, Aa, Aa, Aa).

Одновременно с этим Мендель также установил, что при самоопылении гибридов первого поколения доминантные и рецессивные признаки (аллели) оказываются у потомства F₁ в различных сочетаниях. Это сочетание выражается в их генотипах следующим образом: одна гомозигота по доминантному признаку (AA), две гетерозиготы (Aa) и одна гомозигота по рецессивному признаку (aa). Внешне, т. е. в фенотипах, это проявляется так: из каждых четырёх

три растения с пурпурными цветками и одно с белыми. Закономерность, при которой в результате скрещивания гетерозиготных особей проявление признака происходит по формуле «три к одному», учёный назвал *расщеплением*, а в наше время этот феномен называют **законом расщепления** или **вторым законом Менделя**.

Второй закон Менделя устанавливает: *при скрещивании гетерозигот первого поколения между собой в их потомстве обнаруживаются разные генотипы: 50 % (половина) из них снова оказываются гетерозиготами, а гомозиготы по каждому из родительских аллелей составляют 25 % (одну четверть)*.

Согласно этому закону гибриды первого поколения дают расщепление генов, в их потомстве снова появляются особи с рецессивными признаками, составляющие примерно четвертую часть от всего числа потомства. Таким образом, после скрещивания потомков F_1 от двух гомозиготных родителей в поколении F_2 наблюдается расщепление потомства по анализируемому признаку (фенотипу) в отношении 3 : 1 в случае полного доминирования и 1 : 2 : 1 при неполном доминировании. На рисунке 11 показана схема цитологических основ моногибридного скрещивания.

Родители — P	AA			aa	
Гаметы — G	A	A	×	a	a
Потомки — F_1	Aa	Aa		Aa	Aa
Родители — P	Aa			Aa	Aa
Гаметы — G	Aa	Aa	×	Aa	Aa
Потомки — F_2	AA	Aa		Aa	aa
Полное доминирование:				3 : 1	
Неполное доминирование:				1 : 2 : 1	

Рис. 11. Схема расщепления признаков при моногибридном скрещивании

Закон расщепления является *общим для всех живых организмов*. Для объяснения явлений единообразия гибридов первого поколения и расщепления признаков у гибридов второго поколения Мендель предложил **гипотезу чистоты гамет**, согласно которой развитие любого признака организма определяется соответствующим ему наследственным фактором (в современном понимании — геном). Гаметы каждого из родителей чистой линии несут только по одному из этих генов. В гибридах они соединяются, но, поскольку действует закон доминирования, внешне гибридные растения выглядят одинаково. Так Мендель фактически подошёл к определению «гипотезы чистоты гамет», которая была позже (в 1902 г.) сформулирована в генетике. Гипотеза утверждает, что *при образовании половых клеток (гамет) в каждой из них оказывается только один из генов, ответственных за данный признак*. Таким образом, Г. Мендель не свя-

зывал наследственные факторы и процесс их распределения при образовании гамет с какими-либо конкретными материальными структурами клетки и процессами клеточного деления. Однако последующее развитие генетики показало, что в гипотезе чистоты гамет задолго до создания хромосомной теории наследственности им было предугадано существование генов и механизма мейоза.

1. Какие правила ведения гибридологических исследований были сформулированы Г. Менделем?
2. В чём отличие гетерозиготных организмов от гомозиготных?
3. Пользуясь рис. 10, укажите, в чём отличие первого поколения (F_1) от второго (F_2).

§ 10 Дигибридное скрещивание

Опыты Г. Менделя. Установив закон расщепления на примере *моногибридных* скрещиваний, Мендель стал выяснять, как проявляются не одиночные, а парные альтернативные признаки гена. Для этого провел серию опытов *дигибридного* скрещивания, т. е. опытов по наследованию *сразу двух* независимых пар признаков. В качестве материнского растения использовался горох с круглыми жёлтыми семенами, а отцовского — с зелёными морщинистыми семенами. У первых горошин оба признака по генотипу являлись доминантными (AB), а у вторых — рецессивными (ab).

В результате скрещивания, согласно правилу доминирования и закону единообразия гибридов, в первом поколении (F_1) все семена оказались круглыми и жёлтыми. На следующий год из этих семян выросли растения, в цветках которых произошло самоопыление. Семена, полученные таким путём (второе поколение — F_2), показали, что произошло расщепление признаков, причём наряду с родительскими, круглыми жёлтыми и морщинистыми зелёными, появились и совершенно новые — морщинистые жёлтые и круглые зелёные. Оказалось, что гетерозиготы по двум парам аллельных генов образуют четыре типа гамет в равных количествах (AB, Ab, aB, ab). В двух из них гены находятся в таком же сочетании, как у исходных родителей, а в двух других — в новых сочетаниях — *рекомбинациях* (лат. *re* — приставка, означающая повторность действия; лат. *combinatio* — «соединение»).

Соотношение семян гороха по фенотипу во втором поколении гибридов (F_2) будет таким: 9 жёлтых гладких, 3 жёлтых морщинистых, 3 зелёных гладких и 1 зелёное морщинистое. Как видим, в расщеплении при дигибридном скрещивании преобладают фенотипы с жёлтыми гладкими семенами (рис. 12).

Опыты дигибридного скрещивания свидетельствовали, что расщепление одной пары признаков (окраска жёлтая и зелёная) совсем не связано

Гаметы	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Рис. 12. Расщепление признаков при дигибридном скрещивании

с расщеплением другой пары (круглая и морщинистая форма). Из этого Мендель сделал совершенно правильный вывод, что расщепление в обоих парах признаков происходит независимо друг от друга и при этом возможно рекомбинирование (перераспределение) признаков в генотипах потомков. Этот вывод отражает сущность **третьего закона Менделя** — *закона независимого наследования признаков*, или *закона независимого комбинирования генов*.

Третий закон Г. Менделя звучит так: *если родители отличаются по двум или более признакам, то в потомстве эти признаки распределяются независимо друг от друга*.

Закон независимого наследования по каждой паре признаков ещё раз подчёркивает дискретный характер любого гена. Дискретность проявляется и в независимом комбинировании аллелей разных генов, и в их независимом действии — в фенотипическом выражении. Независимое распределение генов может быть объяснено поведением хромосом при мейозе: пары гомологичных хромосом, а вместе с ними и парные гены перераспределяются и расходятся в гаметы независимо друг от друга.

Заслуга Грегора Менделя заключается в том, что в конкретных цифрах, полученных в опытах на горохе, он смог увидеть закономерности, характеризующие в итоге влияние материальных факторов наследственности.

Анализирующее скрещивание. Правильность своих выводов о независимом комбинировании генов при дигибридном скрещивании Г. Мендель проверял путём *анализирующего скрещивания* гибридных растений F_1 , имевших генотип AaBb, с отцовским растением — гомозиготной рецессивной формой по обоим парам генов (aabb). В результате такого скрещивания (AaBb × aabb) получилось четыре типа форм: AaBb (жёлтые круглые), Aabb (жёлтые морщинистые), aaBb (зелёные круглые), aabb (зелёные морщинистые). В каждой из этих групп было одинаковое число особей.

Так как во всех четырёх скрещиваниях от отцовского сорта передавались одинаковые гаметы — ab, то равное число особей во всех четырёх группах анализирующего скрещивания является результатом того, что гиб-

риды F_1 ($AaBb$) образовали гаметы AB , Ab , aB и ab в равных количествах, а это возможно только на основе независимого комбинирования генов. Особенности анализирующего дигибридного скрещивания показаны на схеме (рис. 13).



Рис. 13. Схема наследования признаков при анализирующем скрещивании

Анализирующее скрещивание всегда проводят для определения неизвестного генотипа особи. Такой анализ не только представляет теоретический интерес, но и имеет большое значение в практике селекционной работы.

Хотя публикация Менделя «Опыты над растительными гибридами», вышедшая в свет в 1865 г., не была оценена современниками, он по праву считается основоположником науки генетики, так как первым сформулировал методы генетических исследований, наметил генетическую терминологию и символику обозначения признаков, выявил основные закономерности наследования свойств организмов. Многие выводы Менделя считаются важными и в настоящее время.

Отклонения от статистических закономерностей. Многочисленные генетические опыты на различных организмах в большинстве случаев подтвердили законы Менделя о наследовании признаков. В то же время были получены и такие результаты, которые свидетельствовали об отклонениях от менделевских законов. Особенно это касалось третьего закона Менделя — о независимом наследовании генов. Оказалось, что в отличие от первого и второго законов Менделя, которые справедливы в большинстве случаев, третий справедлив лишь тогда, когда исследуемые гены расположены в разных парах гомологичных хромосом.

На основе наблюдаемых отклонений Т.Х. Морган пришёл к выводу о *сцепленном наследовании генов*. В экспериментах с мушкой дрозофилой было обнаружено большое число примеров сцепленного наследования генов.

Сцепление генов — явление, в основе которого лежит локализация генов в одной хромосоме. Оно выражается в том, что аллели сцепленных генов, находящиеся в одной группе сцепления, имеют тенденцию наследоваться совместно. Сцепление доминантных (или рецессивных) аллелей друг с другом называют фазой сцепления, а сцепление доминантных аллелей с рецессивными — фазой отталкивания. В обоих случаях сцепление генов приводит к более низкой частоте появления особей с иными («неродительскими») сочетаниями признаков, чем ожидается при независимом наследовании признаков (см. третий закон Г. Менделя).

Различают *неполное* и *полное* сцепление генов. Неполное сцепление является результатом кроссинговера (перекреста) между сцепленными генами, тогда как полное сцепление возможно лишь в случаях, когда кроссинговер не происходит.

Разные пары генов в пределах одной группы сцепления характеризуются различной степенью сцепления в зависимости от расстояния между ними. Чем больше расстояние между генами в хромосоме, тем меньше сила сцепления между ними и, следовательно, чаще образуются путём кроссинговера рекомбинативные типы гамет. Изучив явление сцепления генов и кроссинговер, можно построить *генетические карты* организмов. Генетической картой хромосомы называют схему взаимного расположения генов.

Изучение сцепления генов и сцепленного наследования признаков послужило мощным толчком создания теории кроссинговера и стало одним из важных подтверждений хромосомной теории наследственности.

1. Почему явление независимого наследования признаков выявляется лишь у гибридов второго поколения (F_2)?
2. Каковы условия соблюдения третьего закона Менделя?
3. Почему в анализирующем скрещивании для выявления генотипа не используются особи, гомозиготные по доминантным аллелям?

Лабораторная работа № 1 (см. Приложение)

Взаимодействие генов

Типы взаимодействия генов. Генотип любого организма является системой взаимодействующих между собой генов, которая определяет практически все процессы жизнедеятельности, все признаки организма.

Простейшие взаимодействия аллельных генов — отношения доминирования — происходят в соответствии с законами Г. Менделя. Однако известно ещё несколько типов взаимодействия генов, которые приводят к отклонению в распределении частот встречаемости признаков от ожидаемого согласно

законам Менделя. Это наблюдается при взаимодействии и *аллельных*, и *неаллельных* генов.

Рассмотрим некоторые отклонения, наблюдаемые при взаимодействии *аллельных* генов.

Взаимодействие аллельных генов. Неполное доминирование обычно наблюдается среди гибридов F_1 . Например, у гибридов растения *ночная красавица*, полученных от скрещивания особей с красными (AA) и белыми (aa) цветками, полностью не воспроизводится окраска цветка ни одного из родителей. Проявление признака у этих гибридов оказывается *промежуточным* – цветки имеют розовую окраску (Aa). Случаи, когда гетерозиготные потомки имеют фенотип промежуточного типа, называют *неполным доминированием* (рис. 14). Полагают, что доминирование одного аллеля над другим появляется не только в связи с взаимодействием аллелей, но и в результате воздействия каких-то внешних условий, влияющих на степень доминирования.

Кодоминирование (лат. *co* – «с», «вместе») – другое проявление взаимодействия аллельных генов. В данном случае наблюдается совместное участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи как частный случай доминантности.

Классическим примером кодоминирования служит взаимодействие аллелей, определяющих группы крови в системе АВО, когда два доминирующих гена вместе, не подавляя друг друга, определяют признак (группа АВ).

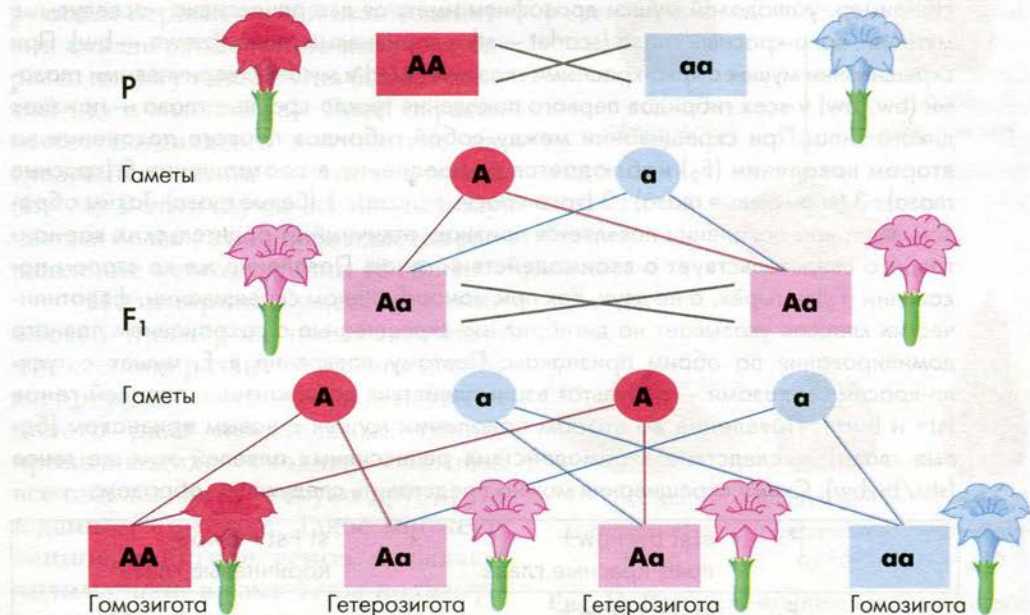


Рис. 14. Наследование окраски цветков у *ночной красавицы* при неполном доминировании

У иммуногенетического гена I известны три основных аллеля — Ia, Ib, i, детерминирующих группы крови А, В, АВ и О. Группа крови А определяется гомозиготным состоянием lala — эритроциты имеют только поверхностный антиген А. При гомозиготности по другому аллелю — lblb на мембране эритроцитов имеется другой антиген — В (группа крови В). В случае гомозиготности по аллелю ii эритроциты лишены А- и В-антигенов (группа крови О). В случае гетерозиготности lai или lbi будет соответственно группа крови А или В, т. е. полное доминирование. Если же человек гетерозиготен одновременно по двум аллелям — Ia и Ib, то наблюдается случай кодоминирования: эритроциты несут оба антигена (группа крови АВ).

Взаимодействие неаллельных генов. К нарушению закономерностей расщепления по Г. Менделю приводит и взаимодействие неаллельных генов: *комплементарность* (лат. *complementum* — «дополнение»), *эписказ* (греч. *epistasis* — «остановка», «препятствие»), *полимерия* (греч. *polymeria* — «множественность») и действие *генов-модификаторов* (лат. *modus* — «мера», «вид»; *facio* — «делаю»).

Комплементарность. Комплементарное взаимодействие доминантных или рецессивных аллелей (обычно рассматривается дигибридное скрещивание) обуславливают развитие нового, отличного от родительских вариантов, признака. Проявление этого признака обычно совпадает с диким типом.

Например, у плодовой мушки дрозофилы имеются две рецессивно наследуемые мутации: ярко-красные глаза (*scarlet* — *st*) и коричневые глаза (*brown* — *bw*). При скрещивании мушек с ярко-красными глазами (*st/st*) и мушек с коричневыми глазами (*bw/bw*) у всех гибридов первого поколения тускло-красные глаза — признак дикого типа. При скрещивании между собой гибридов первого поколения во втором поколении (F_2) наблюдается расщепление в соотношении 9 (красные глаза) : 3 (коричневые глаза) : 3 (ярко-красные глаза) : 1 (белые глаза). Таким образом, в первом поколении появляется признак, отличный от родительских вариантов, что свидетельствует о взаимодействии генов. Появление же во втором поколении (F_2) четырёх, а не двух, как при моногибридном скрещивании, фенотипических классов указывает на дигибридное скрещивание с сохранением полного доминирования по обоим признакам. Поэтому появление в F_1 мушек с тускло-красными глазами — результат взаимодействия доминантных аллелей генов (*st+* и *bw+*). Появление во втором поколении мушек с новым признаком (белые глаза) — следствие взаимодействия рецессивных аллелей этих же генов (*stst/bwbw*). Схему скрещивания можно представить следующим образом:

P	stst bw+bw+ ярко-красные глаза	×	st+st+ bwbw коричневые глаза
F_1	stst+ bwbw+ красные глаза (дикий тип)		

F ₂	9	st± bw±	красные глаза (дикий тип)
	3	st± bwbw	коричневые глаза
	3	stst bw±	ярко-красные глаза
	1	stst bwbw	белые глаза

Расщепление в соотношении 9 : 3 : 3 : 1 при комплементарном взаимодействии генов происходит в том случае, если доминантные аллели анализируемых генов не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Каждый из рецессивных аллелей имеет самостоятельное фенотипическое проявление (stst — ярко-красная окраска, а bwbw — коричневая). Будучи объединены в одном генотипе (st± bw±), они обуславливают тускло-красную окраску глаз у дрозофилы. По тому же типу комплементарности взаимодействуют гены, определяющие, например, форму плода у тыквы (рис. 15).

Эпистаз наблюдается в подавлении действия одного гена другим, неаллеломорфным геном (A>B или A>b). Такие гены-подавители называют *ингибиторами* (лат. *inhibeo* — «сдерживаю», «останавливаю»). Они могут наследоваться как доминантно, так и рецессивно. Примером, иллюстрирующим первый случай взаимодействия неаллельных генов, является окраска плода у тыквы. Она бывает жёлтой (A) и зелёной (a). Такая окраска может подавляться доминантно наследуемым геном — ингибитором (I>A, a). В этом случае все плоды получаются белые, а в F₂ наблюдается расщепление в соотношении 12 : 3 : 1.

Полимерия. Существует множество примеров, показывающих, что степень развития одного и того же признака обусловлена действием целого ряда неаллельных генов, проявляющихся сходным образом: все они как бы дублируют друг друга в данном признаке. Такое множественное действие генов называют *полимерией*, а сами гены *полимерными*. Их обозначают одними и теми же буквенными символами: A₁,

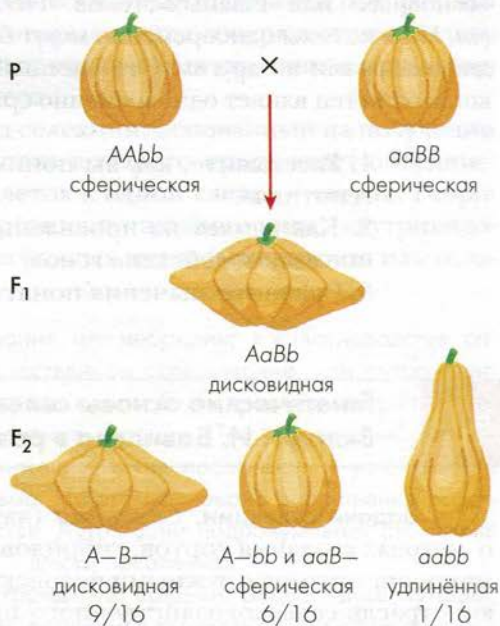


Рис. 15. Комплементарное взаимодействие генов, определяющих форму плода тыквы (соотношение 9 : 6 : 1)

a_1 — доминантный и рецессивный аллели первого гена; A_2 , a_2 — второго гена и т. д.

По типу полимерии наследуются цвет кожи человека, высота растений, количество белка в эндосперме семян, скорость роста и масса тела животных, яйценоскость кур, молочность коров и многие другие количественные признаки организма.

Обычно при наследовании количественных признаков необходимо учитывать влияние факторов внешней среды, так как их вклад в фенотип может быть очень велик. Такие признаки, как масса тела и рост человека, жирность молока коров, размер зёрен в колосе и многие другие, определяются в результате взаимодействия как генетических, так и негенетических факторов — питания, климата, болезней и т. д. Чем большее число неаллельных генов влияет на количественный признак, тем более плавными будут колебания в проявлении таких признаков, тем шире амплитуда их изменчивости. Именно поэтому количественные признаки обычно нельзя точно подразделить на классы, соответствующие генотипам.

Гены-модификаторы. Наряду с генами «основного» действия развитие любого признака происходит под влиянием других, зачастую не известных нам генов. Эти гены, не определяя какую-либо конкретную реакцию или развитие признака, способны усиливать или ослаблять, т. е. *модифицировать*, проявление действия «основных», или «главных», генов. «Неглавные» гены называют *модификаторами*. Многие гены одновременно могут быть основными по одним признакам и модификаторами по другим. Это частный случай множественного действия генов, когда один ген влияет одновременно сразу на несколько признаков организма.

1. Расскажите, как вы понимаете выражение «системный характер генотипа».
2. Как влияет на проявление признаков организма комплементарное взаимодействие генов?
3. Сравните значения понятий «эпистаз» и «полимерия».

§ 11

Генетические основы селекции.

Вклад Н.И. Вавилова в развитие селекции

Задачи селекции. *Селекция* (лат. *selectio* — «выбор», «отбор») — наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Селекцией также называют отрасль сельскохозяйственного производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов культурных растений и пород домашних животных.

Теоретической основой селекции является генетика, поскольку свойства живых организмов определяются их генотипом и подвержены наследст-

венной, модификационной и онтогенетической изменчивости. Согласно Н.И. Вавилову селекция как наука объединяет в себе те подходы, которые характерны для эволюционной биологии и генетики. В связи с этим все действия селекции должны быть основаны на законах генетики как науки о наследственности и изменчивости. На основе сходства между эволюционным процессом и селекцией Вавилов называет селекцию эволюцией, направляемой человеком. Исходя из этого, селекция разрабатывает конкретные приемы и рекомендации, которые находят практическое применение в селекции отдельных видов.

Цели селекции обусловлены уровнем агротехники и животноводства. При этом она должна учитывать и потребности рынка сбыта продукции.

Основные методы селекции. Главными методами селекции являются искусственный отбор, гибридизация, мутагенез и полиплоидия.

Искусственный отбор — это выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении особей растений или животных определённого вида, сорта или породы для получения от них потомства с желательными свойствами. Различают *бессознательный* искусственный отбор и *методический* искусственный отбор. Первый — очень древний способ, который проводился человеком без какого-либо специального плана по улучшению качеств культивируемых растений и животных. Методический искусственный отбор — это целенаправленный отбор и селекция, которые всегда совершаются по плану и направлены на получение тех или иных конкретных признаков организма в соответствии с желаниями селекционера.

Гибридизация — это особый метод селекции, основанный на получении гибридов путем скрещивания, в результате которого происходит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке — зиготе. Гибридизация может осуществляться между организмами одного вида (внутривидовая гибридизация) и между организмами разных видов (межвидовая или отдаленная гибридизация).

Выделяют близкородственное скрещивание, или *инбридинг*, в животноводстве, самоопыление в растениеводстве и неродственное скрещивание, или *аутбридинг*. Инбридинг — скрещивание организмов, имеющих общих предков; создаёт в гетерозиготном состоянии вредные рецессивные мутации. Поэтому при инбридинге часто наблюдается существенное понижение жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям у гибридного организма. На этом основано запрещение родственных браков в человеческом обществе. Аутбридинг подразумевает отсутствие общих предков в ближайших четырёх — шести поколениях.

При неродственном скрещивании (аутбридинге) вредные рецессивные мутации, находящиеся в гомозиготном состоянии, перейдут в гетерозиготное и будут оказывать влияние на повышение жизнеспособности гибридного организма. На этом основан весь положительный опыт практики сельского хозяйства.

Гибридизация представляет собой процесс, на основе которого осуществляется комбинативная изменчивость генотипа. Для первого поколения гибридов (F_1) характерно проявление лучшей жизнестойкости, большей плодovitости, крупных размеров плодов. При отдалённой гибридизации гибриды нередко оказываются неплодовитыми или бесплодными.

При скрещивании организмов разных видов, рас, пород животных и сортов растений полученные гибриды (F_1) по ряду свойств часто превосходят исходных родителей. Такое явление называют *гибридной мощностью*, или *гетерозисом* (греч. *heteroicis* – «изменение», «превращение»). Его часто наблюдают у бройлерных кур. Гетерозис широко используется в растениеводстве и животноводстве, хотя сам механизм появления гибридной мощности до конца ещё не ясен.

Как правило, гетерозис характерен только для гибридов первого поколения (F_1). В последующих поколениях при скрещивании гибридов между собой его эффект ослабляется и исчезает благодаря нарушению принципа чистоты гамет. Поэтому для использования явления гибридной мощности селекционерам приходится вновь получать гетерозисные гибриды.

Методы гибридизации. Обычно гибриды получают на основе полового процесса, но гибридизация возможна и среди соматических клеток (клеток тела). Это так называемая гибридизация *in vitro* («гибридизация в пробирке»).

Гибридизация *in vitro* заключается в том, что производится слияние двух соматических клеток в одну с формированием общего ядра. Такие эксперименты, начатые в генетике в 60-е гг. XX в., показали, что гибридизация возможна между клетками очень отдалённых видов (например, соя × горох, человек × мышь, человек × курица) и между клетками эукариот и клетками прокариот.

В молекулярной биологии стала практиковаться *молекулярная гибридизация* – между разными молекулами ДНК или между молекулами ДНК и РНК. Всё это легло в основу развития клеточной и молекулярной инженерии – перспективных направлений биотехнологии (использование живых организмов и биологических процессов в производстве).

Мутагенез – искусственное получение мутаций с помощью различных физических или химических факторов – мутагенов.

Полиплоидия (греч. *polyploos* – «многократный»; *eidos* – «вид») – наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении наборов хромосом в клетках организмов. Поэтому вместо диплоидных ($2n$) полиплоидные организмы бывают триплоидны ($3n$), тетраплоидны ($4n$), гексаплоидны ($6n$) и др. Полиплоидия встречается преимущественно у растений, простейших и изредка у многоклеточных животных, например у дождевых червей. Возникает полиплоидия в результате нарушения расхождения хромосом в митозе или мейозе под действием каких-либо сильно действующих физических или химических факторов. Полиплоидия имеет важное значение в эволюции

культурных и дикорастущих видов растений. Полиплоиды часто характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ в клетках, устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды. Они представляют важный источник природной изменчивости и могут быть использованы как исходный материал для селекции. Практически все современные культурные растения, выращиваемые человеком, являются полиплоидами.

Учение Н.И. Вавилова о центрах многообразия и происхождения культурных растений. Успех работы селекционеров всегда зависит от исходного материала. При этом значительную роль в этой работе выполняют дикорастущие виды растений. Использование их осуществлялось давно, но лишь с Н.И. Вавилов обосновал необходимость широкомасштабных исследований дикорастущей флоры для выявления её генетического богатства. Учёный установил, что, хотя размеры и продуктивность культурных растений намного выше, чем у родственных диких видов, их генофонд (совокупность генов всех особей популяции) намного беднее, чем генофонд исходного дикого вида.

Н.И. Вавилов настаивал на необходимости тщательного изучения наследственных качеств диких видов, что очень важно для выявления устойчивости растений к неблагоприятным условиям (погодным, почвенным, биотическим и пр.), чтобы использовать их в селекции культурных форм.

Для изучения многообразия флоры культурных растений Н.И. Вавилов посетил множество стран. Отовсюду из экспедиций он привозил образцы семян различных культур. Семена культурных и дикорастущих растений, собранные им в центрах их исторического происхождения, составили большую коллекцию видов и сортов, представляющую собой уникальный богатейший генофонд растений для новых селекционных работ. Эта коллекция и в настоящее время сохраняется и поддерживается сотрудниками Всероссийского института растениеводства (ВИР) имени Н.И. Вавилова в Санкт-Петербурге.

Большие ботанико-географические исследования, участие в экспедициях, собрание и изучение огромного коллекционного материала в единстве с историей земледелия на планете дали возможность Н.И. Вавилову сделать важные теоретические обобщения о *центрах многообразия и происхождения культурных растений*.

Вавилов установил семь основных центров происхождения культурных растений. Большинство центров происхождения культурных форм растений совпадает с древними очагами земледелия, причём размещаются они преимущественно в горных районах. Обозначенные регионы Вавилов назвал *первичными центрами происхождения* — то есть центрами, где находится родина культурных растений и их диких предков. Учёный отметил, что наряду с первичными центрами происхождения есть *вторичные центры* — это районы возникновения новых форм культурных растений, но уже не от диких предков, а от предшествующих культурных форм, сосредото-

точных в каком-то ином географическом месте, иногда очень далёком от первичного центра.

Очень многие культурные растения выращиваются в настоящее время в новых для них местах. Это произошло главным образом благодаря человеку, который своими миграциями, торговлей, мореплаванием, экономическими и политическими связями способствовал многочисленному и многократному перемещению растений в другие районы земного шара.

1. Какие цели преследует селекция?

2. Почему триплоидные сорта некоторых видов растений считаются более ценными, чем диплоидные?

3. Выберите правильные ответы.

1) *Эффект гетерозиса проявляется вследствие:*

а) увеличения доли гетерозигот;

б) появления полиплоидных особей;

в) увеличения числа мутаций;

г) перехода рецессивных мутаций в гомозиготное состояние.

2) *В селекции для получения новых полиплоидных сортов растений:*

а) увеличивают набор хромосом в клетках;

б) скрещивают чистые линии;

в) скрещивают родителей и потомков;

г) уменьшают набор хромосом в клетках.

3) *Н.И. Вавилов разработал:*

а) хромосомную теорию наследственности;

б) эволюционную теорию;

в) гипотезу происхождения жизни;

г) учение о центрах происхождения культурных растений.

§ 12

Генетика пола и наследование, сцепленное с полом

Механизм определения пола. Пол — это совокупность признаков и свойств организма, обеспечивающая его участие в воспроизводстве потомства и передаче наследственной информации за счёт образования гамет. Различие особей по полу в основном наблюдается у животных.

Долгое время биологи не могли объяснить, почему среди потомков появляются особи то мужского, то женского пола. Научное обоснование этому явлению дала хромосомная теория определения пола. В природе существуют различные механизмы определения пола у потомков.

У тлей, кольчатых червей рода *Rotatoria* и некоторых других организмов пол определяется еще в *оогенезе* как результат неравномерного распределения цитоплазмы в процессе созревания половых клеток. При этом яйце-

клетки становятся различными по размеру ещё до момента оплодотворения. Из сформировавшихся крупных оплодотворенных яйцеклеток развиваются самки, а из мелких — только самцы.

У других организмов пол определяется после момента оплодотворения, под влиянием внешних условий. Например, у морского кольчатого червя бонеллии зелёной развитие мужского или женского организма зависит от того, прикрепится или нет личинка к телу другой особи: если не прикрепится, то развивается самка, если прикрепится — самец.

Однако в большинстве случаев, например у млекопитающих (в том числе и у человека), пол «закладывается» в момент оплодотворения, при возникновении зиготы. Мужская и женская гаметы, несущие одинарный (гаплоидный) набор генов, соединяясь между собой в процессе оплодотворения, образуют зиготу — клетку с двойным (диплоидным) набором генов. От распределения хромосом в зиготе в момент оплодотворения и зависит определение пола у таких организмов.

Мужские и женские гаметы всегда имеют специфические наследственные свойства. Поэтому выражают генотипы мужского или женского организмов. Среди всего набора хромосом, содержащихся в клетках, различают *аутосомные (телесные)* хромосомы и *половые* хромосомы. При этом часть наследственных свойств определяется именно половыми хромосомами. По размеру и генетическому богатству, заключённому в них, различают женские и мужские хромосомы. Женские называют X-хромосомами, а мужские — Y-хромосомами. Аутосомные хромосомы обозначаются буквой А.

После оплодотворения, т. е. при слиянии мужских и женских хромосом, в зиготе может возникнуть их определённое сочетание либо XX, либо XY. Сочетание в зиготе одинаковых половых хромосом XX называется *гомогаметным*, а сочетание разных половых хромосом XY — *гетерогаметным*.

У млекопитающих, в том числе и у человека, из зиготы, гомогаметной по X-хромосоме, развивается женский организм (XX), а из гетерогаметной зиготы развивается мужской организм (XY). Позже, когда уже развившийся из зиготы организм будет способен формировать свои гаметы, то в женском организме (XX) появятся яйцеклетки только с X-хромосомами, тогда как в мужском организме будут образовываться сперматозоиды двух типов: 50% с X-хромосомой и столько же других — с Y-хромосомой.

Наследование признаков, сцепленное с полом. Признаки, которые определяются генами, находящимися в половых хромосомах (X или Y), называются *сцепленными с полом*. Так же и наследование этих признаков называют *наследованием, сцепленным с полом*.

Пол, образующий одинаковые в отношении пола гаметы, назвали *гомогаметным*, а пол, образующий разные гаметы, — *гетерогаметным*. Женский организм млекопитающих и некоторых насекомых является гомогаметным (XX), а мужской — гетерогаметным (XY).

Известно несколько признаков, гены которых находятся только в Y-хромосоме. Они передаются от отца всем сыновьям, внукам и т. д., иными словами, их наследование осуществляется только по мужской линии. Существуют также признаки, которые передаются только с женскими половыми хромосомами. Открытие учёными сцепленного с полом наследования позволило доказать, что передача генов от родителей к потомкам совпадает с поведением X- и Y-хромосом.

У многих видов X- и Y-хромосомы резко различны по величине и объёму генетической информации. Так, если в Y-хромосоме человека содержится всего несколько генов, то в X-хромосоме их более 150. Поэтому различия в величине X- и Y-хромосом неизбежно ведут к дисбалансу в передаче генов в зиготу. Это понятно, если учесть, что в зиготу будущего женского организма попадает две X-хромосомы, тогда как в зиготу будущего мужского организма попадают гены только одной X-хромосомы и малое количество генов Y-хромосомы. Но в том и другом случае набор генов, сцепленных с X-хромосомой, будет преобладать в зиготах потомства.

По такой же схеме передаются некоторые наследственные заболевания человека (сцепленные с X-хромосомой признаки). Среди них *гемофилия* (несвёртываемость крови) и *дальтонизм* (красно-зелёная слепота).

Гены этих болезней находятся в X-хромосоме. Поэтому мать, будучи совершенно здоровой, является, тем не менее, носителем патологического гена. Рассмотрим путь передачи заболевания (рис. 16). Аллель гена, как доминант соответствующего норме проявления данного признака, обозначим буквой «Г», а рецессивное состояние гена — «г».

Родители P	$\chi^G\chi^g$		×	$\chi^G\chi^Y$
Гаметы G	χ^G	χ^g		χ^G Y
Дети F ₁	$\chi^G\chi^G$	$\chi^G\chi^g$		$\chi^G\chi^G$ $\chi^g\chi^Y$

Рис. 16. Схема наследования гемофилии

Из схемы видно, что мальчики с генотипом $\chi^g\chi^Y$ будут больны гемофилией. Аналогичный характер носит наследование дальтонизма.

Давно замечено, что вероятность проявления заболеваний, подобных гемофилии и дальтонизму, как и других наследственных заболеваний, значительно возрастает в потомстве близкородственных браков. Для предотвращения таких наследственных аномалий близкородственные браки запрещены законом в нашей стране, так же как и во многих других странах.

Роль аутосомных хромосом. Генотип всегда выступает как единая целостная система, поэтому у представителей различных видов довольно часто можно наблюдать явление взаимодействия генов, контролирующих формирование половых признаков и других функций организма, зависящих от пола или

ограниченных полом. Однако признаки, наследственно связанные с полом, передаются дочерним организмам не только половыми, но и аутосомными хромосомами.

Примером такого взаимодействия являются признаки, проявление которых *зависит от пола*. Контролирующие их гены могут находиться в любой из аутосом, а не только в половых хромосомах. Так, ген, определяющий облысение (плешивость) у человека, имеет различную степень выраженности у мужчин и женщин. Он наследуется по аутосомно-доминантному типу, но у женщин он проявляет своё действие как рецессивный. Поэтому у женщин-гетерозигот плешивость не наблюдается, а у женщин-гомозигот проявление гена выражено, но гораздо слабее, чем у мужчин.

Гены, проявление которых *ограничено полом*, также являются примером единой генетической системы. Например, функциональная активность целого ряда генов определяется особенностями эндокринной системы организма. Обычно гены, ответственные за формирование вторичных половых признаков, в норме проявляются только у одного из полов. У особой другого пола они могут присутствовать, но не проявляться. Например, гены, контролирующие выработку молока, его жирность, содержание белка и другие характеристики, у быков имеются, но не проявляют своего действия — «молчат». Зато у их дочерей они функционируют.

1. Что называют аутосомой?
2. Поясните, какой пол у млекопитающих называют гетерогаметным.
3. Как наследуются признаки, сцепленные с полом?
4. Почему нельзя вылечить страдающих дальтонизмом?

§ 13

Наследственные болезни человека

Особенности генетики человека. Законы генетики универсальны и применимы не только к растениям или животным, но и к человеку. Однако в качестве объекта исследования человек отличается от других живых существ. С человеком нельзя проводить какие-либо экспериментальные скрещивания. Кроме того, малочисленность потомства, трудности в подборе условий контроля, продолжительный период смены поколений, сопоставимый со временем наблюдения и сроком жизни учёного, а также многие другие факторы затрудняют исследования. Поэтому основным направлением в *генетике человека* является исследование молекул ДНК, РНК, других структур клеток (молекулярная биология), хромосом (цитогенетика). Изучение и профилактика наследственных болезней человека — предмет науки, которая называется *медицинской генетикой*.

В 1956 г. было определено, что в клетках у человека содержится 46 хромосом, из них 22 пары аутомсомных и одна пара половых. С этого времени началось тщательное изучение кариотипа (греч. *káryon* — «ядро») человека, т. е. его стандартного набора хромосом. В нём каждая хромосома имеет свой номер и место в ряду других. Принятая нумерация хромосом начинается с самых крупных и оканчивается самыми мелкими, а буквами X и Y обозначены половые хромосомы (рис. 17).

Кариотип — это совокупность признаков хромосомного набора, характерных для того или иного вида. В нём отмечают число, размер и форму хромосом. Обычно описание хромосомного набора проводится на стадии метафазы (или поздней профазы).

Кариотип часто представляют в виде фотографий, идиограмм и цитогенетических карт. В настоящее время изучены кариотипы многих тысяч растений и животных. Сравнительный анализ кариотипов широко используется в систематике, позволяя выявлять степень близости различных групп организмов, устанавливать происхождение домашних животных и культурных растений и др.

Оказалось, что у человека, так же как у животных и растений, довольно часто возникают хромосомные перестройки и изменения числа хромосом вследствие нерасхождения их в мейозе.

Условно все наследственные болезни человека обычно подразделяют на группы, в зависимости от локализации и причин, вызвавших их мутации. Мутации в половых клетках порождают *собственно наследственные болезни*, а в соматических клетках — опухоли, старение, некоторые врожденные пороки развития, среди них: глаукома, хоррея, карликовость, врожденная глухота, гидроцефалия и др. Так называемые *мультифакторные*

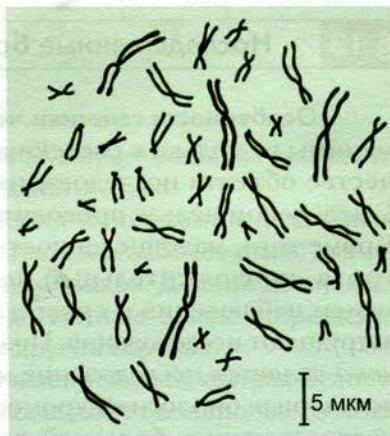
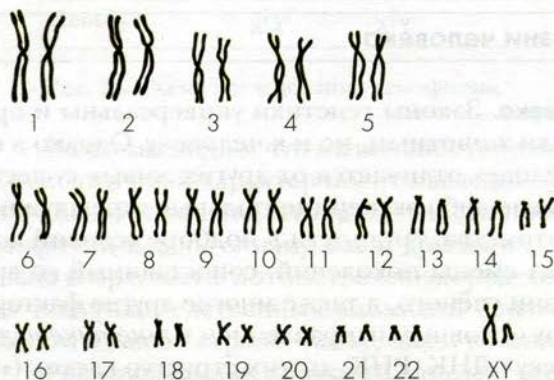


Рис. 17. Нормальный хромосомный набор (кариотип) мужчины

заболевания развиваются в результате взаимодействия генетических факторов (нескольких генов), различных факторов окружающей среды (химических, радиационных и др.) и образа жизни человека (курение, алкоголизм, наркомания).

Собственно наследственные болезни подразделяют на генные, вызванные нарушениями молекулярной структуры генов, и хромосомные, которые связаны с нарушениями структуры хромосом или изменением их количества.

Генные болезни. Многие из генных наследственных болезней и аномалий вызываются нарушениями в генах, локализованных в X- или Y-хромосомах. Среди них упоминаемые ранее (см. § 15) аномалия дальтонизм и болезнь гемофилия. Примером наследственных аномалий, обусловленных геном, локализованным на Y-хромосоме, может служить сращение 2-го и 3-го пальцев ног (синдактилия).

Многие из аутосомно-рецессивно наследуемых генных болезней приводят к нарушению обмена веществ. Поэтому их часто выделяют из всех менделирующих заболеваний в отдельную группу болезней обмена веществ. Такие болезни обычно встречаются с частотой в среднем от 1 до 4 случаев на 100 тыс. человек. Фенотипическое проявление болезней обмена веществ обычно связано с отсутствием или избытком того или иного белка — продукта биохимической реакции.

Например, при одной из наиболее частых (в России встречается 1 случай на 6–8 тыс. человек) и хорошо изученных аутосомно-рецессивно наследуемых болезней обмена веществ — фенилкетонурии происходит потеря активности фермента, катализирующего превращение аминокислоты фенилаланина в тирозин. В результате резко возрастают уровни фенилаланина в крови и его производного — фенилкетона в моче, что вызывает серьёзное поражение нервной системы и приводит к задержке психического развития. Своевременная диагностика в первые дни жизни новорождённого и перевод его на диету с ограничением количества фенилаланина предотвращают развитие заболевания.

Хромосомные болезни вызваны изменением структуры или количества хромосом. В отличие от генных болезней для подавляющего большинства хромосомных болезней характерно не наследование их от предшествующих поколений, а *возникновение вследствие новой мутации*. Эта мутация может произойти как в гаметах одного из родителей, так и в зиготе или на ранних стадиях развития зародыша (эмбриона).

При *моносомии* (греч. *monos* — «один»; *soma* — «тело») число хромосом уменьшается ($2n-1$), а при *полисомии* (греч. *polys* — «многочисленный»; *soma* — «тело») увеличивается, чаще всего на одну хромосому ($2n+1$), образуя трисомию по определённой паре гомологичных хромосом. Встречаются организмы тетрасомики ($2n+2$), двойные трисомики ($2n+1+1$).

Моносомии в большинстве случаев приводят к гибели эмбриона в первые дни его развития, что проявляется как самопроизвольный аборт, или выкидыш. Тем не менее иногда эмбрион с моносомией способен выжить. Примером моносомии, наблюдаемой во всех клетках больного, является синдром Шерешевского — Тернера (45, XO). Фенотипически это женщины с характерными изменениями телосложения (рост менее 150 см, короткая шея), нарушениями половой системы (отсутствие большинства вторичных половых признаков) и умственной ограниченностью.

При трисомии по половым хромосомам часто наблюдаются нарушения полового, физического и умственного развития. Например, фенотип мужчины с синдромом Клайнфельтера (46, XXУ) характеризуется недоразвитием половых желёз (гонад), дегенерацией семенных канальцев, иногда умственной отсталостью, непропорционально длинными конечностями и высоким ростом. Наиболее известным примером трисомии аутосом является трисомия по 21-й хромосоме, или синдром Дауна. Фенотип больных с трисомией по 21-й хромосоме: маленький нос с широкой плоской переносицей, с характерным разрезом глаз — раскосость с нависающей складкой над верхним веком, деформированные небольшие ушные раковины, полуоткрытый рот, низкий рост, умственная отсталость. У многих больных имеется также порок сердца и крупных сосудов. Дети с синдромом Дауна появляются довольно часто — один на 500–600 родившихся.

В настоящее время доказана взаимосвязь между риском рождения детей с синдромом Дауна и возрастом матери: 22–40 % детей с этой болезнью рождаются от матерей в возрасте старше 35–40 лет. У родителей после 40 лет частота появления больных детей резко возрастает.

Методы лечения многих наследственных заболеваний в настоящее время не разработаны. Поэтому основным средством борьбы с этими болезнями является их *профилактика*. Поскольку каждый человек — носитель хотя бы нескольких вредных рецессивных мутаций, для предотвращения наследственных заболеваний создана сеть медико-генетических консультаций. Люди, вступающие в брак и имеющие близких родственников, у которых известны случаи рождения детей с наследственными заболеваниями, или семьи, где уже имеется один больной ребёнок, в первую очередь должны обратиться в медико-генетическую консультацию. Браки между родственниками значительно повышают вероятность того, что если они гетерозиготны по одному и тому же патологическому гену, то рецессивные мутации перейдут в гомозиготное состояние, а значит, увеличится риск рождения больного ребёнка. Врачи-генетики помогут определить вероятность рождения больного или здорового ребёнка и смогут обеспечить контроль за внутриутробным развитием плода.

1. Расскажите, какие группы наследственных болезней вам известны.
2. Что такое хромосомные болезни? В чём состоит их отличие от генных болезней?

3. Какие факторы повышают риск рождения ребёнка с наследственным заболеванием? Как можно этот риск снизить?
4. Поясните, почему врачи не лечат болезнь Дауна.

Мутагены. Их влияние на живую природу и человека

Типы мутагенов. Начало всестороннему изучению причин наследственных заболеваний и механизмов наследственной изменчивости организмов было положено исследованием мутаций (лат. *mutatio* – «изменение»), вызываемых различными физическими и химическими факторами – *мутагенами*. К мутагенам относятся ядовитые вещества (например, колхицин), рентгеновские, радиоактивные, канцерогенные и другие неблагоприятные воздействия внешней среды. Возникновение мутаций называют *мутагенезом*.

Мутации присущи всем организмам. Они постоянно возникают в природе естественным путём под влиянием мутагенов, вызывающих нарушение нормальных процессов репликации, рекомбинации или расхождения генетических носителей информации. Мутации, происходящие в организме как случайные ошибки в этих процессах передачи наследственной информации, принято называть *спонтанными* или *самопроизвольными* мутациями.

Мутации бывают *генеративными*, происходящими в половых клетках и, следовательно, передающимися по наследству, и *соматическими*, происходящими в любых других – неполовых – клетках и передающимися потомству только с цитоплазмой яйцеклетки и при вегетативном размножении.

Ряд основных положений теории мутационного процесса был сформулирован в связи с изучением эффектов действия ионизирующего излучения (радиации) на живые организмы. Несколько позже были открыты явления химического мутагенеза и спонтанный мутационный процесс.

Ионизирующие мутагены. К ионизирующим излучениям относятся электромагнитные рентгеновские и гамма-лучи, а также элементарные частицы (альфа, бета, нейтроны и др.). При взаимодействии ионизирующих излучений с организмом компоненты клетки, в том числе молекулы ДНК, поглощают определённое количество (дозу) энергии. При этом одна и та же доза может быть получена при слабой интенсивности облучения в течение длительного времени либо при кратковременном облучении с высокой интенсивностью. Последствиями облучения могут быть разрыв водородных связей в двойной спирали ДНК, разрывы одной и двух цепей ДНК, образование новых устойчивых связей («сшивок») между двумя цепями одной молекулы ДНК, между различными молекулами ДНК или между ДНК и белками.

Частота возникновения (индукции) мутаций пропорциональна дозе облучения. С увеличением дозы возрастает вероятность поражения.

Характер зависимости частоты генных мутаций от дозы указывает на то, что они образуются практически одновременно, т. е. один акт ионизации («попадание»), возникающий вдоль пути следования элементарной частицы, вызывает одну мутацию. При этом повреждение происходит непосредственно в месте ионизации, а вся реакция протекает внутри определённого объёма клетки («мишени»), т. е. в самом гене либо в непосредственной близости от него.

Частота указанных изменений прямо зависит от дозы, но не зависит от её количества в единицу времени (мощности дозы) и от вида (длины волны) излучения. Каждое «попадание» в «мишень» приводит к возникновению делеций, одиночных разрывов хромосом и генных мутаций. *Делеция* (лат. *deletio* — «уничтожение») — это тип хромосомной перестройки, при которой из ДНК выпадает участок генетического материала. Размер делеции может быть от нескольких нуклеотидов до фрагментов, содержащих ряд генов.

Радиационные повреждения генетического материала не являются прямыми источниками возникновения изменений в клетках организма, повреждённых при облучении. Дело в том, что у всех организмов в клетках присутствует вода. Поэтому излучение не только непосредственно «ударяет» по чувствительным генетическим структурам, но и действует на них косвенно, за счёт разложения воды. Этот процесс приводит к возникновению короткоживущих так называемых *свободных радикалов* (водорода H^+ и гидроксила OH^-), объединяющихся с образованием либо воды, либо химически активных, а следовательно, биологически очень опасных молекул — перекиси водорода и атомарного кислорода. В свою очередь эти молекулы способны вызвать несколько новых актов ионизации. Таким образом, происходит лавинообразное увеличение частоты «попаданий» в «мишени». Поэтому соединения, способные взаимодействовать со свободными радикалами (*антиоксиданты*), защищают молекулы-мишени от непрямого действия радиации. К числу таких антиоксидантов, например, относятся токоферол (витамин E), микроэлемент селен и др.

Эффективность радиационного мутагенеза определяется не только дозой облучения организма и её мощностью, не только условиями, в которых клетки или целые организмы подвергались облучению, но и биологической чувствительностью организма к действию ионизирующих излучений. Так, одна и та же доза рентгеновских лучей индуцирует у мыши примерно в 10 раз больше мутаций, чем у дрозофилы, и почти в 1000 раз больше, чем у бактерий. Отсюда следует, что частоту мутаций необходимо определять с учётом видовых и индивидуальных различий организмов. Кроме того, частота возникновения индуцированных мутаций зависит от чувствительности клеток на разных стадиях клеточного цикла.

В отличие от рентгеновских ультрафиолетовые лучи не обладают достаточной энергией ионизации. Однако они поглощаются входящими в состав ДНК азотистыми основаниями (пуринами и пиримидинами), переводя их в энергетически неустойчивое, так называемое возбуждённое, состояние. Это приводит к ошиб-

кам при репликации ДНК. Восстановление целостности её структуры также может привести к ошибкам.

Химические мутагены. Широкое изучение *химического мутагенеза* началось после того, как в 1946 г. отечественный учёный И.А. Рапопорт обнаружил мощное мутагенное действие этиленimina и формальдегида, а Ш. Ауэрбах (Великобритания) — иприта и его производных. С тех пор выявлено много химических соединений, которые обладают мутагенной активностью: волокнистый минерал асбест, этиленамин, колхицин, бензопирен, нитриты, альдегиды, пестициды и др. Нередко эти вещества одновременно являются и *канцерогенами*, т. е. способны вызывать развитие в организме злокачественных новообразований (опухолей). В качестве мутагенов были выявлены и некоторые живые организмы, например вирусы.

Спонтанные мутагены. Факторы, вызывающие самопроизвольный (спонтанный) мутагенный эффект, подразделяют на *внешние*, или *экзогенные*, и *внутренние*, или *эндогенные*. К экзогенным факторам спонтанного мутагенеза относят естественный радиационный фон, а также действие на соматические или половые клетки организма высоких или низких температур. Например, организм человека поглощает 0,095 рад энергии ионизирующих излучений в год, поступающей от космических лучей, гамма-излучения нашей планеты и радиоактивных элементов, постоянно присутствующих в земной коре и в атмосфере (радон, углерод-14, калий-40 и др.). Доля мутаций, индуцируемых естественной радиацией, в организме человека составляет около 25%, а у плодовой мушки дрозофилы — лишь 0,1% всех спонтанных мутаций.

Известно, что среди растительных организмов в высокогорных или арктических условиях часто встречаются полиплоидные формы — следствие спонтанных мутаций генома. Это связано с резкими перепадами температур в период вегетации. Экспериментально доказано, что резкое повышение температуры окружающей среды на каждые 10 градусов по Цельсию в 5 раз увеличивает частоту мутаций. Не случайно высокогорья являются центрами происхождения многих видов растений, вошедших как полиплоиды в культуру.

К эндогенным факторам спонтанного мутагенеза относят мутагенную активность специальных элементов генома — *генов-мутаторов* и действие *эндогенных метаболитов*. Так, генетическая стабильность большинства генов определяется не только особенностями их строения, но и уровнем общей мутабельности клетки, контролируемой генами-мутаторами и генами-антимутаторами, которые, по-видимому, задействованы в процессах репликации, репарации и рекомбинации ДНК. К классу эндогенных метаболитов относят спонтанно возникающие химические соединения, вызывающие мутагенный эффект. Например, при заживлении физических травм у растений образуются так называемые каллусные клетки, которые в норме отсутствуют. При этом индуцируется синтез дополнительных ферментов и метаболитов, необходимых для за-

живления раны. Если в каллусной ткани возникают почки, то часть побегов из этих почек оказываются полиплоидными, т. е. метаболиты каллусной ткани способны вызывать геномные мутации. Мутагенным эффектом обладают и свободные радикалы, возникающие при перекисном окислении липидов клеточных мембран.

Спонтанный мутагенез постоянно протекает у всех живых организмов как в соматических, так и в половых клетках. При этом спонтанно возникают всевозможные типы генных, хромосомных и геномных мутаций.

При контакте с мутагенами нужно помнить, что они оказывают сильное воздействие на развитие половых клеток, на заключённую в них наследственную информацию, на процессы развития эмбриона в матке матери.

1. Какая разница между наследственными аномалиями и наследственными болезнями?
2. Почему необходимы знания о действиях мутагенов?
3. Какие факторы повышают риск рождения ребёнка с наследственным заболеванием и как можно его снизить?

§ 14

Этические аспекты медицинской генетики

Предмет и задачи медицинской генетики. В настоящее время уже выявлено и изучено несколько сотен патологически изменённых последовательностей ДНК, вызванных мутагенами. Многие из этих патологий являются причинами различных заболеваний у человека. Поэтому так важен точный диагноз и прогноз генетических заболеваний на ранних стадиях их возникновения — в клетках тела зародыша с самого начала его внутриутробного развития.

В настоящее время известно около 2000 наследственных заболеваний. По данным исследований, проведённых учёными в Северной Ирландии, обнаружено, что около 4% новорождённых несут в себе серьёзные генетические дефекты.

Многие болезни обмена веществ, например диабет, шизофрения, врождённая глухота, обусловленные генетическими причинами, также являются распространёнными среди населения всех стран.

Изучение и возможное предотвращение последствий генетических дефектов человека является предметом медицинской генетики. В последние годы в эту область вошли работы по искусственному оплодотворению яйцеклеток женщин с целью деторождения, получение «ребёнка в пробирке» с последующей трансплантацией эмбриона в матку женщины. Всё это стало обычным явлением в медицинской генетике и в обществе.

Большое значение для медицинской генетики имеет медико-генетическое консультирование. Задача этой службы — помочь людям в каждом конкретном случае.

При решении медико-генетических вопросов нарастает необходимость тесной связи с *этикой* (греч. *ethos* — «обычай») — наукой, объектом которой являются мораль, морально-нравственные отношения, вопросы моральных ценностей в обществе.

Биоэтический кодекс. Из общей этики, которая возникла ещё во времена античности как часть практической философии, в наше время вычленилась *биоэтика* — наука об этическом отношении ко всему живому, в том числе и к человеку. Это важная ступень развития этики в современную эпоху, поскольку присущие промышленному производству высокие технологии очень агрессивны по отношению к человеку, и не только к его телесному здоровью, но и к интеллектуально-эмоциональной сфере.



Биоэтика регламентирует поведение людей по отношению друг к другу в условиях применения различных медицинских технологий, которые могут изменить их тело, психику или потомство.

В биоэтике имеются ключевые положения, которые образуют некий общий *биоэтический кодекс*.

1. Признание автономии личности, права человека самому решать все вопросы, которые касаются его тела, психики, эмоционального статуса.

2. Справедливость как равный доступ к любым видам общественных благ. Это касается медицины и биотехнологий, если используются коллективные средства общества. Иными словами, справедливость — право налогоплательщика на равный доступ к необходимым для нормальной жизни средствам из общественных фондов.

3. Предложенное ещё Гиппократом «не навреди», означающее, что этично применять только те воздействия, которые не причинят вреда какому-либо лицу.

4. В современной биоэтике принцип «не навреди» расширяется до формулы «не только не навреди, но и сотвори благо».

Генетика человека в полной мере оказывается связанной с этическими проблемами. Дело в том, что в любом генетическом исследовании задействовано много людей. Исследователь, врач, донор, пациент и члены его семьи прямо участвуют во всех геномных технологиях и их практических приложениях. Кроме того, с ними связаны социальные службы: трудоустройства, образования, страхования жизни, здоровья, имущества, в которых люди вступают в отношения друг с другом при геномных исследованиях или использовании их результатов в повседневной жизни. Поэтому люди должны знать о своих правах и обязанностях при проведении генетических исследований. Можно по-разному работать с биологическими материалами: брать их, изучать,

трансформировать, передавать другим исследователям или врачам, вводить в организм пациента образцы, содержащие генетическую информацию. Генетическая информация может быть также использована по-разному: её можно хранить, передавать, распространять, уничтожать. К этой информации причастны и те люди, которые являются испытуемыми, пациентами, членами их семей. При этом не только сам испытуемый, но и его прямые потомки в нескольких поколениях могут оказаться объектами воздействия измененной генетической информации. Всё это выделяет этику генетики из других разделов биоэтики.

Этические принципы медицинской генетики сформулированы в 1997 г. в программе Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) по генетике человека. В ней изложены этические принципы деятельности генетической службы, как общие, так и по отдельным направлениям медицинской генетики. Познакомьтесь с основными из них.

- Справедливое распределение общественных ресурсов, выделенных для генетической службы, в пользу наиболее нуждающихся в них.
 - Предоставление людям свободы выбора во всех вопросах, касающихся генетики.
 - Добровольность участия людей во всех медико-генетических процедурах, включая тестирование и лечение. Исключение какого-либо принуждения со стороны государства, общества, врачей.
 - Совместная работа с представителями других профессий по оказанию всех видов медицинской и социальной помощи больным, страдающим наследственными заболеваниями, и их семьям.
 - Отказ от тестов или процедур, ненужных по медицинским показаниям.
- Эти положения уточняются в зависимости от конкретного вида помощи.

Например, ряд этических проблем возникает при проведении массового генетического тестирования при наследственных болезнях. Они связаны как с возможной дискриминацией лиц, имеющих положительные результаты тестов, так и с возможным их влиянием на психическое благополучие людей, здоровых на момент тестирования. В соответствии с общепринятыми международными нормами обследование на наличие наследственных заболеваний взрослых должно быть добровольным, причём участники тестирования должны быть свободны в выборе решения (на основе исчерпывающей информации), подвергнуться или нет обследованию, исходя из своих взглядов и моральных принципов.

Обследование детей для ранней диагностики в интересах их здоровья должно быть обязательным и бесплатным, например генетическое тестирование новорождённых на широко распространённое опасное генетическое наследственное заболевание (фенилкетонурию). Обязательным условием такого обследования являются доступность и своевременность лечения заболевания.

Во многих странах законодательно запрещено проведение генетического обследования заболеваний, для которых невозможно лечение. ВОЗ допускает тестирование взрослых при отсутствии методов лечения заболевания, если полученная информация необходима для предотвращения ущерба здоровью будущих поколений. Тестирование детей на заболевания с поздним началом (или тестирование на предрасположенность к заболеваниям) при отсутствии методов лечения или профилактики следует отложить до достижения возраста, когда молодые люди смогут сами принять решение относительно этого вопроса.

С учётом опыта Совета Европы и разработанной им концепции ЮНЕСКО в 1997 г. принята «Всеобщая декларация о геноме человека и о правах человека». Это первый всеобщий правовой акт в области биологии, гарантирующий соблюдение прав человека и учитывающий необходимость обеспечения свободы исследований. В нём постулируется, что геном человека является изначальной основой общности всех представителей человеческого рода, признания их достоинства, разнообразия и в его естественном состоянии не должен служить источником извлечения доходов.

Никто не может подвергаться дискриминации на основании генетических характеристик, цели или результаты которой представляют собой посягательство на основные свободы и человеческое достоинство.

Декларация требует достижения согласия заинтересованных лиц и конфиденциальности генетической информации, провозглашает право человека самому решать, быть или не быть информированным о результатах генетического анализа и его последствиях, а также право на справедливую компенсацию ущерба, причиненного в результате воздействия на геном, в соответствии с международным правом и национальным законодательством.

При проведении научных исследований в этой области главной целью должно быть уменьшение страданий людей и улучшение состояния здоровья каждого человека и всего человечества. Учёные — биологи, генетики и врачи-практики, проводя исследования генома человека, должны учитывать их этические и социальные последствия.

В России есть «Основы законодательства по охране здоровья», где изложены общие правила поведения врача по отношению к пациенту. Принят и федеральный закон о генно-инженерной деятельности, запрещающий подобные исследования на человеке. В законе говорится, что правовая и этическая регламентация медицинских приложений генотехнологий должна строиться с учётом международного опыта, причём для решения возникающих этических проблем требуется компетентное совместное участие медиков, генетиков, юристов, философов, социальных работников и богословов.

Особое значение имеет повышение информированности населения, касающейся проблем генетики и современных генетических технологий. Это нужно для того, чтобы избежать в обществе как излишних страхов, связанных с исследованиями в области молекулярной биологии и генетики, так и завышенных ожиданий в использовании результатов изучения генома человека.

1. Что исследует биоэтика?
2. Охарактеризуйте значение и цели центральных постулатов биоэтического кодекса.
3. Как формулируются и чем регламентируются основные этические принципы медицинской генетики?

§ 15

Достижения биотехнологии и этические аспекты её исследований

Биотехнология (греч. *bios* — «жизнь», *techne* — «искусство», «мастерство»; *logos* — «знание») — использование живых организмов и биологических процессов в производстве.

Биотехнология большое развитие получила в 70-е гг. XX в., хотя многие отрасли биотехнологического характера ещё с античных времён используются человеком. Среди них: использование грибов, например дрожжей, в хлебопечении, виноделии, пивоварении; использование микроорганизмов (бактерий и грибов) в сыроварении, в изготовлении молочно-кислой продукции, в квашении и солении продуктов и др.

В настоящее время биотехнология особенно широко применяется для защиты окружающей среды. Например, с использованием микробиологических комплексов (бактерий, грибов, водорослей и животных) осуществляется биологическая очистка сточных вод в больших городах. Методы биологической борьбы применяются для защиты растений от болезней и вредителей: например, искусственное разведение жуков божьей коровки для защиты виноградников от тли, разведение наездников теленомусов для борьбы со злостными вредителями хвойных лесов — сибирским и кольчатым коконопрядами. Широкий отклик в промышленности нашли биотехнологические производства по созданию ценных, биологически активных веществ (антибиотиков, ферментов, гормональных препаратов) для хозяйства и здравоохранения. Среди них целый ряд лечебных препаратов (инсулин, интерферон, гормоны роста), получение которых до этого было невозможным. На основе микробиологического синтеза созданы промышленные методы производства белков и аминокислот в качестве кормовых добавок.

Современная биотехнология использует в своих исследованиях достижения различных областей биологической науки и смежной с ней наук: биохимии

мии, биоорганической химии, молекулярной биологии, вирусологии, микробиологии, цитологии, протозоологии, генетики, иммунологии, экологии, паразитологии, фармакологии, медицины, растениеводства, животноводства и др.

Генная инженерия. В составе общих биотехнологических исследований в последние годы особенно активно развивается *генетическая*, или *генная инженерия*. Это особый раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным исследованием по созданию *in vitro* («в пробирке») новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена.

Рождением генной инженерии считается 1972 г., когда в лаборатории американского биохимика П. Берга была получена первая гибридная (рекомбинантная) ДНК (рекДНК), в которой были соединены фрагменты кольцевой молекулы ДНК фага лямбда и кишечной палочки с кольцевой ДНК обезьяньего вируса-40. За это достижение учёный был удостоен Нобелевской премии в 1980 г. •

В итоге интенсивного развития методов генной инженерии получены клоны многих генов рибосомальной и транспортной РНК, гистонов, инсулина и интерферона человека, пептидных гормонов и др. На основе генной инженерии возникла целая отрасль фармацевтической промышленности, названная «*индустрией ДНК*», представляющая собой одну из современных областей биотехнологии.

Развитие генетической и клеточной инженерии позволило целенаправленно получать важные для людей лечебные препараты (инсулин, интерферон, гормоны роста), создавать пищевые добавки (например, трансгенные белки), выводить новые сорта культурных растений с использованием гибридных ДНК.

Современные аспекты биотехнологических исследований. *Клон* — это совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путём бесполого размножения. В настоящее время в биотехнологии активно стало применяться *клонирование* клеток и тканей (рис. 18).

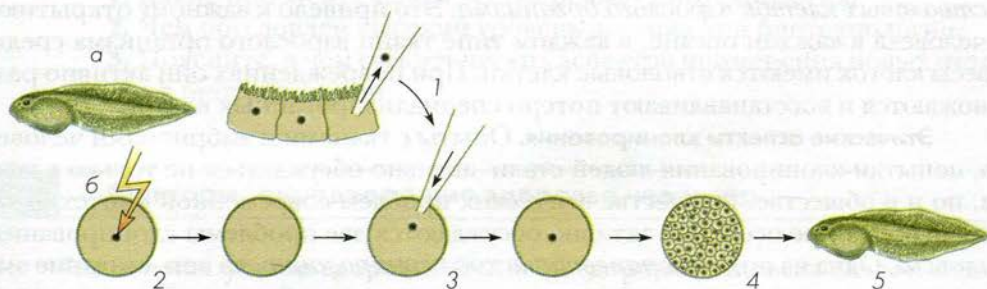


Рис. 18. Пример клонирования животных методами клеточной инженерии. Ядро, выделенное из клетки кишечника головастика (а), пересажено в яйцеклетку, лишённую ядра путём облучения (б). В результате яйцеклетка дробится и развивается нормальный головастик: 1 — выделение ядра из соматической клетки; 2 — облучение ооцита; 3 — пересадка ядра; 4 — дробящаяся яйцеклетка; 5 — личинка

Напомним, что в основе образования клона лежит митоз, а у бактерий — простое деление надвое. Считается, что клон состоит из генетически однородных клеток (и особей). Клонирование клеток применяют для изучения ряда теоретических и прикладных проблем экспериментальной биологии и медицины (в онкологии, генетике соматических клеток и др.). У размножающихся вегетативным путём культурных растений все особи одного какого-либо сорта часто представляют собой отдельный клон. При этом только клонирование (вегетативное размножение и прививка) позволяет сохранить особенности сорта. Применение клеточной культуры позволяет создать клон растения из одной его клетки *in vitro*, то есть «в пробирке». Например, в настоящее время так создаётся посадочный материал ценных сортов картофеля, садовой земляники, женьшеня, орхидей и др.

С конца 70-х гг. XX в. начались активные исследования по клонированию клеток и эмбрионов человеческого организма *in vitro*. Особенно большое внимание медиков и генетиков привлекли так называемые стволовые клетки. Изучение и возможное терапевтическое применение стволовых клеток в настоящее время является важной общебиологической и медицинской проблемой, поскольку представляет собой важный путь к пониманию клеточных и молекулярных основ развития.

Стволовыми клетками называют клетки-родоначальники в тканях животных, которые, непрерывно делясь, обладают свойством порождать дочерные клетки самых разных типов обычно в пределах своей ткани. Например, в кроветворной ткани млекопитающих из них образуются лейкоциты, эритроциты. Это их удивительное свойство называют *плюрипотентностью* (производное от слова «плюрализм», означающего многообразие взглядов, идей), или *мультипотентностью*, что означает множественность «потенций», или возможностей развития. Подлинным прорывом в данной области исследований в конце XX в. оказалось обращение к изучению не эмбриональных клеток, а *стволовых клеток взрослого организма*. Это привело к важному открытию: у человека в каждом органе, в каждом типе ткани взрослого организма среди массы клеток имеются стволовые клетки. При повреждениях они активно размножаются и восстанавливают потери специализированных клеток.

Этические аспекты клонирования. Опыты с тканями и эмбрионами человека, попытки клонирования людей стали активно обсуждаться не только в науке, но и в обществе. В качестве этических проблем современной биотехнологии во всем мире особенно активно обсуждаются две проблемы клонирования человека. Одна из них — *терапевтическое клонирование*, то есть создание эмбрионов человека для использования их клеток в лечебных целях, а другая — *репродуктивное клонирование* с целью создания клонов человека как особей.

То и другое направления клонирования человека влекут за собой острые дискуссии. Одни настаивают на необходимости клонирования эмбрионов для терапевтических целей, считая человеческий эмбрион простым скоп-

лением делящихся клеток. Другие категорически возражают против этого, считая эмбрион развивающимся зародышем человека, с его способностями и уникальными качествами в будущем.

В ходе этих дискуссий возникает целый ряд морально-этических вопросов: «Так ли необходимо клонировать человека?», «Клонирование клеток эмбриона и клонирование детей – не суть ли одно и то же?», «Можно ли использовать человеческие эмбрионы в исследовательских целях?», «Допустимы ли исследования, предполагающие уничтожение человеческих эмбрионов?» и ряд других. основополагающий этический вопрос заключается в определении морального статуса эмбриона человека.

Также не решен пока вопрос о создании клона человека. Учёные-генетики и биотехнологи считают, что репродуктивное клонирование теоретически возможно, но кто возьмёт на себя ответственность, если в результате опыта родится урод, а такой риск существует и он очень велик. В ходе опытов по клонированию животных в большинстве случаев выявлялись различные болезни и аномалии, в том числе онкологические. Например, для получения знаменитой овцы Долли экспериментаторам пришлось сделать около 300 пересадок, при этом все остальные клоны или вскоре погибали, или приводили к развитию уродов. К тому же пока ещё не решены не только физиологические, но и этические, социальные и правовые нормы статуса человека-клона в обществе. Вероятно, это дело пока ещё далёкого будущего.

Таким образом, клонирование клеток и тканей – один из видов современной биотехнологии. Эксперименты по клонированию человеческих тканей и эмбрионов для терапевтических и репродуктивных целей вызвали в обществе ряд морально-нравственных вопросов и острых дискуссий. Этика человечества настаивает, что убийство эмбриона человека не может служить оправданием даже для лечебных целей.

1. Какие проблемы человечества решает биотехнология?
2. Чем обусловлен высокий уровень достижений биотехнологии?
3. Поясните, в чём суть этических аспектов применения новых методов в биотехнологии.

Факторы, определяющие здоровье человека

Генотип как фактор здоровья. Основой здоровья человека является способность его организма противостоять воздействиям окружающей среды и сохранять относительное постоянство гомеостаза. Нарушение гомеостаза по разным причинам вызывает болезнь, нарушение здоровья. Однако сам тип гомеостаза, механизмы его поддержания на всех этапах онтогенеза в тех или иных условиях обусловлены генами, точнее, генотипом особи.

Гены определяют физическое и психическое здоровье человека.

Человек наследует все признаки, свойственные его виду. При этом каждый индивид наследует все человеческие признаки через своих родителей. От них он наследует особенности телосложения, рост, массу тела, форму головы, овал лица, своеобразие скелета, строение и цвет кожи, волос, восприимчивость или устойчивость к тем или иным болезням, группу крови, биохимическую активность клеток, походку, манеру держаться и генетическую возможность здоровья. Всё это свидетельствует о том, что каждый признак, каждая структура и функция человеческого организма, его гомеостаз определяются генами, следовательно, генотип является основным фактором здоровья.

Среда обитания как фактор здоровья. Давно замечено, что в формировании любого признака имеют значение и наследственность, и среда. Притом иногда трудно определить, от чего больше зависит тот или иной признак. Например, такой признак, как рост, наследуется с помощью многих генов (полигенно), т. е. достижение нормального роста, свойственного родителям, зависит от ряда генов, контролирующих уровень воздействия гормонов, обмен кальция, полноценность поступления пищеварительных ферментов и т. д. Вместе с тем даже «наилучший» в отношении роста генотип при плохих условиях жизни (недостаток питания, солнца, воздуха, движения) неизбежно приводит к отставанию в длине тела.

Нормальное развитие человеческого организма является результатом взаимодействия триединого комплекса факторов — генетических, онтогенетических и средовых.

Многие наследуемые признаки, например тип телосложения, рост, особенности скелета и форма головы, могут изменяться в зависимости от уровня минерализации в окружающей среде или из-за геохимической ситуации на некоторых территориях земного шара. Свообразие геохимического баланса в природной среде особенно сильно сказывается на детях, их росте и развитии.

- На примере некоторых геохимических провинций северо-запада европейской части России учёными-антропологами выявлено существование связи между содержанием кальция, фосфора, алюминия и железа, стимулирующих процессы костеобразования, и поперечными размерами головы и лица и связи между продольными размерами головы и длиной тела: в районах с большим содержанием химических стимуляторов костеобразования население характеризуется большей высокорослостью, длинноголовостью и более узким и длинным черепом. В районах с избытком кремния (минерала, угнетающего процессы костеобразования), напротив, длина тела у населения оказалась меньше, размеры лица крупнее, череп шире и короче. Корреляция размеров тела с количеством вышеназванных элементов в почвах повторялась во всех деревнях и посёлках на обследованных территориях данного региона.

Социальные факторы здоровья. В отличие от растений и животных у человека особую область онтогенеза составляет формирование его интеллекта, нравственного облика, индивидуальности личности. Здесь наряду с общими для всего живого биологическими и небологическими факторами действует новый мощный фактор среды обитания – *социальный*. Если первые в основном определяют потенциальный диапазон нормы реакции, то социальная среда, воспитание и образ жизни детерминируют конкретное воплощение наследственных задатков у данного индивида. Социальная среда выступает как своеобразный механизм передачи исторического опыта человечества, его культурных, научных и технических достижений.

Наличие и неразрывное единство действия всех вышеназванных факторов являются обязательным условием для реализации любого признака. Однако относительный «вклад» каждого из этих факторов может быть различным. Вклад генотипа в развитие признака определяется термином «наследуемость». Значение этого показателя для разных признаков может варьировать в пределах от 0 до 100%.

Образ жизни – один из основных факторов здоровья. В отличие от других составляющих (генотипа и среды обитания) это единственный компонент, на который каждый из нас может эффективно влиять сам (рис. 19). Основой здорового образа жизни является правильно организованный режим дня – рациональное чередование различных видов деятельности и отдыха. Режим дня способствует сохранению работоспособности, а его несоблюдение приводит к серьёзным отклонениям в состоянии здоровья, нарушению функций различных систем органов, отставанию в физическом развитии, появлению неврозов.

Оптимальная организация режима дня школьников всех возрастов предполагает обязательное пребывание на свежем воздухе в течение 1,5–2 часов. Это время для спокойных прогулок или спортивных игр и других физических упражнений. Их следует проводить сразу после занятий в школе, чтобы восстановить работоспособность – умственную активность для выполнения домаш-



Рис. 19. Занятия спортом укрепляют здоровье

них заданий. Двигательный отдых оказывает положительное влияние, если он длится не более 1–1,5 часа. При превышении этого времени и при интенсивной физической нагрузке возникает усталость и последующая работоспособность организма резко падает. Продолжительные прогулки, спортивные игры (футбол, волейбол), занятия в спортивных секциях не снимают переутомления, и поэтому выполнение домашних заданий потребует значительно больших усилий. Полезная смена деятельности может выражаться и в помощи по дому, уборке своей комнаты, мытье посуды и другой домашней работе.

Соблюдение здорового образа жизни и правильного режима дня с рациональным чередованием различных видов деятельности и отдыха имеет не только оздоровительное, но и воспитательное значение: дисциплинирует человека, делает его ответственным и организованным в различных жизненных ситуациях, приучает активно и продуктивно использовать время.

Очень часто именно образ жизни лежит в основе целой группы болезней. Наиболее сильно влияют на состояние здоровья человека следующие деформации образа жизни: наркомания, неумеренное потребление алкоголя, курение, а также нерациональное питание, гиподинамия (низкая физическая активность), высокий уровень стресса. Медицинская статистика свидетельствует, что курение отнимает в среднем 8,3 года жизни; употребление алкогольных напитков – 10 лет жизни; нерациональное питание – 6–10 лет; гиподинамия – 6–9 лет; стрессы – 10 лет. А заболевание СПИДом, нарушающим иммунную систему организма, делает невозможным его борьбу с болезнетворными микроорганизмами и потому непременно приводит к смерти.

Здоровый образ жизни человека – показатель культуры личности.

Часто деформации образа жизни становятся «пусковыми моментами», приводящими к развитию и постоянному возобновлению той или иной патологии. Не случайно многие хронические заболевания получили название болезней образа жизни, некоторые из них ведут к возникновению мутаций в генетической сфере данного индивида, результаты которых обязательно проявятся в его потомстве.

1. Каким образом человек может участвовать в формировании своего здоровья?
2. Охарактеризуйте влияние геохимической и экологической ситуаций в регионе на здоровье человека.
3. Поясните, может ли человек воздействовать на процесс реализации своей генетической программы.
4. Почему воспитание навыков здорового образа жизни является важной и актуальной проблемой современного общества?

Семинарское занятие

Человек как организм, как индивид – представитель организменного уровня организации жизни. Однако по своим свойствам человек является уникальным феноменом природы, сочетающим в себе биологические и социальные свойства вида *Homo sapiens*. Человек обладает не только речью и мышлением, но и способностью к творчеству. Этой способности нет в животном мире, и у человека она не врожденная, а формируется (или не формируется) в процессе его воспитания, в зависимости от потребности в ней каждого исторического типа культуры. Современный уровень развития общества требует от людей максимального развития их творческих потенций.

Роль творчества в жизни людей и общества исследуется в трудах многих философов, психологов, педагогов и даже медиков. Предлагаем и вам обсудить эту проблему. Обсуждение можно вести по следующим вопросам:

1. Что такое творчество и в чём оно проявляется?
2. Может ли человек прожить без творчества?
3. Какую роль играет творчество человека в жизни общества?
4. Как соотносится духовное, социальное и телесное в жизнедеятельности человека?
5. Существует ли связь между образом жизни человека и творчеством?

Материалы для размышления и обсуждения

Гёте Иоганн Вольфганг (1749–1832)

Немецкий поэт, философ, естествоиспытатель, политический деятель Гёте родился во Франкфурте-на-Майне. Занимался филологией, юриспруденцией, ботаникой и медициной. Окончил Страсбургский университет (1771), в 1775 г. навсегда поселился в Веймаре, где в настоящее время находится Дом-музей И. Гёте, посещаемый тысячами людей из разных стран.

В философии Гёте отстаивает идею единства теории и опыта. «В начале было дело» – его основной принцип подхода к миру и познанию. Он убеждён в объективном характере законов природы, источник развития которой заключён в ней самой. Эта идея прослеживается в итоговом произведении Гёте – философской трагедии «Фауст». Гёте рассматривал труд как преобразующую силу общества и культуры. В эстетике он поставил проблему соотношения природного и человеческого, всеобщего и особенного, целого и части, решая её с позиций активной творческой деятельности художника (см.: Философский словарь. М., 1987). Гёте был сторонником эволюционной теории,

подчеркивал идею единства мира. Ф. Энгельс считал Гёте одним из предшественников Ч. Дарвина.

Труды И.-В. Гёте по теории цвета имели большое значение для физиологии и психологии зрения. В области естествознания с его именем связаны работы по сравнительной морфологии и анатомии растений и животных, физике, минералогии, геологии и метеорологии.

В труде «Опыт о метаморфозе растений» (1790), написанном на основе многолетних наблюдений и изучения строения и развития растений стран Восточной Европы, Средиземноморья, и особенно Италии, он выдвинул теорию, согласно которой все наземные органы растений едины и представляют собой бесконечные видоизменения единственного органа — листа. Проблема единства и метаморфоза органов у растений была также впервые глубоко разработана Гёте. Им же введен термин «морфология», который с тех пор закрепился в науке.

В литературе создателя прославленного «Фауста» называют «величайшим немцем». Однако Гёте меньше всего «автор одной книги». Основной чертой его личности была поразительная универсальность.

Крупнейший западноевропейский лирик, в чьих стихах немецкая поэзия впервые заговорила на подлинно народном языке о простых и сильных человеческих чувствах, Гёте вместе с тем автор широко известных баллад («Лесной царь», «Коринфская невеста» и др.), драм, эпических поэм и, наконец, замечательный романист, отобразивший в «Страданиях молодого Вертера», в «Вильгельме Мейстере», в «Поэзии и правде» духовную жизнь целого ряда поколений немецкого народа.

Проследим развитие главной идеи трагедии «Фауст». Начало произведения. Сцена в «рабочей комнате Фауста», где неутомимый доктор трудится над переводом евангельского стиха. «В начале было Слово». Передавая его как «В начале было дело», Фауст подчёркивает не только материально-деятельностную основу мира, но и собственную решимость постичь смысл жизни. Более того, в этот миг он как бы предчувствует свой особый, действительный путь познания. Проходя «чреду всё более высоких и чистых видов деятельности», освобождаясь от низких и корыстных стремлений, Фауст, по мысли Гёте, должен подняться на такую высоту деяния, которая в то же время будет и высшей точкой познавательного созерцания: в повседневной суровой борьбе его умственному взору откроется высшая цель всего человеческого развития.

Но вот, испытав ряд сладчайших иллюзий, обернувшихся горькими разочарованиями, Фауст видит перед собой не разрушение, а грядущее созидание, к которому он думает теперь приступить:

Вот мысль, которой весь я предан,
Итог всего, что ум скопил:

Лишь тот, кем бой за жизнь изведан,
Жизнь и свободу заслужил.
Так именно, вседневно, ежегодно,
Трудясь, борясь, опасностью шутя,
Пусть живут муж, старец и дитя.
Народ свободный на земле свободной
Увидеть я б хотел в такие дни.
Тогда бы мог воскликнуть я:
«Мгновенье! О, как прекрасно ты, повремени!
Воплощены следы моих борений,
И не сотрутся никогда они».
И, это торжество предвосхищая,
Я высший миг сейчас переживаю.

Этот гениальный предсмертный монолог обрётённого пути возвращает читателя к сцене в ночь перед Пасхой из первой части трагедии, когда Фауст, умиленный народным ликованием, отказывается испить чашу с ядом. И здесь, перед смертью, Фауста охватывает то же чувство единения с народом, но уже не смутное, а до конца ясное. Теперь он знает, что единственная искомая форма этого единения — общий труд над общим, каждому одинаково нужным делом. Пусть задача эта безмерно велика, требует безмерных усилий, — каждый миг этого осмысленного, освященного великой целью труда достоин возвеличения. Фауст произносит роковое слово. Фауст падает. Но, по сути, он не побеждён, ибо его упоение мигом не куплено ценою отказа от бесконечного совершенствования человечества и человека. Настоящее и будущее здесь сливаются в некоем высшем единстве; «две души» Фауста, созерцательная и действенная, воссоединяются. «В начале было дело». Именно дело и привело Фауста к постижению смысла бытия и предназначения человека.

Жизненный цикл человека

Понятие о жизненном цикле человека сформулировал крупный отечественный учёный-естествоиспытатель, мыслитель, врач, педагог Влаиль Петрович Казначеев. В книге «Здоровье нации. Просвещение. Образование» (1996) он глубоко раскрывает неизученную проблему взаимосвязи образования, просвещения и здоровья нации. *Здоровье нации* он рассматривает как главный продукт социально-исторического образования, как «историческое здоровье»; *просвещение* — как «историю в потоке, как форму соответствующих геополитических и социально-культурных взглядов», как часть и механизм исторического здоровья; *образование* — как инструмент и движитель просвещения, как условие сохранения здоровья нации, как механизм его динамики и эволюции. В триаде «здоровье нации, просвещение, образование» центральным ядром, по В.П. Казначееву, выступает мировоззрение, по-

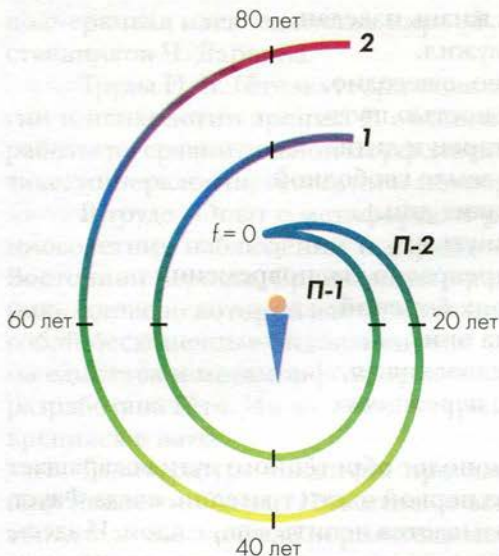


Рис. 20. Жизненный цикл человеческого индивида определяется программами П-1 (видовое бессмертие – 1, связано с воспроизводством поколений) и П-2 (социальное и интеллектуальное, творческое бессмертие – 2, выражено вкладом в становление цивилизации и культуры) (по В.П. Казначееву, 1996)

Жизненный цикл – это индивидуальный цикл жизнедеятельности каждого человека от оплодотворения, зачатия до смерти. Схематически он изображается в виде двух спиралевидных линий (рис. 20). Первая линия характеризует телесную жизнь человеческого организма. В конце витального цикла эта линия уходит в бесконечность, если у человека есть дети или хотя бы опекунство. И если всё складывается примерно по этой схеме, то жизнь человека приближается к категории бессмертия, потому что то, что он дал своим детям, внукам или как опекун молодому поколению, продолжит жить в образах, мыслях, творениях следующей генерации.

Вторая линия идёт по тем же цифрам лет и отражает индивидуально-эвристическую сторону жизни человека, в которой интеллектуальные формы являются ведущими. Эта вторая спираль жизненного цикла параллельна первой. С возрастом человек стареет гормонально, но мышление, память, эвристические возможности, интеллектуально-духовная деятельность движутся по

сколькx именно оно формирует человека как личность и определяет его образ жизни.

Раскрывая категорию «здоровье нации», В.П. Казначеев характеризует иерархию здоровья, начиная от здоровья человеческого индивида, общества, популяции и кончая историческим здоровьем. При этом здоровье, по Казначееву, – это не только генетика, но и формы труда, социальной организованности, а также образ жизни, творчество и биологические основы организма. Приведём небольшие выдержки из этой работы В.П. Казначеева.

Жизненный, или витальный (лат. *vitalis* – «живой», «жизненный»), *цикл*, пишет В.П. Казначеев, – это, по существу, динамический кадастр (фр. *cadastre* – «реестр», «перечень») достаточности здоровья и преемственности этой достаточности в ряду поколений на современном историческом этапе. В то же время жизненный цикл – это выжи-

своей годовой шкале и, практически не увядая, могут развиваться до 80 и более лет, как творил Микеланджело.

Психология, эмоции оказывают большое влияние на состояние организма. Андролог, сексолог могут дать лишь гормональную картину, а в глубине души всё глубже, всё значительно тоньше. Этот вопрос глубоко интересовал И.И. Мечникова. В своих работах 1916 г. — «Этюды оптимизма» и «Этюды о природе человека» — учёный (хотя он и был атеист) пишет, что человек волею Божьей должен отработать, отдать интеллектуально, социально всё, что у него есть для бессмертия, в этом втором витальном цикле. Когда же человек отдал все резервы, то он уходит из жизни с большим удовлетворением, с чувством выполненного долга.

Человек уходит во второе бессмертие. Телесно он исчезает, а его культурное наследие остается жить для человечества. «Олимпийским чемпионом» по первой, телесной, жизни вы будете тогда, когда доживёте до 88–90 лет. По второй, духовной, вы будете «олимпийским чемпионом», когда ваша интеллектуально-творческая деятельность, сочетаясь с первой кривой, достигнет максимума. Если вы возьмёте энциклопедию, то обнаружите много фамилий живописцев, поэтов, деятелей науки, которые жили долго и внесли свой вклад в историю человечества. Эти личности остались в веках, потому что они максимально работали на этой второй линии жизни. Бывает так, что маршрут по первой кривой достигает всего 20 лет, а по второй кривой бессмертия человек находится в возрасте 40 и более лет. Кто такой мальчик, который в 6 лет, играя на скрипке, достигает виртуозного исполнения? Этому мальчику до репродуктивного возраста ещё жить лет 12–13, а играет он, скажем, как 30–40-летний опытный скрипач. Что это за феномен? Оказывается, интеллектуальное движение может существенно стимулировать «олимпийский бег». Люди, максимально творчески отдающие себя жизни, как бы вытягивают из внутренних резервов своё будущее долголетие. По мировым данным, долгожители чаще всего люди творческого, очень высокого уровня отдачи.

Духовная, эвристическая, творческая часть бессмертия опережает телесную. Иными словами, бессмертие телесное (маршрут номер один) по жизненному времени остаётся более медленным, а бессмертие духовное (маршрут номер два) опережает его. Этот духовный цикл как бы «тянет», связывает человека с живым пространством внешнего мира, с его родным полем, его родиной, прародиной, конкретной малой родиной, с ближайшими людьми. Вера в правоту своих действий в жизни, в необходимость выполнения своих целей становится для личности главной доминирующей силой, по существу все-силой. Именно на этой основе человек формирует и определяет свой режим работы, образ жизни. Получив заболевание, он может самоизлечиться. Он настолько верит в дальнейшее продолжение своей жизни, что в ряде наблюдений даже хронические, казалось бы, безнадежные больные вылечиваются.

Таких случаев становится всё больше и больше, что и подтверждает сказанное. Медицина только помогает своим химическим, хирургическим, физиотерапевтическим опытом. Без убеждённости, без веры в своё личное благополучие, выздоровление, в необходимость завершения своих творческих замыслов, задач и главной жизненной установки соматического здоровья, по существу, быть не может.

Духовная часть, опережая соматическую, создаёт для человека условия здоровья, активной продолжительной жизни и сохранения репродуктивного потенциала своего бессмертия и в детях, и в своём творчестве. Если общество способствует развитию человека как личности и реализации им всех имеющихся способностей, то, конечно, это есть путь к максимальному продлению его активной жизни.

Жизненный цикл предполагает, что существуют такие условия, когда человек открывает все свои способности и дарования. Конечно, очень важно, когда окружающая среда испрашивает и даёт реальные материальные возможности человеку быть тем, к чему у него лежит душа и к чему настроен его внутренний психологический и физический статус. И если проявление способностей соответствует личностным качествам, тогда физическое состояние такого человека сохраняет максимально свои биологические, гормональные, энергетические резервы.

(По В.П. Казначеву)

Высказывания философов

• *Немецко-американский философ и психолог Эрих Фромм (1900–1980):* «Самая страшная мука – мука человека, обречённого на бездействие, лишённого возможности творчески реализовать и выразить себя»; «Активизирующие (вдохновляющие) стимулы способны вызвать у человека творческую реакцию через сопереживание, сложные эмоции, активный интерес к объекту. Люди, продуктивно реагирующие на стимулы, не знают скуки» (Фромм Э. *Анатомия человеческой деструктивности*. М., 1994. С. 28).

• *Русский философ Николай Александрович Бердяев (1874–1948).* По Н.А. Бердяеву, творчество – это и высшее проявление свободы, создающей из «ничто» подлинное, ценное, и процесс деобъективизации бытия, природы и истории. В книге «Самопознание» он пишет: «Творчество – это погружение в особый мир, мир, свободный от тяжести, от власти ненавистной обыденности. Творческий акт происходит вне времени. Во времени лишь продукты творчества, лишь объективизация. Но пережитый творческий подъём, экстаз, преодолевающий различие субъекта и объекта, переходит в вечность... Творчество – это потрясение и подъём всего человеческого существа, направленного к иной, высшей жизни, к новому бытию... Именно в творчестве человек преодолевает самого себя, творчество есть не самоутверждение, а само-

преодоление, оно эксталично... Творчество есть один из путей исцеления большого существа человека» (Бердяев Н.А. Самопознание. Л., 1991).

Царство Вирусы: разнообразие и значение

Понятие о вирусах как организмах. Клеточная форма организации живого, возникнув однажды в виде элементарной живой системы (биосистемы), стала основой всего дальнейшего развития органического мира. В то же время существует много форм примитивного строения. Среди примитивных форм, характеризующихся некоторыми свойствами жизни, выступает большая группа – *вирусы* (лат. *virus* – «яд»). По строению и организации они представляют собой отдельные *нуклеопротеидные частицы*. У вирусов нет цитоплазматической мембраны и цитоплазмы с органоидами, что позволяет отнести вирусы к неклеточной форме жизни.

Вирусы не имеют клеточного строения. Этим вирусы отличаются от всех других организмов живого мира.

У них нет собственного обмена веществ и энергии (метаболизма). Они размножаются и строят свои дочерние особи из клеточных материалов и структур за счёт метаболизма клеток организма-хозяина. Все активные процессы вирусов протекают в клетках организма-хозяина, причём одни вирусы размножаются в их ядре, другие – в цитоплазме, третьи – и в ядре, и в цитоплазме. Все вирусы являются *внутриклеточными паразитами на генетическом уровне, поражающими всё живое на Земле.*

Является ли вирус живым организмом? Когда вирус в клетке хозяина воспроизводит себе подобных – он организм, и очень активный. Вне клетки хозяина вирус не имеет признаков живого организма.

Исключительно примитивное строение вируса, простота его организации, отсутствие цитоплазмы и рибосом, а также собственного обмена веществ, маленькая молекулярная масса – всё это, отличая вирусы от клеточных организмов, даёт основание для обсуждения вопроса: что такое вирус – существо или вещество, живое или неживое? Научные споры на эту тему продолжались долго. Однако сейчас благодаря тщательному исследованию свойств огромного числа видов вирусов установлено, что вирус – особая форма жизни организма, хотя и очень примитивная. Структура вируса, представленная взаимодействующими между собой основными его частями (нуклеиновой кислотой и белками), определённое строение (сердцевина и белковая оболочка – *капсида*), его поддержание своей структуры позволяют рассматривать вирус как особую живую систему – *биосистему организменного уровня, хотя и очень примитивную.*

Какими свойствами живого организма обладают вирусы? Существенной характеристикой вируса как организма является его способность к размноже-

нию — воспроизведению потомства, сходного с родительской формой. Другим важным свойством является обладание наследственностью. Наследственным материалом служит имеющаяся у вируса нуклеиновая кислота — РНК или ДНК.

Кроме того, вирус, как и прочим организмам, свойственна изменчивость. Примером тому может служить изменчивость, проявляющаяся у вируса гриппа А. Каждая пандемия гриппа А в XX в. вызывалась новой разновидностью этого вируса: А₀ (испанка) — в 1918 г., А₁ (Сингапур) — в 1947 г., А₂ (Гонконг) — в 1968 г., А₂ (Виктория) — в 1972 г. Каждая из названных вариаций гриппа А отличалась некоторой сменой белков в капсиде. Наличие изменчивости обеспечивает процесс эволюции видов вирусов.

Вирусы, как и все другие организмы, обладают приспособляемостью к изменяющимся условиям окружающей среды. Следует только помнить, что средой для них является организм хозяина. Каждый вирус имеет строго определённый круг хозяев. Этот круг хозяев может быть очень узким, например у группы бактериофагов, паразитирующих только на кишечной палочке, или очень широким, как у вируса бешенства, поражающего всех млекопитающих животных и человека. Кроме того, проявляя свою активность и воспроизведение в ядре или в цитоплазме клеток-хозяев — растений, животных или бактерий, вирусы занимают различные экологические ниши, что свойственно живому миру.

Однако, в отличие от всех клеточных организмов, вирусы не способны размножаться бинарным делением, т. е. разделяться надвое. Размножение осуществляется путём репродукции их генетического материала в клетке-хозяине. Этот процесс репродукции уникален, так как, проникнув, например, в бактериальную клетку, вирус своими нуклеиновыми кислотами начинает управлять клеточными механизмами бактерии и программирует синтез вирусного материала из её веществ.

Таким образом, *вирусы являются уникальной формой жизни*. С одной стороны, вирусы — дискретные (автономные) генетические структуры, которым присущи основные свойства живых организмов: размножение, изменчивость, адаптация и способность к эволюции. С другой стороны, вирусы не имеют таких важнейших свойств живого организма, как метаболизм (обмен веществ и энергии), и не способны к самостоятельной репродукции своей наследственности вне клетки хозяина. Весь цикл репродукции вирусов и их размножение происходят в клетке-хозяине и за счёт её метаболических систем.

Впервые вирусы (вирус мозаики табака) были открыты отечественным учёным-ботаником Дмитрием Иосифовичем Ивановским в 1892 г. С тех пор выявлено более 1000 различных видов. Виды объединяют в роды и семейства. Все вместе их выделяют в особое царство живой природы — Вирусы как неклеточную форму жизни. Более 500 разных видов вирусов могут вызывать разнообразные инфекционные заболевания человека. Семейства этих вирусов показаны на рис. 21.

БЕЗОБОЛОЧЕННЫЕ		ОБОЛОЧЕННЫЕ			
ДВУНИТЧАТАЯ ДНК		ОДНОНИТЧАТАЯ ДНК			
					
Иридовирусы	Аденовирусы	Вирусы оспы	Герпес-вирусы	Гепатно-вирусы	
ДВУНИТЧАТАЯ РНК		ОДНОНИТЧАТАЯ РНК			
					
Реовирусы		Парамиксо-вирусы	Ортомиксо-вирусы	Рабдо-вирусы	Ретро-вирусы
ОДНОНИТЧАТАЯ ДНК	ОДНОНИТЧАТАЯ РНК				
Калици-вирусы	Пикорна-вирусы	Арена-вирусы	Корона-вирусы	Бунья-вирусы	

Рис. 21. Семейства вирусов

Строение и свойства вирусов. Вирусы — это мельчайшие частицы жизни, размером они раз в 50 меньше бактерий. Обычно вирусы нельзя увидеть в световой микроскоп, так как их особи более чем вдвое меньше длины световой волны. Особей вируса, находящихся в состоянии покоя, называют *вирионом*. Вирусы существуют в двух формах: покоящейся, или внеклеточной (вирусные частицы, или вирионы), и *репродуцирующейся*, или внутриклеточной (комплекс «вирус — клетка хозяина»).

Формы вирусов различны, они могут быть нитевидными, сферическими, пулевидными, палочковидными, многоугольными, кирпичеобразными, кубическими, при этом некоторые имеют кубическую головку и отросток. Каждый вирион состоит из нуклеиновой кислоты и белков.

В вирионах вирусов всегда присутствует только один тип нуклеиновой кислоты — либо РНК, либо ДНК. Причем как та, так и другая может быть одноцепочечной и двуцепочечной, а ДНК может быть линейной или кольцевой. РНК в вирусах всегда только линейная, но она может быть представлена набором фрагментов РНК, каждый из которых несёт определённую часть генетической информации, необходимой для репродукции. По наличию той или иной нуклеиновой кислоты вирусы называют ДНК-содержащими и РНК-содержащими. Особо следует отметить, что в царстве вирусов функцию хранителя генетического кода выполняет не только ДНК, но и РНК (она может быть и двуцепочечной).

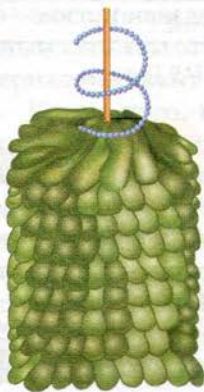


Рис. 22. Схема строения вируса табачной мозаики

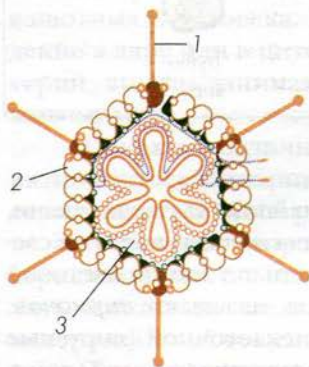


Рис. 23. Модель вириона аденовируса: 1 – фибры; 2 – белки капсида; 3 – сердцевина

У вирусов очень простое строение. Каждый вирус состоит всего из двух частей – сердцевинки и капсида. *Сердцевина* вируса, в которой находится ДНК или РНК, окружена белковой оболочкой – *капсидом* (лат. *capsa* – «вместилище», «ящик», «футляр»). Белки защищают нуклеиновую кислоту, а также обуславливают ферментативные процессы и мелкие изменения белков в капсиде. Капсид состоит из определенным образом уложенных однотипных белковых молекул – *капсомеров*. Обычно это или спиральный тип укладки (рис. 22), или тип *симметричного многогранника* (изометрический тип) (рис. 23).

Все вирусы условно разделяют на *простые* и *сложные*. Простые вирусы состоят только из сердцевинки с нуклеиновой кислотой и капсида. Сложные вирусы на поверхности белкового капсида имеют ещё внешнюю оболочку, или *суперкапсид*, содержащий двухслойную липопротеидную мембрану, углеводы и белки (ферменты). Эта внешняя оболочка (суперкапсид) обычно бывает построена из мембраны клетки-хозяина.

На поверхности капсида находятся различные выросты – шипы, или «гвоздики» (их называют *фибрами*), и отростки. Ими вирион прикрепляется к поверхности клетки, в которую затем проникает. Следует отметить, что на поверхности вируса имеются ещё специальные *прикрепительные белки*, связывающие вирион со специфическими группами молекул – *рецепторами* (лат. *recipio* – «получаю», «принимаю»), находящимися на поверхности клетки, в которую проникает вирус. Одни вирусы прикрепляются к белковым рецепторам, другие – к липидам, третьи узнают углевод-

ные цепочки в составе белков и липидов. В процессе эволюции вирусы «научились» узнавать чувствительные к ним клетки по наличию специальных рецепторов на клеточной поверхности хозяев.

Проникновение вирусов в клетки. В 1979 г. был описан универсальный механизм, обеспечивающий проникновение в клетку многих необходимых питательных веществ. Его назвали *рецепторным эндоцитозом* (греч. *endon* – «внутри»; *kytos* – «клетка»). Эндоцитоз – это активное захватывание и поглощение клеткой инородных микроскопических объектов. Рецепторным он был назван потому, что объекты, прежде чем попасть в клетку, прикрепля-

ются к особым группам молекул на её поверхности – рецепторам. Таким же путём попадает в клетку и вирус.

Рецепторный эндоцитоз — основной путь проникновения вируса в клетку хозяина.

Процесс проникновения вириона в клетку хозяина включает несколько этапов: 1) прикрепление вируса к клеточным рецепторам; 2) образование на поверхности клетки вакуоли из ямки (эндоцитоз); 3) выход вируса из вакуоли в цитоплазму путём слияния вирусной и клеточной мембран. Этот процесс показан на рисунке 24. Проникнув в клетку, вирусы начинают размножаться.

В отличие от всех организмов вирусы не способны размножаться бинарным делением (разделяться надвое). При попадании нуклеиновой кислоты вируса в клетку в ней начинают синтезироваться компоненты вируса из её же клеточных материалов. Это приводит клетку к гибели и освобождению образовавшихся новых (дочерних) вирионов, которые уже способны заражать другие клетки.

Размножение вируса осуществляется путём репродукции генетического материала вируса в клетке хозяина. Этот процесс репродукции уникален, так как вирусы своими нуклеиновыми кислотами *управляют клеточным механизмом хозяина и программируют синтез вирусного материала из его (хозяина) веществ*. Иными словами, попадая в клетку, нуклеиновая кислота вируса «заставляет» клетку синтезировать компоненты вируса из её клеточных материалов. Вслед за репликацией нуклеиновых кислот происходит сборка

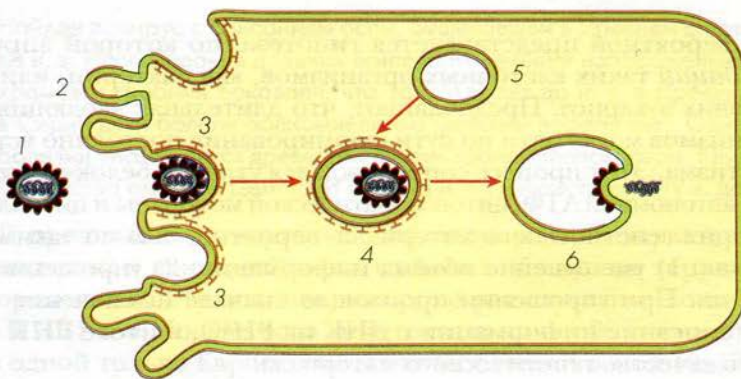


Рис. 24. Проникновение вируса в клетку: 1 – вирусная частица; 2 – ворсинки на поверхности клетки; 3 – ямки на поверхности клетки; 4 – клеточная вакуоль, содержащая вирус; 5 – клеточная вакуоль, сливающаяся с вирусосодержащей вакуолью; 6 – клеточная вакуоль, образующаяся после слияния (рецептосома); показано слияние вирусной мембраны со стенкой вакуоли и выход генетического материала вируса из вакуоли

белкового капсида дочерних вирионов. По завершении сборки образовавшиеся многочисленные вирионы (сотни и даже тысячи) выходят из клетки. В одних случаях выход вирионов происходит из уже погибшей клетки (опустошенной, разобранный паразитом на строительство новых, дочерних вирионов). В других случаях вирионы выходят из ещё живой клетки вместе с участком её цитоплазмы путём почкования через цитоплазматическую мембрану и оболочку бактерии, одновременно приобретая суперкапсида.

Существование вируса в двух формах – внеклеточной (покоящейся) и внутриклеточной (размножающейся) – рассматривается как две стадии его *индивидуального развития (онтогенез)*.

Происхождение вирусов. Пути и механизмы возникновения вирусов пока ещё не установлены. О происхождении вирусов существует несколько различных гипотез. По одной из них предполагается, что вирусы являются наиболее ранними, древними, *доклеточными* формами жизни, сохранившимися до наших дней благодаря паразитическому существованию в более прогрессивных клетках. Но эта гипотеза не находит должного подтверждения.

С одной стороны, для репродукции вирусов нужна клетка с её метаболической системой, и, следовательно, это уже опровергает данную гипотезу, а с другой стороны, нуклеиновые кислоты и белки вирусов по уровню организации не уступают клеточным организмам. Генетический код вирусов аналогичен генетическому коду в клетках.

Есть версия, что вирусы – это потомки доклеточных форм жизни и на них природа отработывала пути эволюции в период зарождения жизни на Земле.

Наиболее вероятной представляется гипотеза, по которой вирусы – результат *деградации* таких клеточных организмов, как бактерии, или клетки каких-то древних эукариот. Предполагают, что длительная эволюция этих клеточных организмов могла идти по пути формирования постоянно встречающегося паразитизма. Этот процесс сопровождался утратой белок-синтезирующего аппарата, автономной АТФ, цитоплазматической мембраны и цитоплазмы. При этом эволюция генетического материала, вероятно, шла по таким двум направлениям, как: 1) уменьшение объёма информации; 2) упрощение процесса репродукции. При упрощении произошло вначале исключение этапа транскрипции (списание информации с ДНК на РНК), в итоге РНК стала использоваться в качестве генетического материала.

Существует гипотеза, по которой вирусы развились из отдельных органоидов эукариотной клетки – митохондрий и хлоропластов или из эписомы прокариотной клетки.

По другой гипотезе вирусы появились после возникновения клетки и вместе с ней проделали длинный путь эволюции. По этой гипотезе вирусы произошли от фрагментов клеточных нуклеиновых кислот. Причём

ДНК-содержащие вирусы приобрели свой генетический материал из клеточных ДНК, тогда как РНК-содержащие вирусы – из клеточных РНК. Считается, что эти фрагменты клеточных нуклеиновых кислот вышли из-под контроля клетки, оделись собственной белковой оболочкой и приобрели способность заражать клетки, став патогенными агентами. Эта гипотеза носит название «взбесившихся генов», т. е. клеточных генов, которые вышли из-под клеточного управления и стали паразитами самой же клетки.

Как видим, ряд гипотез содержит предположения, что вирусы являются фрагментами живых клеточных организмов, утративших в процессе эволюции способность к самостоятельной репродукции, но сохранивших некоторые наиболее существенные признаки живых организмов, такие, как наследственность, изменчивость, способность к адаптации и эволюции.

1. Поясните, почему особенности вирусов рассматриваются при характеристике организменного уровня жизни.
2. Сравните между собой простые и сложные вирусы.
3. Охарактеризуйте процесс размножения вирусов.
4. Почему вирус называют паразитом генетического уровня?

§ 17 Вирусные заболевания

Вирусы как возбудители заболеваний человека, животных, растений и микроорганизмов известны со времён глубокой древности.

Найден папирус с описанием оспы, бушевавшей в Древнем Египте около 4 тыс. лет до н. э. Исследования древних египетских мумий и изображений жрецов на стенах храмов и гробниц показали, что за 3500 лет до н. э. в Древнем Египте, а также в Сирии дети болели полиомиелитом (детским параличом). Одна из вспышек этой болезни упоминается древнегреческим врачом Гиппократом. Клиническую картину бешенства описали Демокрит (V в. до н. э.) и Аристотель (IV в. до н. э.).

В прошлые века вирусные инфекции носили характер опустошительных эпидемий и пандемий, охватывавших обширные территории планеты. В истории нашей страны, например, не раз случались повальные эпидемии оспы. В XIII в. в Москве оспа уничтожила почти 80% населения. В средние века в одной только Европе ежегодно заболевало оспой 10–12 млн и умирало 1,5–2 млн человек.

Заболевания вирусной природы широко распространены и в настоящее время. Среди детских болезней частой является корь. В мире от кори ежегодно погибают тысячи детей. В странах с жарким климатом наиболее массовой причиной смерти детей первого года жизни являются ротавирусные гастроэнтериты (желудочно-кишечные заболевания).

Характер эпидемий, повторяющихся из года в год, носят многие болезни вирусной природы: грипп, ОРВИ (острые респираторные вирусные инфекции), гепатит, краснуха, свинка, полиомиелит, клещевой энцефалит, бешенство, жёлтая лихорадка и др. Вирусы не только вызывают инфекционные болезни, но и могут быть причиной доброкачественных и злокачественных опухолей, а также заболеваний крови (лейкозов). Вирусные заболевания встречаются не только у людей, но и у животных, и у растений (рис. 25). Это ящур и лейкоз у крупного рогатого скота, инфекционная анемия у лошадей, рожистое воспаление у свиней, чума у птиц и свиней, миксоматоз у кроликов, грипп у млекопитающих и птиц, вертячка у овец, чумка у плотоядных. Вирусные заболевания наносят большой ущерб животноводству. Например, вирус ящура, распространяясь со скоростью цепной реакции, способен разрушить животноводство в масштабе целой страны. Подобная катастрофа наблюдалась в конце 2000 г. в Великобритании, где для прекращения эпидемии ящура за считанное количество дней были уничтожены весь крупный рогатый скот и все стада овец. При этом государство и фермеры понесли колоссальные убытки.

У растений вирусное заражение вызывает опухолевые разрастания, задержку роста, морщинистость и карликовость побегов и листьев, нарушение окраски цветков (например, жёлтая полосатость на побегах и цветках тюльпанов). Вирусные болезни картофеля, огурцов, томатов, ячменя, гороха и других растений существенно снижают их урожайность.

Вирусы встречаются и в клетках бактерий. Вирусы, нападающие на бактерий, впервые были описаны в 1916 г. канадским бактериологом Феликсом д'Эреллем (1873–1949) и получили название пожирателей бактерий или *бактериофагов*.

СПИД — вирусное заболевание. В 1981 г. появилось новое, ранее не известное науке заболевание, получившее название «синдром приобретённого

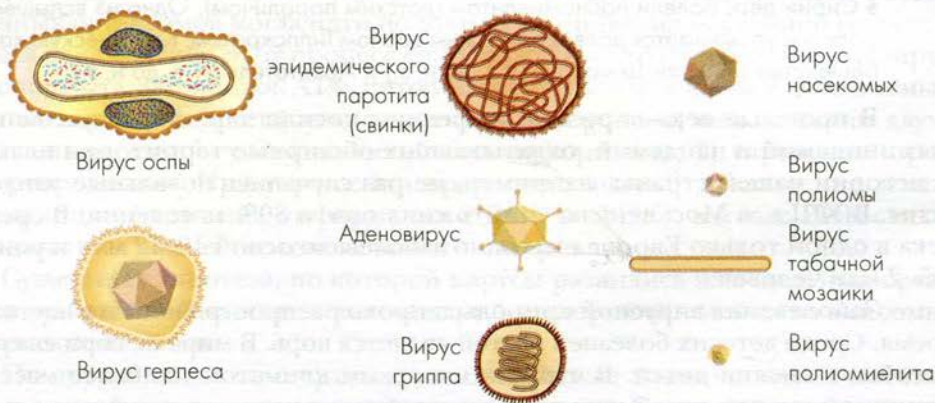


Рис. 25. Схематическое изображение болезнетворных вирусов

иммунодефицита», сокращенно – СПИД. При этой болезни человек теряет ту часть иммунной системы организма, которая связана с Т-лимфоцитами крови, обеспечивающими клеточный и гуморальный иммунитет. В 1983 г. был открыт вирус, названный ВИЧ (вирус иммунодефицита человека), вызывающий заболевание СПИДом. Вирус ВИЧ, поражающий Т-лимфоциты, относится к группе ретровирусов. Это РНК-содержащий вирус (рис. 26).

По величине отдельная частица ВИЧ, т. е. его вирион, достигает размера 100–140 нм. Вирион имеет округлую форму. Под электронным микроскопом выглядит, как многолепестковый цветок. Внутри вириона находятся две молекулы РНК, окружённые белковой оболочкой – капсидом. Рядом с молекулами РНК расположены специфические белки-ферменты (транскриптаза ВИЧ), трансформирующие РНК в ДНК. Вирион имеет суперкапсид – двухслойную мембрану, построенную из мембраны клетки хозяина. Снаружи на мембране располагаются, как гвоздики, особые белки – гликопротеиды (сложные соединения углевода и белка), главной функцией которых является присоединение вириона СПИДа к клеточной поверхности клетки хозяина.

Вирион СПИДа инфицирует первоначально клетки крови – Т-лимфоциты (особые лейкоциты, которые, размножаясь в селезенке и лимфатических узлах, выполняют иммунные функции), затем в патологический процесс вовлекаются все клетки кроветворных органов (селезенка, костный мозг), лимфатических узлов, лёгких, некоторые клетки нервной системы, соединительной ткани, эпителиальные клетки кишечника, клетки мозга.

Кульминационный этап развития болезни СПИД – сборка вирусных частиц в клетке-хозяине и выход нового потомства вирионов из инфицированной клетки. Сборка происходит на плазматической мембране лимфоцита, откуда образовавшиеся частицы отпочковываются и внедряются вновь в незараженные клетки. У вируса СПИДа процесс идёт очень быстро: за 5 мин на одной лимфоцитарной клетке может образоваться до 5000 новых вирусных частиц.

Хотя вирус, вызывающий СПИД, обнаруживается в секретах человеческого тела – в слюне, слезах, молоке,

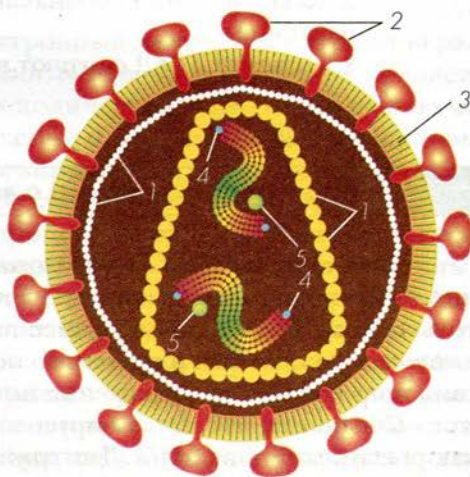


Рис. 26. Схема вириона вируса СПИДа: 1 – специфические белки вируса; 2 – гликопротеиды вируса; 3 – мембрана, «украденная» у клетки хозяина; 4 – молекулы РНК в белковой оболочке; 5 – молекулы белка, трансформирующего РНК в ДНК

однако нет доказательств передачи его при бытовом контакте. ВИЧ привносится в организм с кровью преимущественно путём сексуальных контактов с больными людьми, а также при введении внутривенно наркотиков и при нарушении санитарных норм во время переливания крови. Известны случаи заражения детей во время родов и через молоко матери.

В настоящее время происходит массовое нарастание числа ВИЧ-инфицированных людей на планете. Пять африканских стран (Замбия, Зимбабве, Малави, Руанда и Уганда) оказались наиболее охваченными пандемией СПИДа. Там инфицировано 7–9% населения (в том числе большое количество детей), а в крупных городах – более 25%.

В последние годы наблюдается рост количества ВИЧ-инфицированных лиц в России. Преобладающее их число составляет молодежь. Проблема борьбы с вирусом СПИДа остаётся одной из главных для общества, для здравоохранения и для науки вирусологии.

Для изучения природы вирусов во всем их разнообразии, чтобы уберечь живые существа от болезней и гибели, предстоит ещё многое сделать учёным – вирусологам, генетикам, медикам, селекционерам и бактериологам, биохимикам, молекулярным биологам и другим специалистам.

1. Назовите массовые вирусные заболевания человека, животных, растений.
2. Какие явления обозначаются терминами ВИЧ и СПИД? В чём их различие?
3. Почему СПИД считают важной социальной проблемой?

Вирусология — наука о вирусах

Защита от вирусов. *Вирусология* — наука о вирусах, изучающая их строение, биохимию, систематику и значение. При этом главной задачей является не только обнаружение новых, ранее не исследованных возбудителей болезней у человека, животных и растений, но и определение способов борьбы с вирусами и профилактики заражения ими.

Считается, что наука вирусология возникла в конце XIX в., после того как российский физиолог Дмитрий Иосифович Ивановский открыл вирус табачной мозаики (1892), а французский микробиолог Луи Пастер в поисках средства борьбы с бешенством, не обнаружив самого вируса, но отметив его невидимые в оптический микроскоп свойства, ввёл в науку термин «вирус». Началом вирусологии можно также считать конец XVIII в., когда в 1798 г. английский сельский врач Эдуард Дженнер изобрёл и внедрил средство для защиты от страшного инфекционного заболевания — оспы. Своим изобретени-

ем Э. Дженнер положил начало применению прививок методом вакцинации (лат. *vassa* — «корова»). Это название не было случайным, так как содержимое для прививки Э. Дженнер взял из пустулы (болячки) у доярки, заразившейся коровьей оспой.

Это была первая в мире *живая вакцина*. В настоящее время таких вакцин много. Наряду с живыми вакцинами изготавливаются и применяются убитые вакцины, они производятся из вируса, убитого (инактивированного) формалином. При разных вирусных заболеваниях используют или живые, или убитые вакцины, но часто их применяют вместе для достижения большего эффекта (например, для профилактики клещевого энцефалита).

Достижения вирусологии. Время рождения *современной вирусологии* — 50-е гг. XX в., когда была создана вакцина против полиомиелита, и уже к началу 60-х гг. во всем мире вакцинацию прошли несколько сотен миллионов детей. В результате заболеваемость полиомиелитом во всех странах сразу же резко снизилась.

В 50-е гг. XX в. в вирусологии произошли и другие важные события, которые обеспечили её бурное развитие. Прежде всего, следует назвать разработку *методов непрерывного культивирования штаммов* живых человеческих клеток в искусственной питательной среде (*in vitro* — «в пробирке»). Так была найдена воспроизводимая в пробирке биологическая система выращивания в больших количествах вируса и для изучения, и для массового производства вакцины.

Кроме того, в 50-е гг. изобрели электронный микроскоп с огромной разрешающей способностью. С ним вирусология получила возможность видеть исследуемые объекты, подсчитывать их количество, изучать морфологическую и химическую структуры, размножение и механизмы взаимодействия вирусов с клеткой хозяина. В эти же годы вирусология обогатилась фундаментальными исследованиями из смежных областей — цитологии, молекулярной биологии и генетики. Всё это ускорило процесс накопления научных фактов, открытия новых, ранее неизвестных вирусов — возбудителей различных болезней. Если в конце 60-х гг. XX в. было учтено и описано около 200 видов вирусов, то к началу XXI в. их обнаружено и изучено более 1000 видов.

Проблемы вирусологии. Перед вирусологией в настоящее время стоит много ещё нерешённых задач. Первоочередная среди них — найти доступные (дешёвые и массовые) и эффективные средства борьбы с такими особо сложными и опасными вирусными заболеваниями, как СПИД, лейкозы и рак у человека, а также с вирусными болезнями у растений и животных, например, вирусным «птичьим гриппом».

Другая чрезвычайно важная задача, стоящая перед вирусологией, — создать препараты, защищающие организм от инфекции, причём длительного профилактического действия. Эта задача не столь проста, как кажется, поскольку вирусы, будучи живыми существами, подвержены постоянной

наследственной изменчивости и эволюции. Следовательно, то, что стало защищающим средством, спустя некоторое время из-за изменчивости данного вируса оказывается бессильным, и вместо заготовленной заранее вакцины нужно срочно создавать новую.

Третья задача, не менее значимая, чем первые, — это выяснение роли скрытых вирусных инфекций и вирусоносительства. Известно, что некоторые вирусы инфицируют клетки хозяина и размножаются в нём без признаков заболевания. Такие скрытые вирусные инфекции широко распространены среди многих групп вирусов, в том числе и оспы. Распознавание действия вирусоносительства очень важно и для самого инфицированного организма, и для окружающих.

Большое научное и практическое значение имеет ещё одна проблема вирусологии, непосредственно связанная с биотехнологией. Это использование некоторых видов вирусов для решения задач генной инженерии, где вирусы применяются с целью создания *in vitro* новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке хозяина и синтезировать в ней нужные человеку продукты обмена. Также необходимой является разработка всё более совершенных методов исследования природы вирусов и методов массового производства средств защиты от вирусных инфекций.

Решение этих важных научных и практических задач может идти более успешно, если вирусология расширит поиск новых видов вирусов, изучение их биологии, экологии и взаимодействий с хозяевами; продолжит исследование молекулярной эволюции вирусов, уточнение системы видов, родов и семейств царства вирусов и т. д. Всё это имеет большое значение для жизни и здоровья человечества и природы в целом.

1. Охарактеризуйте этапы развития вирусологии.
2. Поясните, в чём опасность вирусоносительства.
3. В 1988 г. ВОЗ (Всемирная организация здоровья), провозглашая первое декабря днём борьбы со СПИДом, главным средством борьбы назвала «санитарное просвещение и информирование населения». В чём заключается смысл этого профилактического средства?

Подведите итог.

Что вы узнали об организменном уровне живой материи?

Проверьте себя

1. Дайте определение биосистемы «организм».
2. Поясните, различаются ли понятия «организм» и «особь».
3. Назовите основные свойства биосистемы «организм».
4. Поясните, какую роль в эволюции живой природы выполняет организм.
5. Назовите основные механизмы управления процессами в биосистеме «организм».
6. Охарактеризуйте основные закономерности передачи наследственности у организмов.
7. Сформулируйте первый и второй законы Менделя.
8. Почему третий закон Менделя не всегда соблюдается при наследовании признаков?
9. Как наследуются доминантные и рецессивные аллели гена?
10. Назовите основные типы сцепления генов.
11. Как идёт формирование пола у животных и человека?
12. Что такое онтогенез?
13. Поясните, что такое зигота; раскройте её роль в эволюции.
14. Охарактеризуйте особенности этапов онтогенеза у многоклеточных организмов.
15. Охарактеризуйте основные типы питания организмов.
16. Охарактеризуйте важнейшие факторы, формирующие здоровье.
17. Поясните, какова роль одноклеточных организмов в природе.
18. Охарактеризуйте роль мутагенов в природе и в жизни человека.
19. Охарактеризуйте значение современных достижений генетики для здоровья человека.
20. Поясните, можно ли называть вирус организмом, особью.
21. Выберите правильный ответ из предложенных.
 1. *Гены, контролирующие развитие противоположных признаков, называются:*
 - а) аллельными; б) гетерозиготными; в) гомозиготными; г) сцепленными.
 2. *«Расщепление по каждой паре признаков идет независимо от других пар признаков», — так формулируется:*
 - а) первый закон Менделя; б) второй закон Менделя; в) третий закон Менделя; г) закон Моргана.

3. В условиях тропических районов Земли у белокочанной капусты не образуются кочаны. Какая форма изменчивости проявляется в данном случае?

а) мутационная; б) комбинативная; в) модификационная; г) онтогенетическая.

4. Случайно появившийся ягнёнок с укороченными ногами (выгодное человеку уродство — не перепрыгивает через изгородь) дал начало породе онконских овец. О каком типе изменчивости идёт здесь речь?

а) мутационной; б) комбинативной; в) модификационной; г) онтогенетической.

Выскажите свою точку зрения

1. Как известно, основной единицей эволюции является популяция. А какова роль организмов в микроэволюционном процессе?

2. Симбиотические способы питания организмов возникли в ходе их эволюции. А как осваивают этот способ новорожденные особи?

3. Почему считают, что образ жизни человека — это показатель его культуры?

4. В начале XX в. стал знаменитым афоризм, который писатель Максим Горький в пьесе «На дне» вложил в уста своего героя Сатина: «Человек — это звучит гордо!» Можете ли вы в настоящее время поддержать или опровергнуть это утверждение?

Проблема для обсуждения

В 1992 г. на конференции ООН по окружающей среде в Рио-де-Жанейро на уровне руководителей 179 государств, включая Россию, были приняты важнейшие документы, призванные предотвратить деградационное развитие биосферы. Одна из программ действий человечества в XXI в. — «Сохранение биологического разнообразия» имеет девиз: «Биологические ресурсы кормят и одевают нас, обеспечивают жильём, лекарствами и духовной пищей».

Выскажите своё отношение к этому девизу. Можете ли вы его уточнить, расширить? Почему биологическое разнообразие является главной общечеловеческой ценностью?

Основные понятия

Организм, наследственность, изменчивость, хромосома, ген, геном, генотип, размножение, оплодотворение, зигота, онтогенез, гомеостаз, здоровье, вирус, организменный уровень организации живой материи.

Клеточный уровень жизни

Изучив материалы главы, вы сумеете охарактеризовать:

- значение клеточного уровня живой материи;
- основные части и органоиды клетки;
- структуру клеток прокариот и эукариот;
- строение и функции хромосом;
- механизмы устойчивости клетки как биосистемы.

§ 18

Клеточный уровень организации живой материи и его роль в природе

Клетка — представитель клеточного уровня жизни. Клетки являются основными структурными единицами живых организмов, поскольку именно из клеток состоят все организмы. В то же время сами клетки оказываются особыми биосистемами, имеющими особые свойства и существующими по своим специфическим законам.

Примечательно, что ряд свойств клетки как единицы особого уровня организации живой материи, возник путём слияния и взаимодействия свойств предыдущего — молекулярного уровня.

Из различных молекул сформированы все компоненты клетки, и в клетке протекают все биохимические реакции между молекулами простых и сложных химических соединений. Поэтому многие свойства клетки зависят от молекулярного уровня — состава его компонентов и их роли в клетке. Например, молекулы ДНК несут в себе генетический код, определяющий управление процессами синтеза в клетке.

Однако следующий, вышестоящий, уровень организации живой материи (организменный уровень) тоже оказывает влияние на свойства биосистемы клеточного уровня. Например, клетки обладают свойствами, обусловленными выполнением тех или иных функций в организме: клетки нервной ткани по строению и свойствам отличаются от клеток выделительной или покровной ткани.

Примеры показывают, что свойства одного структурного уровня жизни влияют на системы более высокого уровня, но и сами зависят от него. Однако то и другое проявляется в некоторых свойствах уровня, но не отражает их полностью, поскольку каждому уровню присущи свои особые свойства. Если на молекулярном уровне можно рассматривать процесс синтеза ДНК, репликацию, то на клеточном уровне значение этих процессов проявляется в жизнедеятельности клетки.

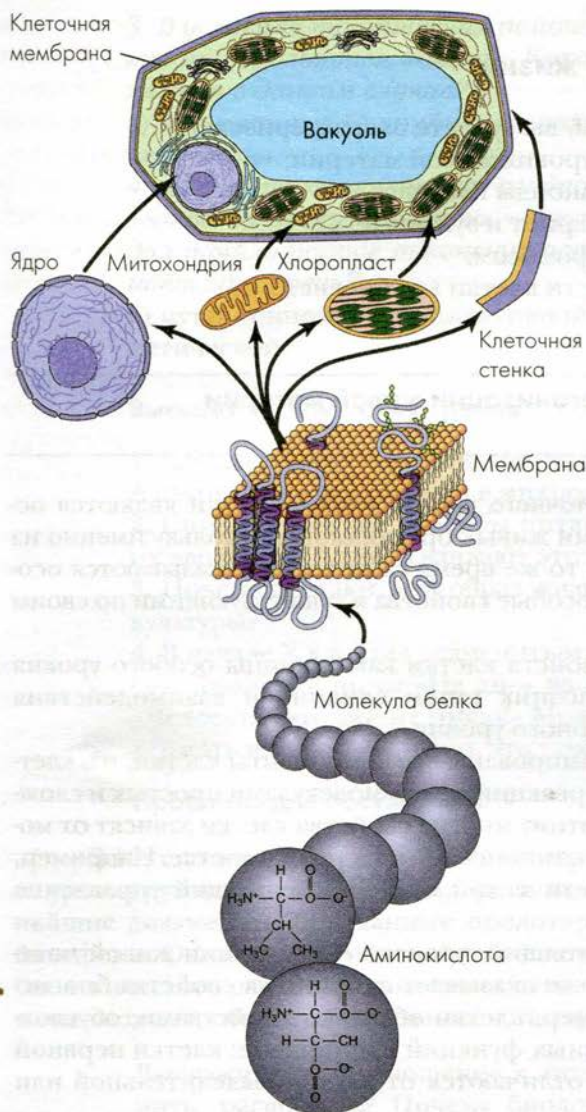


Рис. 27. Структурные и функциональные компоненты клетки как представителя клеточного уровня биосистем

клетка существует и как свободноживущий одноклеточный организм, и как часть многоклеточного организма, влияя таким образом на все вышестоящие структурные уровни жизни.

Структурными элементами системы клеточного уровня являются разнообразные комплексы молекул химических соединений и все структурные части клетки — поверхностный аппарат, ядро и цитоплазма с их органоидами (рис. 27). Взаимодействие между ними обеспечивает единство, целостность клетки в проявлении её свойств как живой системы в отношениях с внешней средой.

На клеточном уровне впервые в ходе эволюции живой материи появились специфические, присущие только этому уровню организации жизни процессы: обмен веществ (метаболизм); поглощение и, следовательно, включение различных химических элементов Земли в содержимое живого; передача наследственной информации от клетки к клетке; накопление изменений в генетическом аппарате в результате взаимодействия со средой; реагирование на раздражения при взаимодействии с внешней средой.

Значение клеточного уровня живой материи.

Клетка является основной структурной единицей живых организмов (за исключением вирусов). Благодаря многообразию форм и функций, клетка

С организмов клеточного уровня началась жизнь на Земле. Их развитие, сочетание наследственности и изменчивости обусловили огромное разнообразие форм живой материи. В этом проявляется мирового уровня значение клеточного уровня жизни.

Своей жизнедеятельностью клетка вовлекает всё разнообразие химических элементов планеты Земли в другие биосистемы, запасает в них энергию Солнца и тем обеспечивает все процессы жизни в биосфере.

Значение клеточного уровня также в том, что здесь *начинаются* процессы жизни, поскольку возникающий на молекулярном уровне матричный синтез органических соединений происходит только в условиях живой клетки. Вне клетки эти процессы жизни не идут. Вне клетки нет жизни.

Важное значение имела специализация клеток, приведшая к разнообразию их свойств, происходящих в них процессов, появлению многообразия клеточных форм жизни. Благодаря специализации клеток в живом веществе возникли различные клеточные ткани, появились в процессе эволюции сложные многоклеточные организмы со своими особыми свойствами и способностями существования в условиях разных сред жизни на нашей планете. Специализация клеток обеспечила возможность живому веществу полнее использовать для жизни всё разнообразие условий существования.

Большое значение имеет и то, что именно на клеточном уровне произошло первоначальное в истории Земли появление и обособление целостных самостоятельных биосистем в виде элементарной живой клетки. При этом клетка стала *основной единицей* жизни и *элементарной формой* жизни.

На клеточном уровне в глубокой древности произошло принципиально важное событие — появление живого организма и разделение его на разные формы: прокариоты и эукариоты, автотрофы и гетеротрофы, анаэробы и аэробы, неподвижные и подвижные.

На клеточном уровне эволюция путём естественного отбора осуществляла поиск создания многоклеточных и симбиотических форм жизни и эффективных способов размножения.

На клеточном уровне началось эволюционное развитие организмов. Растения, грибы, животные, бактерии — все эти клеточные формы жизни ведут своё индивидуальное и эволюционное развитие от клетки.

Появление клетки стало началом существования биологического круговорота веществ, чем был обозначен качественно новый этап в истории планеты Земля — появление биосферы.

Все эти примеры свидетельствуют о значительной роли клеточного уровня организации в живой материи.

Таким образом, клетка является основной формой и элементарной единицей организации живой материи. Из клеток построены все живые существа на Земле. Объединение комплекса внутриклеточных структур и биологичес-

ких молекул в единую, целостную, дискретную биосистему как единицу жизни; способность передавать наследственную информацию от клетки к клетке — основные особенности клеточного уровня жизни.

1. В чём отличие клеточного уровня организации живой материи от организменного уровня?
2. Приведите примеры клеток-прокариот и клеток-эукариот.
3. Завершите утверждения, заполнив пропуски.
 - Основными структурными элементами клеточного уровня выступают
 - Прокариоты и эукариоты выражают законы ... формы жизни.
 - На свойства биосистем клеточного уровня влияют системы ... уровня и ... уровня.

§ 19

Клетка как этап эволюции живого в истории Земли

Эволюция первичной клетки. Земля с момента возникновения в Солнечной системе претерпевала разные состояния своего космического развития. Помимо определённых по времени геохронологических этапов формирования земной коры и органического мира выделяют стадии качественного развития нашей планеты.

Американский учёный — биолог и эволюционист Верне Грант (1977) в истории Земли выделяет четыре стадии, в соответствии с преобладающими процессами в её развитии: 1) атомную эволюцию, в процессе которой происходили ядерные реакции, приводившие к образованию водорода, а затем к построению из него других атомов; 2) химическую эволюцию, в процессе которой атомы объединялись с образованием сложных химических соединений, в том числе неживых органических молекул; 3) органическую эволюцию, к которой относятся все события, начиная от возникновения жизни и до появления высших животных; 4) культурную эволюцию (накопление и передача из поколения в поколение культурного наследия), начавшуюся после того, как человек выделился в своём развитии из животного мира.

Установлено, что образование Земли как космического тела произошло приблизительно 4,5–5 млрд лет назад. Самые древние осадочные породы образовались на Земле 3,4–3,8 млрд лет назад, и в них уже находились следы первых живых существ. Поэтому считают, что жизнь на Земле возникла более 3,5 млрд лет назад (рис. 28).

Важнейшим событием в появлении жизни стало образование РНК и ДНК или ДНК-подобных макромолекул, обладавших теми свойствами, которые сейчас находят в качествах генов. Далее на протяжении примерно 2 миллиардов

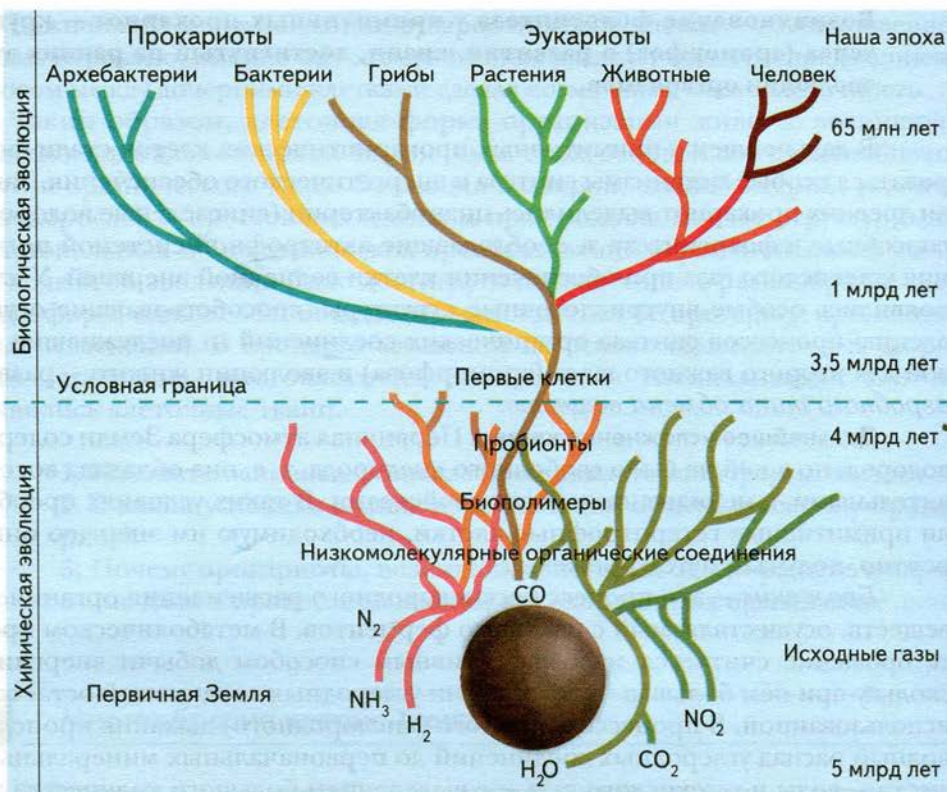


Рис. 28. Важнейшие события в эволюции жизни

или более лет в процессе биологической эволюции происходили непрерывные преобразования жизненных функций живой клетки: питания, размножения и её структурной организации, имевшие важное значение для последующего развития живых форм. Главнейшими шагами в эволюции живого стали: автотрофное питание, в частности фотосинтез; аэробное дыхание; эукариотическая клеточная организация; половое размножение и многоклеточность.

Наиболее древней клеточной формой была, вероятно, примитивная прокариотическая клетка, возникшая около 3,5 млрд лет назад. Клетки этого типа вначале использовали для своего существования и размножения органические молекулы небиологического происхождения из «первичного бульона». Непрерывный рост гетеротрофных примитивных живых клеток постепенно привёл к истощению органического «первичного бульона». В условиях истощения пищевых ресурсов появившаяся способность самостоятельно (автотрофно) синтезировать пищу с помощью энергии Солнца из неорганических веществ — воды и углекислого газа — давала огромное преимущество.

Возникновение фотосинтеза у примитивных прокариот — крупный успех (ароморфоз) в развитии жизни, достигнутый на ранних этапах эволюции организмов.

В дальнейшем у примитивных прокариотических клеток стали формироваться особые механизмы синтеза и энергетического обеспечения. Так среди древних прокариот выделились цианобактерии (синезелёные водоросли), способные к фотосинтезу, т. е. обладавшие автотрофной системой поглощения углекислого газа при обеспечении клетки солнечной энергией. У клетки появились особые внутриклеточные структуры, способствовавшие осуществлению процессов синтеза органических соединений и послужившие основой для второго важного шага (ароморфоза) в эволюции живого — развития *аэробного типа обмена веществ*.

Дальнейшее усложнение клетки. Первичная атмосфера Земли содержала водород, но в ней не было свободного кислорода, т. е. она обладала восстановительными, а не окислительными свойствами. В таких условиях преобладали примитивные гетеротрофные клетки, необходимую им энергию они, вероятно, получали путём брожения.

Брожение — это процесс бескислородного расщепления органических веществ, осуществляемый с помощью ферментов. В метаболическом процессе брожение считается малоэффективным способом добычи энергии, поскольку при нём большая часть энергии углеродных соединений остается неиспользованной. В процессе аэробного (кислородного) дыхания происходит полный распад углеродных соединений до первоначальных минеральных веществ — воды и углекислого газа — с выделением большого количества энергии. С появлением процесса фотосинтеза в атмосферу стал поступать свободный кислород. Это привело к тому, что некоторые клетки переключились с системы брожения на систему кислородного дыхания, что способствовало более эффективному извлечению энергии.

Таким образом, эволюция примитивных прокариотических клеток шла в направлении появления прокариот с разными типами метаболизма (обмена веществ). Напротив, эволюция примитивных эукариотических клеток шла в направлении увеличения разнообразия форм клетки, её размеров, внутренней структуры и функций биохимических систем, при сохранении общего для всех клеток аэробного метаболизма.

Считается, что эукариотические клетки возникли из прокариотических клеток около 1 млрд лет назад.

Образование окислительной атмосферы, делающей возможным дыхание, было постепенным и очень медленным процессом. Считают, что именно продолжительность этого процесса могла быть причиной длительного «разрыва» во времени — более 2 млрд лет — между возникновением одноклеточных прокариот, эукариот и появлением многоклеточных организмов.

Важнейший шаг в эволюции эукариотических клеток — возникновение *митоза*. Вероятно, именно митоз с его точным разделением и распределением хромосом между дочерними клетками сделал возможным многоклеточность.

Таким образом, клеточная форма организации живого, возникнув однажды в виде элементарной биосистемы, стала основой всего дальнейшего развития органического мира. Эволюция бактерий, цианобактерий, различных водорослей и простейших целиком происходила за счёт структурных, функциональных и биохимических преобразований первичной живой клетки. В ходе этой эволюции было достигнуто поразительное разнообразие клеточных форм, однако общий план строения клетки не претерпел принципиальных изменений. В процессе эволюции на основе одноклеточных форм жизни зародилась многоклеточность, возникла специализация клеток и появились клеточные ткани.

1. Назовите основные этапы эволюции клеточной формы жизни.
2. В каких условиях возник аэробный тип обмена веществ у прокариот?
3. Почему прокариоты, возникшие в истории Земли раньше эукариот, не дали в процессе эволюции высокоразвитых организмов?

Многообразие клеток. Ткани

Эукариоты в процессе эволюции приобрели разные типы клеток. Особенно существенно различаются между собой растительная и животная клетки, хотя общий план их строения одинаков. Рассмотрим эти различия между ними.

Отличие растительной клетки от животной клетки. Растительная клетка — это эукариотическая клетка, поэтому у неё встречаются все те органоиды, которые имеются и у животной клетки. Но у растительной клетки есть свои специфические признаки.

Первый отличительный признак растительной клетки — наличие у неё *клеточной стенки*, благодаря которой каждая отдельная клетка растений сохраняет свою форму.

Клеточная стенка представляет собой многослойную оболочку, окружающую клетку. Все компоненты клеточной стенки синтезируются самой клеткой. Они выделяются из цитоплазмы и собираются снаружи клетки при участии плазматической мембраны и субмембранных структур.

Клеточная стенка состоит из двух компонентов: аморфного пластичного матрикса и прочной опорной фибриллярной системы из *целлюлозы* (линейного неветвящегося полимера глюкозы) и других волокон.

Стенки многих клеток, особенно у древесных пород, содержат вещества, повышающие прочность и эластичность целлюлозы. Эти вещества откладываются либо внутри клеточной стенки, либо на её наружной поверхности. Например, отложение лигнина внутри клеточной стенки приводит к её одревеснению и повышению прочности. Накопление на поверхности стенки суберина приводит к её опробкованию и делает непроницаемой для воды и газов.

Второй отличительный признак растительной клетки — наличие в ней *пластид*. Пластиды встречаются только в клетках растений. Эти органоиды окружены двойной мембраной, отделяющей их от цитоплазмы, и имеют внутреннюю систему мембран. Из пластид наиболее широко распространены *хлоропласты* — структуры, в которых протекает *фотосинтез*. В хлоропластах содержится зелёный пигмент хлорофилл, необходимый для фотосинтеза и придающий зелёный цвет растениям. Наличие хлоропластов с хлорофиллом и осуществление фотосинтеза является важным отличительным признаком как растительных клеток, так и в целом всего царства растений.

Третий отличительный признак растительных клеток — наличие *крупных вакуолей*. Вакуоли представляют собой полости в цитоплазме клеток, ограниченные внутренней мембраной и заполненные жидкостью — *клеточным соком*. Они занимают до 90 % объёма клетки и выполняют функции вместилища запасных питательных веществ. Вакуоли имеются и в животной клетке, но в растительной они особенно заметны благодаря своим крупным размерам. Нередко они заполняют почти всю внутреннюю часть клетки и оттесняют ядро, цитоплазму и другие органоиды (хлоропласты, митохондрии и др.) к периферии.

Вакуоли первоначально образуются в молодых делящихся клетках путем слияния пузырьков, отделяющихся от ЭПС и аппарата Гольджи. В молодой растительной клетке вакуоли мелкие, но их много, и они размещены по всей цитоплазме. По мере старения клетки её мелкие вакуоли сливаются, образуя в зрелых клетках одну большую — центральную вакуоль. За счёт роста вакуоли увеличивается размер растительной клетки.

Клетки многоклеточного организма и ткани. У всех многоклеточных организмов — растений и животных — клетки организованы в ткани, ткани — в органы, а органы — в системы органов. И каждая из этих систем представляет собой целостную структуру, работающую на осуществление жизнедеятельности данного организма как целостности.

Обычно у многоклеточных организмов имеются группы клеток, сходных по происхождению, одинаковых по строению и выполняемым функциям. Они расположены рядом друг с другом, связаны между собой межклеточным веществом и специализированы для выполнения определённых функций, такие клетки называют *тканями*.

Ткани возникли в ходе эволюционного развития органического мира вместе с многоклеточностью, так как специализация клеток и группирование

их в специализированные ткани и органы позволяют лучше обеспечивать процессы жизнедеятельности целостного многоклеточного организма.

В процессе эволюции у организмов сформировалось много различных тканей. Например, у червей насчитывают 10–12 специализированных тканей. Известно, что у цветковых растений насчитывается до 80 разных типов клеток, формирующих десятки различных тканей. В теле пресноводной гидры специализированных тканей немного, но имеется 10 разных типов клеток (эпителиально-мышечные, пищеварительные, нервные, стрекательные, железистые, половые и др.).

Обычно у животных различают четыре группы тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную (рис. 29). У растений групп тканей больше: покровная, ассимиляционная, проводящая, образовательная (меристема), запасочная, выделительная, воздухоносная и механическая.

Некоторые ткани приобретали новые, необычные свойства. Например, нервная ткань электрического ската выполняет функцию электрорядного устройства, а часть мышечной ткани этой хрящевой рыбы в процессе эволюции превратилась в мощные электрические аккумуляторы.

Несмотря на большое разнообразие форм, клетки разных типов обладают удивительным сходством в своих главных структурных и функциональных особенностях.

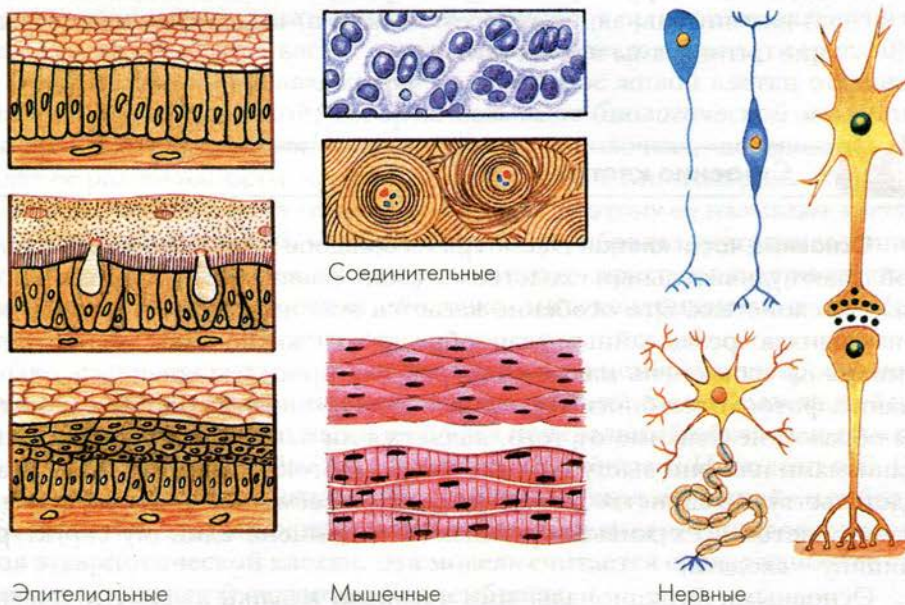


Рис. 29. Схемы строения тканей разного типа

Таким образом, клетка, появившись в процессе эволюции миллиарды лет назад, приобрела характер биосистемы, представляющей жизнь. В течение последующих многих миллионов лет клетка не только усложнилась, но и, создав специализированные ткани, оказалась способной жить и активно функционировать в составе многоклеточных организмов, оставаясь основной структурной единицей жизни. Клетки многоклеточного организма, как и свободноживущей клетки, осуществляют размножение, передачу в этом процессе своей наследственной (генетической) информации, замену в тканях отмерших клеток новыми и тем самым обеспечивают длительность жизни организма.

1. Какое значение у растительной клетки имеет жёсткость её клеточной стенки?
2. Какие преимущества растительной клетке обеспечивает наличие пластид?
3. Почему у растений и животных ткани разные, хотя образованы сходными клетками?
4. Выберите верный ответ из предложенных.
 - 1) *Клеточная стенка растений образуется при участии:*
 - а) клеточного ядра; б) цитоскелета; в) плазматической мембраны; г) содержимого вакуоли.
 - 2) *Основной функцией вакуоли в растительной клетке считается:*
 - а) накопительная; б) энергетическая; в) выделительная; г) разделение цитоплазмы на участки.

§ 20

Строение клетки

Основные части клетки. Несмотря на большое разнообразие форм, клетки обладают удивительным сходством в своих главных структурных и процессуальных свойствах. Это особенно касается эукариотических клеток, характеризующихся чрезвычайным разнообразием и сложностью своего строения, несмотря на свои очень малые размеры. Все процессы жизнедеятельности: дыхание, фотосинтез, биосинтез органических веществ – идут в клетках сходным образом независимо от того, являются ли эти клетки одноклеточными организмами или они выступают как части многоклеточного организма. Это свидетельствует о единстве живого мира. При всём многообразии форм организация клеток всех живых организмов подчинена единому структурному принципу – сходству.

Основными функциональными частями клетки являются: *поверхностный комплекс, ядро с ядерным веществом (ДНК) и цитоплазма с органоидами и включениями.*



Рис. 30. Схемы строения животной клетки (А) и растительной клетки (Б)

В клетке различают постоянные и непостоянные структурные компоненты. Постоянные структурные компоненты всегда выполняют специфические жизненно важные функции. Обычно их называют *органоидами* (греч. *organon* — «орган» и *eidos* — «вид»), или *органеллами*. Непостоянные структурные компоненты клетки называют *включениями*. В отличие от органоидов включения то появляются, то исчезают в клетке в процессе её жизнедеятельности (рис. 30).

Поверхностный комплекс клетки. Содержимое живой клетки отграничено снаружи тонкой плёнкой, которую называют *биологической мембраной* или *биомембраной* (лат. *membrane* — «кожица», «оболочка», «перепонка»). Имеются две её разновидности: наружная и внутренняя. Биомембрана наружного типа отграничивает клетку от внешней среды, поэтому её называют *клеточной*, или *плазматической*, мембраной, а биомембраны внутреннего типа — более тонкие и эластичные, они отграничивают структуры внутри клетки от цитоплазмы, например ядерная оболочка, митохондриальная и др. Но те и другие имеют сходное строение.

Долгое время считалось, что биологическая мембрана построена по типу «бутерброда», в котором наружный и внутренний слои образованы белковыми молекулами, упакованными в ряды, а центральный образован двумя рядами молекул липидов. В 1972 г. американские учёные Г. Николсон и С. Сингер, исследуя физико-химические свойства биологической мембраны, предложили новую *жидкостно-мозаичную модель* строения поверхностного слоя эукариотической клетки. Эта модель считается сейчас наиболее соответствующей реальной структуре биомембраны.

Клеточная, или плазматическая, мембрана состоит из липидов, белков и сложных углеводов (рис. 31). В основной своей части мембрана образована

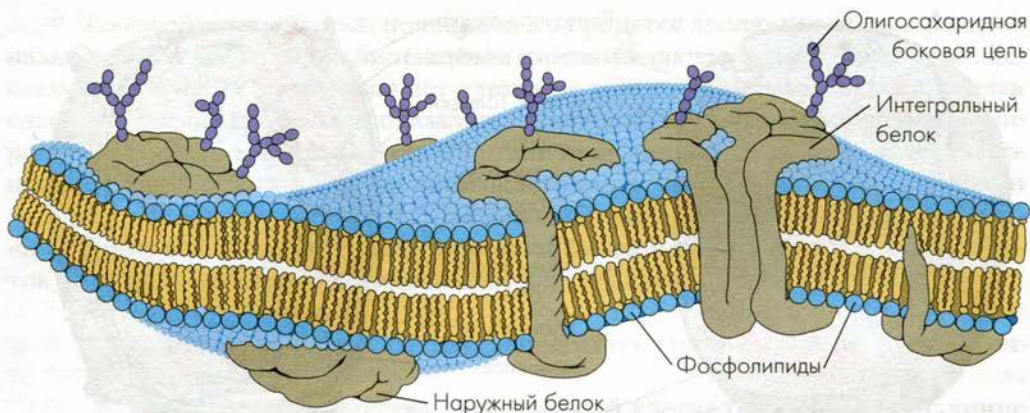


Рис. 31. Модель строения плазматической мембраны животной клетки

огромным числом липидных молекул – фосфолипидов. Они расположены одна рядом с другой в два слоя так, что их полярные гидрофильные (притягивающие воду) концы – «головки» – обращены наружу, а неполярные водоотталкивающие (гидрофобные) концы – «хвосты» – направлены внутрь (друг к другу). Расположенные таким образом молекулы фосфолипидов образуют *двуслойную (бислойную) мембрану*.

В отдельных местах липидные слои мембраны пронизаны белковыми молекулами, что создаёт впечатление мозаики. Поэтому Г. Николсон и С. Сингер охарактеризовали мембрану как *жидкостно-мозаичную* структуру.

Вкрапление белковых молекул в мембрану происходит по-разному. Одни из них проходят через всю толщу мембраны так, что концы молекулы белка выходят наружу, – это *интегральные*, или *трансмембранные*, белки. Другие погружены в толщу фосфолипидных слоёв мембраны лишь одним концом молекулы, а другой находится снаружи. Их называют *полуинтегральными* или *рецепторными* белками. Третьи лежат снаружи мембраны, примыкая к ней, – это *наружные*, или *периферические*, белки. Некоторые белки могут лежать и между фосфолипидными слоями.

Интегральные белки создают в мембране гидрофильные поры, через которые проходят водорастворимые вещества, поэтому их основной функцией является транспорт веществ (среди них различают белки-переносчики и каналообразующие белки). Полупогружённые белки выполняют рецепторные функции мембраны. Наружные белки выполняют многообразные функции ферментов.

У всех эукариотических клеток плазматическая мембрана бывает покрыта ещё дополнительными покровными структурами надмембранного слоя, обладающего специфическими функциями, и различными периферическими структурами. У животных клеток это могут быть слизи, у растительных клеток – клеточная оболочка из целлюлозы, а у грибов – из хитина.

Плазматическая мембрана осуществляет барьерную функцию, обеспечивающую избирательное проникновение молекул и ионов через неё, и защиту содержимого клетки от внешних воздействий.

Ядро — это обязательная часть всех эукариотических клеток. Оно обычно бывает овальной формы. Большинство клеток эукариот имеет одно ядро, но нередки двуядерные (клетки печени и некоторые клетки нервной ткани) и многоядерные клетки (поперечнополосатые мышечные волокна).



Рис. 32. Формы макронуклеусов у разных видов инфузорий

Например, у инфузорий одновременно имеется два ядра разного типа: микронуклеус (малое) и макронуклеус (большое). Микронуклеус — генеративное ядро, при половом процессе оно претерпевает мейоз и даёт начало гаплоидному наследственному материалу. Макронуклеус — это соматическое, физиологически активное ядро, связанное почти со всеми процессами жизнедеятельности инфузорий, содержит много ДНК. При размножении инфузории (конъюгация) макронуклеус обычно разрушается и заменяется новым, развивающимся из продуктов деления микронуклеуса. Формы большого ядра у инфузорий чрезвычайно разнообразны, чего не наблюдается у малого ядра (рис. 32).

Ядро клетки заполнено густым ядерным веществом — *кариоплазмой* (греч. *саруон* — «ядро»). От цитоплазмы ядро отделено двухслойной *ядерной мембраной*, которая обеспечивает несмешиваемость химического состава ядерного вещества и цитоплазмы. Обмен молекулами между ядром и цитоплазмой происходит через многочисленные сложно устроенные *поры* в ядерной мембране. Внутри ядра среди кариоплазмы находится одно (иногда несколько мелких) *ядрышко*, которое участвует в образовании рибосом. При митозе ядрышко обычно распадается, а по окончании его формируется заново.

В ядре находятся *хромосомы*. Каждая хромосома образована одной длинной молекулой ДНК. Обычно она компактно упакована (многократно скручена), имеет палочковидную форму и окружена многочисленными молекулами разных белков. В состав хромосом входят *гены*, контролирурующие наследственные свойства клетки и организма в целом.

Ядро регулирует всю активность клетки. Это обусловлено тем, что в нём заключена генетическая (наследственная) информация, выраженная в молекулах ДНК, образующих хромосомы. Хромосомы являются основными компонентами ядра.

С помощью генов, заключённых в хромосомах, при тесном взаимодействии с белками ядро управляет всеми процессами, протекающими в клетке: биохимическими, физиологическими, морфологическими, синтезом и распадом веществ.

Цитоплазма и её свойства. Цитоплазма — это обязательная часть клетки, её *внутренняя среда*. В ней происходят все основные процессы жизни клетки. В ней размещаются все общие и специальные органоиды и сосредоточены питательные вещества (жировые капли, крахмальные зерна, гранулы гликогена, кристаллы солей и пр.). В цитоплазме протекают все процессы обмена веществ. Она способна к росту и воспроизведению, а при частичном удалении — может восстановиться. Все многообразие биохимической деятельности клетки связано с цитоплазмой и с теми структурными компонентами, которые осуществляют выполнение той или иной функции.



Важнейшая роль цитоплазмы заключается в том, что она объединяет все клеточные структуры и обеспечивает их химическое взаимодействие друг с другом.

Структурными компонентами цитоплазмы являются: *гиалоплазма*, или *матрикс*, различные *органоиды* и *включения*.

Гиалоплазма (греч. *hyalos* — «стекло»; *plasma* «оформленный»), или *матрикс* (греч. *matrix* — «основа»), представляет собой бесцветную, высокоупорядоченную, коллоидную среду, состоящую из воды (примерно 80–90%), ионов и многих молекул разных органических веществ. В её состав входят вещества белковой природы (ферменты, аминокислоты, соединения белков с липидами, углеводами, нуклеиновыми кислотами и металлами), в ней также растворены соли, сахара, кислород и другие вещества. Именно здесь во взвешенном состоянии размещаются органоиды и включения.

Гиалоплазма постоянно движется внутри живой клетки и перемещает вместе с собой различные вещества, включения и органоиды. Как гелеобразная система гиалоплазма способна менять своё агрегатное состояние — переходить из жидкого состояния в более плотное и наоборот. Вместе с этим меняется её вязкость и текучесть. Такое явление может быть вызвано изменением кислотности, концентрации определённых ионов, различными химическими реакциями, изменением температуры и пр.



Всё многообразие биохимической деятельности клетки связано с цитоплазмой и с теми структурными компонентами, которые размещаются в ней.

1. Обоснуйте, почему цитоплазму называют внутренней средой клетки.
2. Используйте ваше понимание содержания, изложенного в данном параграфе, для короткого ответа по заданию:

- а) сформулируйте кратко особенности плазматической мембраны;
 - б) укажите коротко различие между цитоплазмой и ядром;
 - в) охарактеризуйте роль ядра в жизнедеятельности клетки.
3. Приведите доказательства того, что клетка – это элементарная живая система (биосистема).

§ 21

Органоиды как структурные компоненты цитоплазмы

Постоянные компоненты клетки. *Органоидами*, или *органеллами*, называют постоянные компоненты клетки, выполняющие в ней конкретные функции и обеспечивающие осуществление всех тех процессов и свойств, которые необходимы для поддержания её жизнедеятельности.

Различают органоиды мембранные и немембранные. В цитоплазме эукариотической клетки преобладают *мембранные органоиды*: клеточная мембрана, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, митохондрии, лизосомы, пластиды и др. *Немембранными органоидами* являются рибосомы, микротрубочки, клеточный центр, реснички, жгутики и др. Все названные органоиды содержатся в клетках эукариот, в клетках прокариот имеются лишь клеточная мембрана и рибосомы (табл. 1).

Таблица 1

Органоиды и их роль в клетке

Органоиды	Роль органоида в клетке
1	2
Мембранные органоиды	
Клеточная мембрана	Отделяет клетку от внешней среды, полупроницаема, участвует в обмене веществ между клеткой и средой
Эндоплазматическая сеть (ЭПС)	<i>Шероховатая</i> ЭПС несёт на себе рибосомы, выполняющие синтез белков; образует вещества, из которых строятся мембраны. <i>Гладкая</i> ЭПС синтезирует липиды и углеводы; у растений образует вакуоли – полости, наполненные жидкостью (соком)
Комплекс Гольджи	Формирует клеточную мембрану; упаковывает, сортирует продукты обмена для удаления из клетки

1	2
Митохондрии	Участвуют в процессах клеточного дыхания и преобразуют энергию (обеспечивают клетку энергией); способны размножаться путём деления; содержат кольцевую молекулу ДНК
Лизосомы	Осуществляют внутриклеточное переваривание высокомолекулярных соединений и частиц
Пластиды (содержатся только в клетках растений)	<i>Хлоропласты</i> содержат хлорофилл и осуществляют фотосинтез. <i>Хромопласты</i> содержат жёлто-оранжевые и красные пигменты. <i>Лейкопласты</i> накапливают различные запасные вещества
Немембранные органоиды	
Рибосомы	Осуществляют сборку белковых молекул из аминокислот (биосинтез белка)
Микротрубочки	Образуют опорную структуру клетки – цитоскелет (клеточный скелет), участвуют в транспорте веществ внутри клетки
Центриоли	Осуществляют сборку микротрубочек, участвуют в образовании ресничек, жгутиков и митотического веретена при делении клетки
Микрофиламенты	Нити белка, поддерживающие форму клетки
Включения	
Кристаллы солей	Содержат в клетках растений избыточные и запасённые соли
Крахмальные зёрна	Включения в стромахе пластид, содержат крахмал как запасное питательное вещество

Немембранные органоиды. Цитоскелет, или клеточный скелет, образован *микротрубочками*, представленными полыми белковыми цилиндрами, скрученными по спирали, и *микрофиламентами* – более тонкими, чем микротрубочки, белковыми волокнами. Эти структуры способны наращиваться и укорачиваться. Они создают общий каркас клетки и придают ей прочность. Из микротрубочек образованы реснички и жгутики.

Рибосомы имеют вид овального тельца, состоящего из двух *субъединиц* — большой и малой (рис. 33). Каждая из них представляет собой комплекс рибосомной РНК (рРНК) с белками. Большая субъединица содержит три различные молекулы рРНК, связанные с 40 молекулами белков; малая — одну молекулу рРНК и 30 молекул белков. Рибосомы в цитоплазме могут быть в собранном виде или распавшимися (диссоциированными) на отдельные субъединицы.

Субъединицы рибосом собираются с участием ядрышка ядра и через ядерные поры выходят в цитоплазму. Здесь субъединицы могут находиться в диссоциированном состоянии, но могут образовывать активный комплекс (рибосому), осуществляющий синтез молекулы белка на иРНК. Рибосомы фактически представляют собой элементарную машину синтеза любых белков клетки.

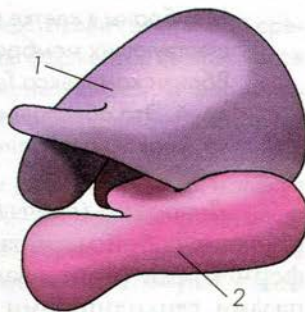


Рис. 33. Рибосома:
1 — большая субъединица;
2 — малая субъединица

Основная функция рибосом — сборка белковых молекул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК).

Мембранные органоиды. *Эндоплазматическая сеть (ЭПС)*, или *эндоплазматический ретикулум (ЭПР)* (от лат. *reticulum* — «сеточка»), является обязательным для всех клеток мембранным органоидом. Эндоплазматический ретикулум представляет собой систему разветвлённых каналов, так называемых цистерн (вакуолей), пузырьков, стенками которых служат мембраны внутреннего типа.

Мембрана ЭПС образует непрерывную поверхность с многочисленными складками, тем самым разобщает различные химические процессы, одновременно протекающие в цитоплазме. Причём полости ЭПС часто занимают более 10% общего объёма клетки. Мембрана ЭПС представляет собой непрерывное образование совместно с наружной ядерной мембраной.

В клетке существует два типа ЭПС: *шероховатая (гранулярная)*, несущая на себе рибосомы, и *гладкая (агранулярная)* — без рибосом. Оба типа ЭПС обеспечивают синтез, накопление и транспорт синтезированных веществ, которые затем поступают в аппарат Гольджи. Там они сортируются, упаковываются и направляются к местам назначения.

Комплекс Гольджи (КГ), или **аппарат Гольджи (АГ)**, — это система плоских дискообразных цистерн, ограниченных мембраной и окружённых многочисленными пузырьками. В световом микроскопе он выглядит в виде сеточки, реально же он представляет собой систему блюдцеобразных мешков — цистерн, канальцев, пузырьков и вакуолей.

К комплексу Гольджи доставляются вещества, синтезируемые в эндоплазматическом ретикулуме. Одной из важнейших его функций является упаковка транспортируемых веществ в пузырьки с помощью мембраны.

Мембраны в клетке никогда не образуются заново, они всегда возникают из предшествующих мембран путём добавления к ним дополнительных составных частей. Вблизи комплекса Гольджи всегда концентрируется большое количество митохондрий. Это обусловлено тем, что происходящие в нём процессы (синтез, сортировка, упаковка и транспорт) являются энергозависимыми реакциями.

Лизосома (греч. *lysis* — «распад», «растворение»; *soma* — «тело») представляет собой мембранный пузырёк диаметром 0,4–0,5 мкм, наполненный ферментами (протеазами, фосфатазами, сульфатами, нуклеазами, фосфолипазами, гликолипазами, липазами и др.), которые служат для внутриклеточного расщепления макромолекул.

Главная функция лизосом — участие в процессах внутриклеточного расщепления макромолекул до низкомолекулярных соединений.

Митохондрия (греч. *mitos* — «нить»; *chondrion* — «зёрнышко», «крупинка») — неотъемлемый компонент всех эукариотических клеток (за исключением некоторых паразитических простейших), центральный органоид энергетического обмена клетки.

Митохондрия состоит из двух мембран — наружной и внутренней, которые ограничивают два изолированных друг от друга пространства: между мембранами — *межмембранное пространство* и внутри митохондрии — *матрикс*. В некоторых местах наружная и внутренняя мембраны соединяются между собой, эти точки контакта называются *зонами слияния*. Они разделяют всё межмембранное пространство митохондрии на отдельные отсеки.

Внутренняя мембрана намного длиннее наружной, поэтому она образует множество складок, или трубчатых (пластинчатых) выростов, которые называют *кристами*. Кристы значительно увеличивают поверхность внутренней мембраны, её рабочую площадь (рис. 34).

Наружная мембрана отличается высокой проницаемостью, и многие соединения легко проходят через неё. Она бедна ферментами. В межмембранном пространстве (т. е. между наружной и внутренней мембранами) находится

содержимое, по составу ионов и малых молекул сходное с цитоплазмой. Здесь же содержится несколько ферментов, которые используют АТФ, выходящую из матрикса, для фосфорилирования (т. е. включения остатков фосфорной кислоты) других нуклеотидов.

На внутренней мембране, обращённой в сторону матрикса, содержится ферментативный комплекс, называемый АТФ-синтетазой, который синтезирует молекулы АТФ.



Рис. 34. Строение митохондрии

Матрикс — внутреннее пространство митохондрии, представлен гомогенной средой. В матриксе содержится смесь из сотен различных ферментов (в том числе ферменты, необходимые для окисления пирувата и жирных кислот, и ферменты цикла лимонной кислоты). Такое содержимое матрикса обеспечивает кислородную (аэробную) стадию клеточного дыхания.

Кроме того, в матриксе имеется несколько одинаковых копий кольцевых молекул митохондриальных ДНК (митДНК), напоминающих ДНК прокариот, специфические митохондриальные рибосомы, тРНК и различные ферменты, участвующие в проявлениях генома митохондрий. Имеются также включения (гранулы) в виде отдельных кристаллов солей кальция и магния.

Митохондрии живут недолго, размножаются путём деления. Рост и деление митохондрий контролируется геномом самого органоида и ядерным геномом клетки. Репликация мит-ДНК происходит независимо от репликации ядерной ДНК. После репликации мит-ДНК происходит деление органоида путем перетяжки, что и обеспечивает образование новых митохондрий.

Непродолжительность существования митохондрий и самовоспроизведение их путём деления свидетельствует, что данный органоид является обновляющейся структурой клетки с довольно коротким жизненным циклом.

Пластиды — органоиды, свойственные только фототрофным клеткам, поэтому они относятся к группе *специальных клеточных структур*, характерных для растительных клеток. Они имеются в клетках всех представителей царства растений — многоклеточных и одноклеточных.

К пластидам относят разные органоиды, способные к взаимопревращениям: хлоропласты, хромопласты, лейкопласты, этиопласты, амилопласты, лепидопласты и другие.

Хлоропласты (греч. *chloros* — «зелёный»; *plastos* — «вылепленный») — пластиды, содержащие зелёный пигмент хлорофилл и другие, близкие к нему зелёные и бурые пигменты, с помощью которых в условиях света осуществляется фотосинтез. Хлоропласты обычно имеют дисковидную форму, реже овальную, чашевидную или ленточную. Размер органоида достаточно крупный, в диаметре достигает 2–5 мкм, а в длину 5–10 мкм. Хлоропласты можно увидеть под световым микроскопом. В одной растительной клетке может на-

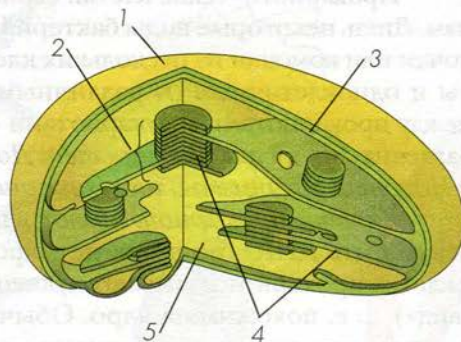


Рис. 35. Строение хлоропласта: 1 — наружная мембрана; 2 — граны; 3 — внутренняя мембрана; 4 — тилакоиды; 5 — матрикс

ходиться один хлоропласт, например, у хламидомонады, или несколько десятков хлоропластов, например в клетках листа высших растений (рис. 35).

Хлоропласты отделены от цитоплазмы двойной мембраной, обладающей избирательной проницаемостью. Часть внутренней мембраны, вращаясь в матриксе (строму), образует сложную систему структурных единиц хлоропласта в виде уплощённых мешков — тилакоидов. Несколько тилакоидов, лежащих друг над другом, формируют стопку — грану. Все тилакоиды, формирующие грану, связаны между собой таким образом, что их полости оказываются непрерывными.

1. Какие органоиды свидетельствуют о единстве происхождения прокариот и эукариот?
2. Сравните строение митохондрии и хлоропласта. Что общего у них и в чём их отличие?
3. Укажите принципиальное отличие в строении рибосом и митохондрий.

Особенности клеток прокариот и эукариот

Клетки прокариот и эукариот. Форма и размеры клеток очень разнообразны. Несмотря на их многообразие, встречается лишь два типа структурной организации клеток. К одним относятся клетки бактерий, цианобактерий и архебактерий — это *прокариоты* (лат. *pro* — «перёд», «раньше»; греч. *karion* — «ядро»). К другим относятся клетки грибов, растений и животных — это *эукариоты* (лат. *eu* — «полностью», «хорошо»; греч. *karion* — «ядро»). Прокариоты обладают более простым строением, а эукариоты — более сложным и разнообразным.

Прокариотические клетки свойственны древним одноклеточным организмам. Лишь некоторые виды бактерий и цианобактерий образуют небольшие цепочки или комочки из нескольких клеток. Эукариотические клетки свойственны и одноклеточным, и различным многоклеточным организмам. Разность между прокариотами и эукариотами столь велика, что послужила основанием разделить их на два *надцарства*: *Доядерные организмы*, или *Прокариоты*, и *Ядерные организмы*, или *Эукариоты*.

Клетки прокариот имеют ядерное вещество и одну хромосому (кольцевую нить ДНК), но в них нет оформленного ядра. ДНК-содержащую зону в клетке прокариот называют нуклеоидом (лат. *nucleus* — «ядро»; греч. *eidōs* — «вид»), т. е. похожим на ядро. Обычно нуклеоид находится в центре клетки, но он не отграничен мембранами от цитоплазмы.

Клетки прокариот отличаются очень малыми размерами (от 0,5 до 5 мкм) и простейшим строением (рис. 36). Они имеют неподвижную цитоплазму, плазматическую мембрану и клеточную стенку. Цитоплазма содержит

немного мелких рибосом и различные включения в виде гранул липидов и других веществ. Генетический материал (ДНК) не отделён мембранами от цитоплазмы, нет и оформленных хромосом, а «хромосомой» условно называют единственную кольцевую молекулу ДНК.

Клетки эукариот являются очень сложными единицами живой природы и характеризуются большим структурно-функциональным разнообразием (рис. 37). При этом форма клеток часто зависит от выполняемых ими функций у многоклеточного организма. Однако общий план строения всех клеток эукариот обладает принципиальным сходством. В клетках эукариот присутствуют хорошо оформленное ядро, ограниченное от цитоплазмы оболочкой из двух мембран; хромосомы из длинных скрученных нитей ДНК; полный набор различных органоидов.

Различие клеток прокариот и эукариот особенно хорошо видно при сопоставлении их основных признаков (табл. 2).

Гипотеза происхождения эукариот. Тщательное исследование клеток прокариот показало, что по строению они сходны с некоторыми органоидами эукариотных клеток. Например, в клетках прокариот синтез АТФ прохо-

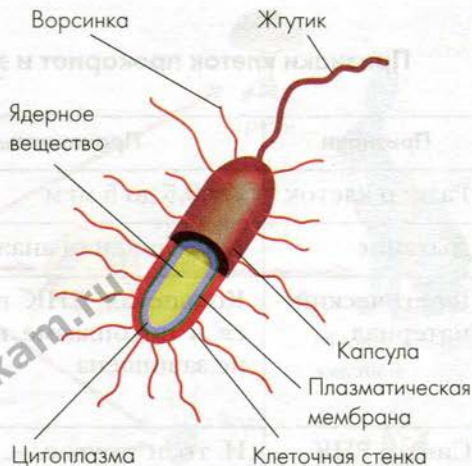


Рис. 36. Схема строения клетки прокариот (бактерии)

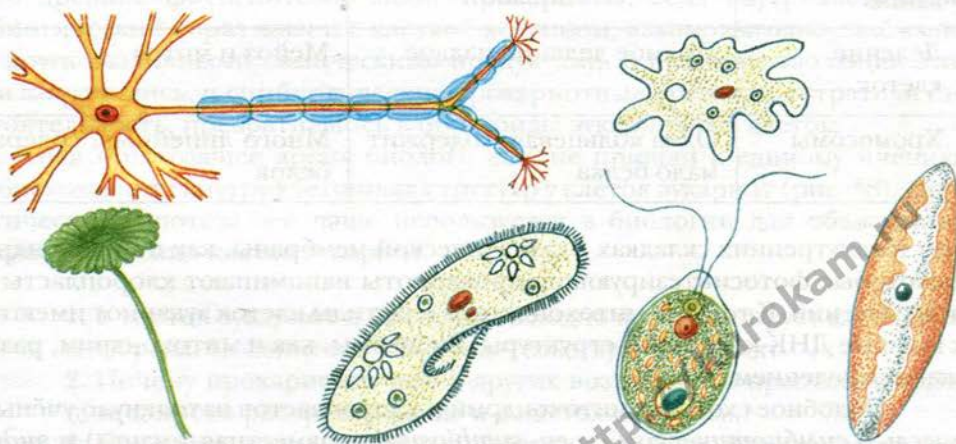


Рис. 37. Разнообразие форм клеток эукариот

Признаки клеток прокариот и эукариот

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Размер клеток	От 0,5 до 5 мкм	10–100 мкм
Дыхание	Аэробное или анаэробное	Аэробное
Генетический материал	Кольцевая ДНК находится в цитоплазме и ничем не защищена	Линейные молекулы ДНК, связанные с белками и РНК, образуют хромосомы внутри ядра
Синтез РНК и белка	И то и другое – в цитоплазме	Синтез РНК в ядре, а белка – в цитоплазме
Органоиды	Мало	Много
Мембранные органоиды	Клеточная (редко) и плазматическая	Много различных мембранных органоидов
Немембранные органоиды – рибосомы	Есть в цитоплазме	Есть в цитоплазме, в митохондриях и хлоропластах
Внутриклеточное переваривание	Нет	Есть
Деление клеток	Прямое деление надвое	Мейоз и митоз
Хромосомы	Одна кольцевая, содержит мало белка	Много линейных, содержат белок

дит на внутренних складках плазматической мембраны, как в митохондриях; некоторые фотосинтезирующие прокариоты напоминают хлоропласты клеток растений. К тому же митохондрии и пластиды клеток эукариот имеют собственные ДНК кольцевой структуры. Рибосомы, как и митохондрии, размножаются делением.

Подобное сходство митохондрий и хлоропластов натолкнуло учёных на мысль о *симбиотическом* (греч. *symbiosis* – «совместная жизнь») и *эндобионтном* (греч. *endon* – «внутри»; *biontos* – «живущий») происхождении неко-



Рис. 38. Схема возможного возникновения эукариот из прокариот

торых органоидов и на предположение, что прокариоты являлись внутриклеточными «жильцами» клеток эукариот. Возможно, в глубокой древности какие-то прокариотные клетки, способные к значительному производству АТФ, поселялись в других клетках и питались за их счёт. Первоначально они были паразитами, однако позже клетка-хозяин начала использовать в избытке выделяемую ими АТФ для собственных нужд. Также возможно, что какие-то древние фотосинтезирующие прокариоты, ведя внутриклеточный симбиотический образ жизни с клеткой-хозяином, взаимовыгодно снабжали друг друга различными химическими продуктами. В процессе эволюции эти связи закрепились, и симбиотические прокариотные организмы утратили самостоятельность, превратившись в органоиды эукариотных клеток.

Хотя в настоящее время биологи ещё не пришли к единому мнению о происхождении внутриклеточных структур у клеток эукариот (рис. 38), симбиотическая гипотеза всё чаще используется в биологии для объяснения сложного строения клетки эукариот.

1. У клеток эукариот и прокариот сходно функционирует клеточная мембрана. Поясните, о чём свидетельствует этот факт.
2. Почему прокариоты, ранее других возникшие в процессе эволюции, широко распространены и в настоящее время?
3. Поясните, какие органоиды могли возникнуть в процессе эволюции раньше — рибосомы или митохондрии.

Жизнь клетки. Важным признаком жизни клетки является её деление. Делением надвое уже существующей клетки природа реализует основной закон жизни: клетка — только от клетки. Этот процесс наблюдается у клеток всех организмов — одноклеточных и многоклеточных.

Каждая клетка за период жизни от одного деления до другого претерпевает существенные преобразования: она растёт, развивается и, достигнув определённого состояния, вновь приступает к делению. Во время деления материнская клетка разделяется на две дочерние. Это происходит у большинства клеток довольно регулярно, с определённым промежутком времени, до тех пор, пока сохраняются благоприятные условия существования.

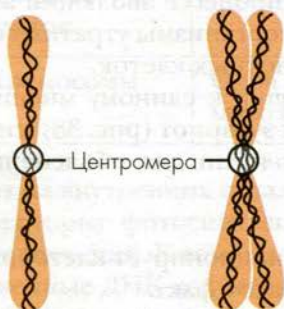
Совокупность процессов, происходящих в клетке при подготовке её к делению, и само её деление на две дочерние называют *клеточным циклом*. В нём отражается весь жизненный путь клетки от её образования до деления на две другие.

Клеточный цикл представляет собой однонаправленный процесс, где клетка последовательно проходит разные его периоды, без их пропуска или возврата к предыдущим стадиям. Вступив в клеточный цикл, клетка его заканчивает синтезом ДНК и делением клетки.

Клеточный цикл — это период индивидуальной жизни клетки.

В клеточном цикле клетки эукариот выделяют два этапа: *интерфазу* и *митоз*. Интерфаза (лат. *inter* — «между»; греч. *phasis* — «появление») — это период подготовки клетки к делению. Митоз (греч. *mitos* — «нить»), или *непрямое деление клетки*, — это процесс деления ядра клетки надвое, вслед за которым делится и цитоплазма (цитокinesis).

У прокариот митоза нет, так как у них нет ядра.



Хромосома Реплицировавшаяся хромосома

Рис. 39. Вид удвоившейся хромосомы с центромерой

Первый этап клеточного цикла — интерфаза. Характерным признаком интерфазных клеток является то, что в их ядрах хромосомы раскручены (деспирализованы) и в виде рыхлой массы равномерно распределены по всему ядру. К концу интерфазы хромосомы уже удвоены (реплицированы), становятся видимыми, но ещё имеют вид тонких вытянутых нитей (рис. 39). Таким образом, интерфаза — это период жизни клетки, когда совершается её рост, развитие и подготовка к размножению — делению.

Большая часть процесса по подготовке к делению (время роста клетки) совершается

незаметно для нашего глаза, однако здесь происходит важнейший процесс — самоудвоение (репликация) ДНК. Этот процесс занимает самый большой период времени (до 90 %) в цикле жизни клетки.

Второй этап клеточного цикла — митоз. Он проходит в ядре и сопровождается делением клетки надвое. Разделившись на две дочерние клетки, каждая из них вновь вступает в период интерфазы. С этого момента у обеих возникших эукариотных клеток начинается новый, свой, клеточный цикл.

В клеточном цикле интерфазу, когда идёт синтез ДНК, называют *фазой S* (от слова *synthesis*), а стадию деления ядра — *фазой M* (от слова *mitosis*). Обычно митоз завершается делением цитоплазмы, т. е. цитокинезом.

Оказывается, после митоза клетка не сразу приступает к синтезу ДНК. Наблюдается некоторый промежуток времени подготовки к синтезу ДНК. Этот период интерфазы называют *фазой G₁* (англ. *gap* — «промежуток»). По окончании синтеза ДНК (фаза S) наблюдается некоторый промежуток времени, называемый *фазой G₂*, после чего клетка вновь приступает к митозу (рис. 40).

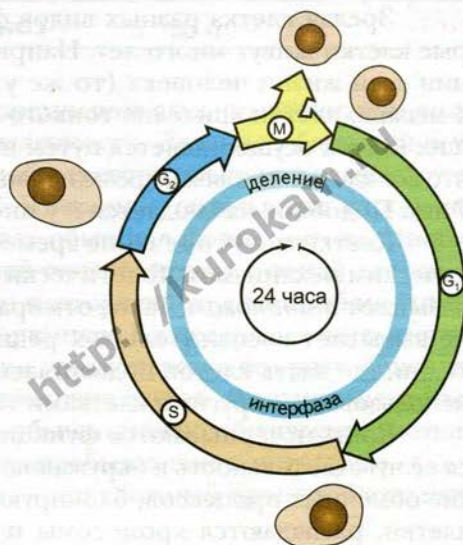


Рис. 40. Четыре фазы клеточного цикла. Хотя на рисунке представлен 24-часовой цикл, длительность его у эукариот сильно варьирует, главным образом за счёт фазы G_1 (промежутков)

В конце XX в. было выяснено, что процесс деления клеток можно контролировать. В 2001 г. за открытие и изучение ключевых регуляторов клеточного цикла американский учёный Л. Хартвелл (совместно с Т. Хантом и П. Нёрсом) был удостоен Нобелевской премии. Нарушения клеточного цикла характерны для опухолевых клеток, поэтому эти исследования являются серьёзным вкладом в разработку методов предотвращения и лечения рака.

Длительность жизни клетки. Во вновь образовавшейся клетке не всегда оказываются сформированными системы внутриклеточных структур, обеспечивающие её специфические функции и процессы жизнедеятельности. Необходимо некоторое время, чтобы сформировались все органоиды и были синтезированы все нужные ферменты. Этот ранний период существования клетки и одноклеточного организма называют *созреванием*. После него следует период *зрелой жизни* клетки, завершающийся её делением или смертью.

Зрелая клетка разных видов функционирует различное время. Некоторые клетки живут много лет. Например, нервные клетки живут на протяжении всей жизни человека (то же у всех млекопитающих), а эритроциты — 4 месяца, клетки эпителия тонкого кишечника живут 1–2 дня. Замена отмерших клеток осуществляется путём постоянного деления клеток. Установлено, что все клетки человека, кроме нервных, заменяются новыми примерно каждые 7 лет. Подобное наблюдается и у многоклеточных животных.

Клетки живут в течение времени, ограниченного их естественным генетическим механизмом. Генетически запрограммированное отмирание клеток называют *апоптозом*. Такое отмирание клеток у многоклеточного организма не вызывает воспалительных реакций и не нарушает жизнедеятельности ткани, где часть клеток подверглась апоптозу. Материал таких клеток может использоваться другими клетками ткани или удаляться из неё.

Когда исчерпываются функциональные возможности клетки, снижается её чувствительность к окружающей среде, нарушается внутреннее равновесие обменных процессов, блокируются гены, обеспечивающие размножение клетки, распадаются хромосомы и синтез в клетке прекращается. У такой клетки обычно наблюдается сморщивание ядра или распад его на части. Вслед за гибелью ядра разрушается и цитоплазма. Происходит запрограммированная гибель клетки (апоптоз).

Некоторые учёные считают, что клетки от начала своего возникновения после первого деления могут проходить несколько десятков клеточных циклов, а затем погибают. Утрату способности клеток начинать новые циклы эти учёные выдвигали как причину старения организма. Такая гипотеза была высказана исходя из наблюдений за развитием клеточных культур некоторых тканей. Но пока должного подтверждения эта гипотеза не получила.

Клетки свободноживущих одноклеточных организмов и клетки многоклеточных организмов могут погибнуть от многих внешних случайных причин (химические или радиационные поражения, травмы, ожоги и др.). В таких случаях распад клетки идёт хаотично, а образующиеся продукты распада раздражающе действуют на всё окружение, вызывая у многоклеточного организма воспалительные реакции. Случайная гибель клеток называется *некрозом* (греч. *nekros* — «мёртвый»). Некроз клеток может вызвать омертвление в живом организме отдельных органов или их частей и даже гибель всего организма.

1. Что такое клеточный цикл?
2. Какие функции в цикле жизни клетки выполняет интерфаза?
3. Почему клеточный цикл жизни начинается с деления и оканчивается делением?

Деление клетки для одноклеточных организмов служит механизмом *размножения*, ведущего к увеличению их численности. Деление у бактерий осуществляется путём образования поперечной перегородки, чему предшествует репликация и разделение кольцевой ДНК. У эукариот, обладающих ядром, деление как бесполое размножение протекает обычно в форме митоза. Многоклеточные живые существа, начавшие своё существование с одной клетки — зиготы, создают из неё путём многократно повторяющихся делений миллиарды клеток, образующих многоклеточный организм. Благодаря делению клеток идет индивидуальное развитие организма — увеличивается его рост, обновляются ткани, заменяются постаревшие и отмершие клетки. В тканях многоклеточных организмов в одно и то же время обычно можно обнаружить клетки, находящиеся в разных стадиях деления или пребывающие в интерфазе.

Митоз, или непрямо́е деление клетки, — это сложный процесс бесполого размножения.

В митозе различают четыре стадии деления ядра: *профаза*, *метафаза*, *анафаза* и *телофаза*. Эти стадии образуют непрерывную динамическую последовательность событий, сложность и красоту которых трудно оценить по описанию или по серии статических изображений. События, характеризующие фазы деления ядра, показаны на рис. 41.

Профаза. Переход из фазы G_2 (проемежутка) в фазу М клеточного цикла совершается постепенно. Удвоенные хромосомы медленно конденсируются (скручиваются), становятся видимыми в световой микроскоп и образуется биполярное митотическое веретено. Происходит быстрый распад ядерной оболочки на мелкие фрагменты. Нити веретена теперь могут проникнуть в ядерную область и прикрепиться к хромосомам. В хромосомах с каждой стороны центромеры образуются особые структуры — кинетохоры с кинетохорными микротрубочками. К ним и прикрепляются нити биполярного веретена.

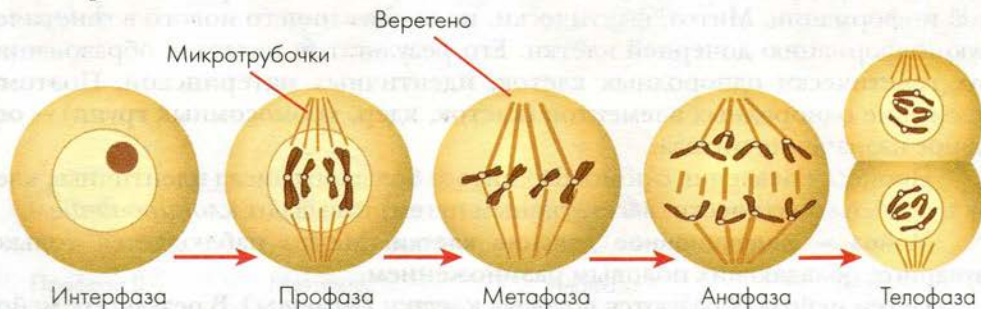


Рис. 41. Вид клетки во время четырёх фаз деления ядра

Метафаза. Хромосомы располагаются по экватору клетки таким образом, что их центромеры лежат в одной плоскости, перпендикулярно оси веретена. Один конец нитей веретена прикреплен к центромерам, другой — к центриолям на полюсе веретена.

Анафаза. Метафаза резко оканчивается, как будто по специальному сигналу, разделением двух хроматид каждой хромосомы. Отделившиеся хроматиды начинают медленно двигаться к полюсам веретена. Все хроматиды движутся с одинаковой скоростью (около 1 мкм/мин). Во время движения кинетохорные нити укорачиваются, по мере того как хромосомы приближаются к полюсам, при этом клетка заметно растягивается. Анафаза обычно продолжается несколько минут.

Телофаза. Как только разделённые дочерние хроматиды подходят к полюсам, кинетохорные нити рассыпаются и исчезают. Вскоре вокруг каждой группы дочерних хроматид образуется новая ядерная оболочка из фрагментов прежней ядерной оболочки и новых фрагментов. Скрученный (конденсированный) хроматин (особый белок) хромосом начинает разрыхляться, появляются ядрышки, и митоз заканчивается. После этого начинается процесс деления цитоплазмы (*цитокинез*). Мембрана между двумя дочерними ядрами начинает втягиваться внутрь в плоскости, перпендикулярной к длинной оси веретена. Образующаяся при этом борозда деления постепенно углубляется, пока не образуются две полностью разделённые дочерние клетки, каждая из которых вступает в новый клеточный цикл жизни.

Таким образом, в делении клетки традиционно выделяют пять стадий. Первые четыре из них составляют митоз, а пятой является цитокинез. Все эти стадии образуют непрерывную динамическую последовательность, выявленную на основе световой микроскопии живых клеток в сочетании с микрокиносъёмкой.

Биологическое значение митоза. Митоз лежит в основе роста и вегетативного размножения всех организмов, имеющих ядро, — эукариот. Основное значение митоза — воспроизведение идентичной клетки, поддержание постоянства числа хромосом, т. е. доскональное матричное копирование генетической информации. Митоз, фактически, не вносит ничего нового в генетическую информацию дочерней клетки. Его результатом является образование двух генетически однородных клеток, идентичных материнской. Поэтому умножение однородных элементов (клеток, ядер, хромосомных групп) — основное назначение митоза.

Процесс появления с помощью митоза большого числа идентичных клеток и особей (фактически, вегетативным путем) называют *клонированием*.

Мейоз — редукционное деление клетки. Мейоз наблюдается только у эукариот, обладающих половым размножением.

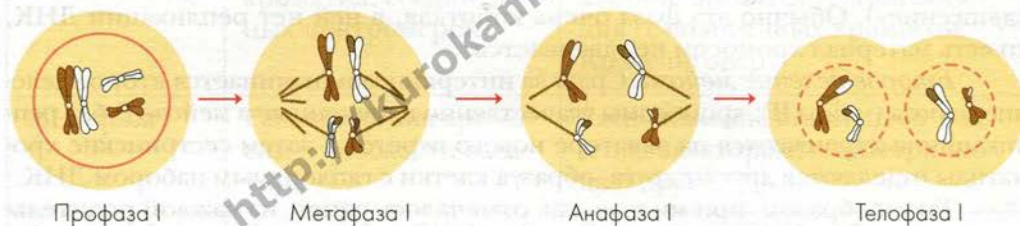
Путём мейоза образуются *половые клетки (гаметы)*. В результате мейоза из одной клетки с полным набором хромосом (обычно это *диплоидный*

набор — $2n$) получается четыре клетки с половинным — *одинарным*, или *гаплоидным* ($1n$), набором хромосом. Таким образом, мейоз — способ деления клетки, обеспечивающий редукцию (уменьшение) числа хромосом: от $2n$ до $1n$, т. е. в ходе мейоза происходит увеличение числа клеток, но с уменьшением количества хромосом в них. В связи с этим мейоз ещё называют *редукционным делением* клетки.

Перед началом мейоза, т. е. в период интерфазы, происходит рост клетки, увеличение её массы, количества органоидов и совершается удвоение (репликация) ДНК.

Мейоз совершается сходным образом у всех организмов в виде сочетания двух делений, быстро идущих друг за другом без перерыва, условно называемых мейоз I (или редукционное деление) и мейоз II (или эквационное деление). Каждое из этих двух делений ядра имеет несколько фаз, напоминающих фазы митоза: профаза, метафаза, анафаза и телофаза. Но удвоение ДНК происходит только перед первым делением в S-периоде интерфазы, предшествующей мейозу I. Схема протекающих в ядре изменений при первом делении мейоза и втором делении мейоза представлена на рисунке 42.

Мейоз I



Мейоз II

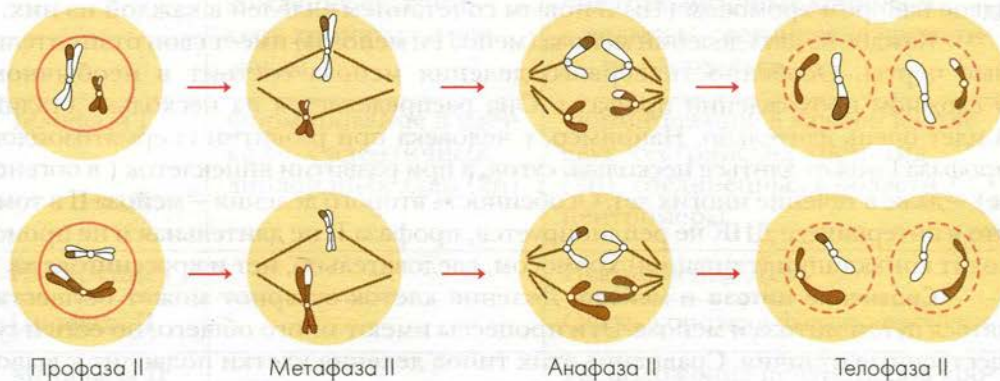


Рис. 42. Схема мейоза

Рассмотрим особенности фаз мейоза.

Первое деление мейоза. В мейоз I вступают клетки, ядра которых диплоидны ($2n$), т. е. они содержат по две копии каждой хромосомы, одна из которых происходит от одного родителя, а вторая — от другого. Эти две копии называются гомологами (греч. *homoiós* — «подобный», «одинаковый»).

В процессе мейоза I ДНК удваивается и образуются пары гомологичных хромосом (*биваленты*), между которыми совершается в нескольких точках слипание и обмен участками ДНК — *кроссинговер* (англ. *crossing-over* — «перекрёст»).

В итоге при первом делении мейоза каждая дочерняя клетка наследует две копии одного из двух гомологов и поэтому содержит диплоидное количество ДНК. Однако каждая появившаяся дочерняя клетка уже отличается от родительских диплоидных клеток в двух направлениях: 1) обе копии ДНК происходят лишь от одной из двух гомологичных хромосом — либо от отцовской, либо от материнской; 2) эти две копии дочерняя клетка получает в виде тесно связанных, составляющих единую хромосому *сестринских хроматид*, в которых уже произошёл перекрёстный обмен отдельными участками ДНК.

После этого клетки вступают в интерфазу II перед вторым делением мейоза — её называют *интеркинезом* (лат. *inter* — «между»; греч. *kinesis* — «движение»). Обычно эта фаза очень короткая, в ней нет репликации ДНК, то есть материал хромосом не удваивается.

Второе деление мейоза. Сразу за интеркинезом начинается второе деление мейоза (мейоз II): хромосомы (качественно измененные в мейозе I) без репликации выстраиваются на экваторе нового веретена, затем сестринские хроматиды отделяются друг от друга, образуя клетки с гаплоидным набором ДНК.

Таким образом, при митозе, как отмечалось ранее, из каждой родительской клетки образуется две идентичных дочерних клетки с неизменным набором хромосом ($2n$), а при мейозе образуется четыре клетки с уменьшенным вдвое набором хромосом ($1n$) и новым сочетанием аллелей в каждой из них.

Каждое из двух делений мейоза (мейоз I и мейоз II) имеет свои отличительные черты. Особенность первого деления мейоза состоит в необычном и сложном прохождении профазы. Она распределяется на несколько стадий и идёт очень длительно. Например, у человека при развитии сперматозоидов профаза I может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток (в оогенезе) — даже в течение многих лет. Особенность второго деления — мейоза II в том, что в интеркинезе ДНК не реплицируется, профаза II не длительная и не происходит конъюгации (слипания) хромосом, следовательно, нет и кроссинговера.

Сравнение митоза и мейоза. Деление клеток эукариот может осуществляться путём митоза и мейоза. Эти процессы имеют много общего, но есть и существенные отличия. Сравнение этих типов деления клетки подводит к выводу, что митоз — более древний способ и в процессе эволюции он, видимо, предшествовал мейозу. Сопоставление митоза и мейоза приведено в таблице 3.

Сравнение митоза и мейоза

Стадия	Митоз	Мейоз
1	2	3
Весь процесс	Короткий процесс (при образовании соматических клеток)	Длительный процесс (при образовании половых клеток — гамет)
Интерфаза	S-фаза предшествует каждому делению. Синтез ДНК. Удвоение хромосом	S-фаза имеется только перед первым делением, отсутствует перед вторым делением. Синтез ДНК. Удвоение хромосом
Профаза I	Достаточно короткая. Компактизация хромосом. Они состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой	Очень длительная. Компактизация хромосом. Они состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой. Образование бивалентов. Конъюгация гомологичных хромосом. Кроссинговер
Метафаза I	Расположение хромосом в плоскости экватора	Расположение бивалентов над и под экватором, симметрично друг другу
Анафаза I	Репликация ДНК в области центромер. Расхождение сестринских хроматид к полюсам	Репликация ДНК в области центромер не происходит. Расхождение гомологичных хромосом к полюсам, сестринские хроматиды не расходятся
Телофаза I	Формирование в клетке двух идентичных диплоидных ядер ($2n$)	Формирование в каждой клетке двух сестринских хроматид ($2n$), соединенных в области центромеры
Интеркинез	—	Нет удвоения ДНК
Профаза II	—	Очень короткая фаза по времени
Метафаза II	—	Расположение центромеров хромосом в плоскости экватора

1	2	3
Анафаза II	—	Расхождение сестринских неидентичных хроматид к полюсам
Телофаза II	—	Формирование четырёх гаплоидных ядер ($1n$), которые могут различаться между собой генотипически

Биологическое значение мейоза заключается в том, что благодаря редукции числа хромосом и образованию половых клеток с гаплоидным набором хромосом при оплодотворении обеспечивается поддержание постоянства состава хромосом вида из поколения в поколение. Кроме того, мейоз обеспечивает комбинативную изменчивость. Поскольку хромосомы разных бивалентов расходятся в анафазе I независимо друг от друга, это обеспечивает рекомбинацию родительских наборов хромосом и рекомбинацию участков гомологичных хромосом.

1. Поясните роль интерфазы в процессе деления клетки.
2. Какова роль кроссинговера в мейозе?
3. Спроектируйте события в клетке, если в ходе митоза по каким-то причинам не осуществится анафаза.
4. Укажите отличие мейоза от митоза. Для этого найдите три правильных ответа из шести предложенных:
 - а) происходят два следующих друг за другом деления;
 - б) происходит одно деление, состоящее из четырех фаз;
 - в) образуется две дочерние клетки, идентичные материнской;
 - г) образуется четыре гаплоидные клетки;
 - д) к полюсам клетки расходятся и гомологичные хромосомы и хроматиды;
 - е) к полюсам расходятся только хроматиды.

Лабораторная работа № 2 (см. Приложение)

Особенности образования половых клеток

Образование гамет. Специализированные *половые клетки*, или *гаметы*, участвуют в половом размножении живых существ.

Обычно в клетках тела эукариот содержится два набора хромосом ($2n$), попавших туда в результате оплодотворения от обоих родителей. При деле-

нии клетки в процессе митоза обе вновь образовавшиеся дочерние клетки получают одинаковое количество (оба набора) хромосом с находящимися в них ДНК и более или менее равномерно распределенные основные органоиды цитоплазмы. Таким путём образуются все соматические клетки.

Образование половых клеток идёт иначе. Происходит этот процесс в специализированных частях организма – половых железах. У большинства животных, как правило, половые клетки обособляются от соматических на ранних стадиях эмбрионального развития в зачаток половой железы, состоящей из первичных половых и соматических клеток. В половой железе обычно различают три зоны, соответствующие четырём периодам развития половых клеток (рис. 43). *Первый* период характеризуется тем, что образуется соответствующая зона, где идёт размножение первичных половых клеток. В мужских половых железах эти первичные делящиеся клетки называют *сперматогониями* (греч. *sperma* – «семя»; *gonos* – «рождение»), а в женских – *оогониями* (греч. *oón* – «яйцо»). *Второй* период отражает рост образовавшихся сперматогониев и оогониев и их подготовку к делению созре-

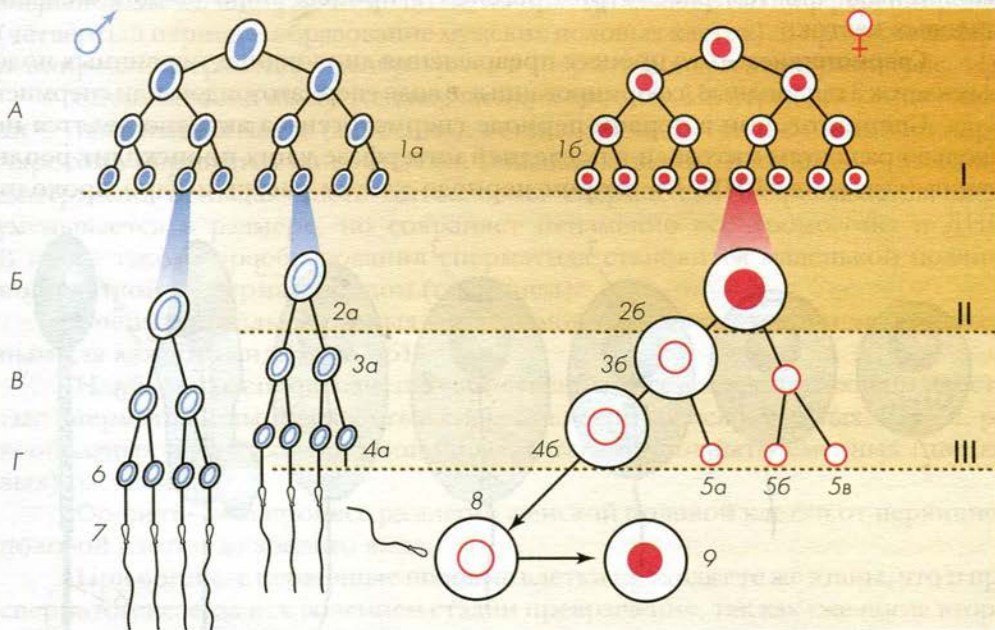


Рис. 43. Схема развития половых клеток (на примере морского ежа): I – зона размножения (1а – сперматогонии, 16 – оогонии); II – зона роста (2а – сперматоциты и 26 – ооциты первого порядка); III – зона созревания (3а – сперматоциты и 36 – ооциты второго порядка, 4а – сперматиды, 46 – яйцеклетка, 5а, 5б, 5в – направительные тельца, 6–7 – превращение сперматид в сперматозоиды, 8–9 – оплодотворение и образование зиготы). А – первый период; Б – второй период; В – третий период; Г – четвёртый период

ния. Здесь клетки приступают к мейозу I: началась профазы I. Это самый длинный и сложный период, на котором совершается репликация ДНК, конъюгация гомологичных (мужской и женской) хромосом и кроссинговер. При этом клетки увеличиваются в размере. В *третьем* периоде происходит деление созревания (т. е. завершается мейоз I и мейоз II). В *четвёртом* периоде идёт формирование половых клеток, готовых к оплодотворению. В ходе этого многоэтапного процесса из клеток с двойным — диплоидным ($2n$) набором хромосом образуются половые клетки, имеющие одинарный — гаплоидный ($1n$) набор хромосом.

В процессе развития половых клеток особенно важные события совершаются во втором и третьем периоде, когда происходит деление созревания, или мейоз. В результате двух последовательных делений мейоза образуются четыре дочерние клетки, каждая из которых несёт *гаплоидный* ($1n$) набор хромосом.

Подчеркнем, что в мейоз вступали *диплоидные* ($2n$) клетки.

Процессы формирования мужских и женских половых клеток у животных несколько различаются между собой. Поэтому рассмотрим их отдельно. Обратимся вначале к процессу образования мужских половых клеток — *сперматогенезу*, а затем рассмотрим *оогенез* — процесс образования женских половых клеток.

Сперматогенез — это процесс превращения диплоидных первичных половых клеток в гаплоидные, сформированные в виде сперматозоидов, или спермиев.

Сперматогонии в первом периоде сперматогенеза активно делятся несколько раз путем митоза, и в последней интерфазе у них происходит репликация (удвоение) ДНК. Во втором периоде клетки растут и ядро проходит

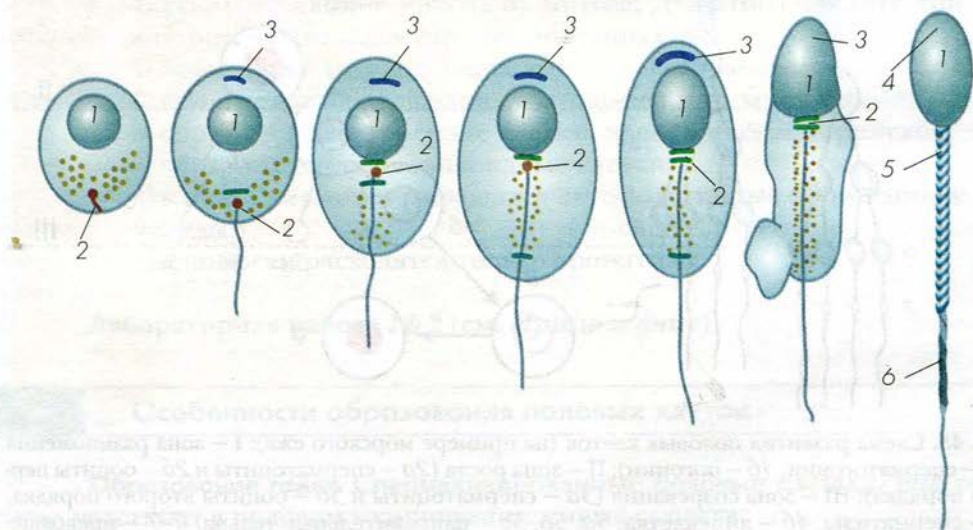


Рис. 44. Процесс формирования сперматозоидов: 1 — ядро; 2 — центриоль; 3 — развивающаяся акросома; 4 — головка; 5 — шейка; 6 — хвостик

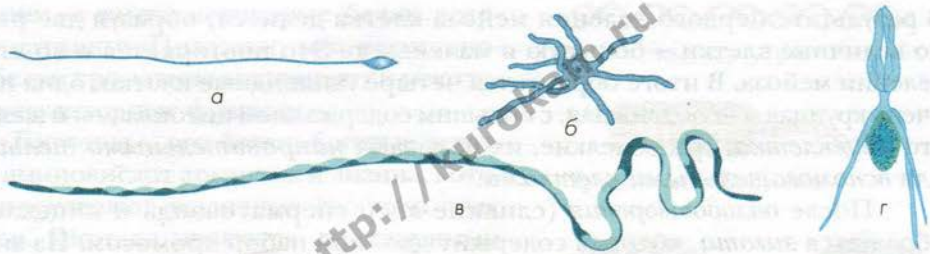


Рис. 45. Различные формы сперматозоидов у животных: *a* – у барана; *б* – у круглого червя; *в* – у жука; *г* – у рака

длинную профазу мейоза, во время которой совершаются конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер и образуются биваленты (пары конъюгирующих хромосом). В третьем периоде происходит завершение мейоза I и мейоз II, в результате чего образуются гаплоидные клетки.

Такие клетки, только что образовавшиеся в процессе мейоза, называют *сперматидами*. Они уже не делятся, но претерпевают этап дифференцировки (четвёртый период – образование мужских половых клеток). В процессе дифференцировки сперматиды преобразуются в сперматозоиды, или спермий (рис. 44).

Сперматозоид имеет головку, шейку и хвостик. На переднем конце головки – уплотненная часть (акросома), остальную часть головки занимает ядро. Акросома образуется из комплекса Гольджи, а шейка и хвостик – из одной центриоли. Большая часть цитоплазмы сперматиды отбрасывается, ядро уменьшается в размере, но сохраняет неизменно все хромосомы и ДНК. В итоге такого преобразования сперматиды становятся маленькой подвижной клеткой – сперматозоидом (спермием).

Сперматозоиды у разных организмов обладают строением, характерным для каждого вида (рис. 45).

Наиболее распространены свойственные всем млекопитающим хвостатые сперматозоиды. Бесхвостые спермий встречаются у круглых червей, ракообразных и других беспозвоночных, а также у покрытосеменных (цветковых) растений.

Оогенез – это процесс развития женской половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца.

При оогенезе первичные половые клетки проходят те же этапы, что и при сперматогенезе, за исключением стадии превращения, так как уже после второго деления мейоза бывший оогоний превращается в яйцеклетку. Однако различие выявляется также в особенностях роста и делений созревания (мейоза).

Период роста длится значительно дольше, чем при сперматогенезе. Выделяют этапы малого роста и большого роста. Во время последнего клетка увеличивается в сотни, даже в тысячи раз, в основном за счёт накопления рибосом и желтка. В это время протекает главная часть мейоза – профазы I.

В результате первого деления мейоза клетка делится, образуя две разные по величине клетки – большую и маленькую. Это повторяется и во втором делении мейоза. В итоге образуются четыре гаплоидные клетки: одна из них очень крупная и неподвижная, с большим содержанием цитоплазмы и желтка – это *яйцеклетка*; три – мелкие, их называют *направительными тельцами*, или *вспомогательными клетками*.

После *оплодотворения* (слияние ядер сперматозоида и яйцеклетки) образуется *зигота*, которая содержит двойной набор хромосом. Из зиготы путем митоза создаются соматические клетки, из которых строятся ткани и органы нового организма.

1. Поясните, когда происходит образование половых клеток.
2. Каково биологическое значение разницы в размерах женской и мужской половых клеток?
3. Заполните таблицу по предложенной схеме: а) впишите названия периодов процесса образования половых клеток; б) охарактеризуйте особенности сперматогенеза и оогенеза по их периодам.

Период	Сперматогенез	Оогенез

§ 24

Структура и функции хромосом

Структура хромосом. *Хромосомы* – это основные органоиды клеточного ядра, являющиеся носителями генов и определяющие наследственные свойства клеток и организмов.

В большинстве случаев хромосомы хорошо видны лишь в делящихся клетках. На стадии метафазы их можно видеть даже в световом микроскопе. В этот период удается определить число хромосом, их размеры, форму и строение.

Число хромосом обычно постоянно для всех клеток особи любого вида животных и растений; то же и у человека. Но у разных видов количество хромосом не одинаково. Их может быть в ядре от двух до нескольких сотен.

Каждая хромосома образована одной молекулой ДНК и сопутствующими ей белками. В структурной организации ДНК центральную роль играют специфические белки – *гистоновые* и *негистоновые*. Считается, что вся ядерная ДНК ассоциирована с этими белками и образует нуклеопротеиновый комплекс, называемый *хроматином* (греч. *chromatos* – «цвет», «окраска»).

Негистоновые белки очень разнообразны. Среди них находятся многочисленные ферменты, обеспечивающие процессы репликации ДНК, транс-

крипции, а также некоторые белки ядерного матрикса. Полагают, что негистоновые белки хроматина выполняют и некоторые регуляторные функции.

Гистоны — это белки, богатые остатками аминокислот аргинина и лизина, которые определяют щелочные свойства этих белков. Гистоны являются структурными белками, выполняющими важную роль — упаковку ДНК. Например, в растянутом состоянии длина двойной спирали ДНК, содержащейся в хромосоме человека, составила бы в среднем около 4–5 см, а с помощью гистонов такая молекула упакована в хромосоме, измеряемой долями микрометра. По сравнению с остальными белками количество гистонов в клетке очень велико — оно почти равно массе ДНК, содержащейся в ядре, что свидетельствует об их большом и активном участии в структурировании хроматина от молекулярного состояния ДНК до её формы в виде хромосомы.

Молекула ДНК в хромосоме упакована очень компактно. Различают несколько уровней *компактизации* хроматина в ядре клеток эукариот: от двойной нитевидной спиралевидной молекулы ДНК до её суперупакованного состояния в хромосоме (рис. 46).

Форма хромосом в клетках разных видов различна. Но все они построены по одному плану. На стадии метафазы митоза хромосомы хорошо различимы в микроскопе. Они имеют вид двух палочковидных телец — *хроматид*, скреплённых перетяжкой — *центромерой*. Центромера — это небольшой участок хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена при митозе (и мейозе) и который контролирует движение разделяющихся хромосом при делении клетки. Центромера делит хромосому на два равных по длине *плеча*. Концевые участки хромосом называют *теломерами*. Они предохраняют концы хромосом от слипания.

Хромосомы, лишённые центромеры, не способны совершать упорядоченное движение при делении клетки. Обычно центромера у хромосомы занимает определённое место, и это является одним из признаков, по которым хромосомы различают. Изменение положения центромеры в той или иной хромосоме служит показателем хромосомных перестроек.

Как особенность хромосом следует отметить их способность к удвоению (самовоспроизведению). В основе удвоения хромосом лежит процесс ре-

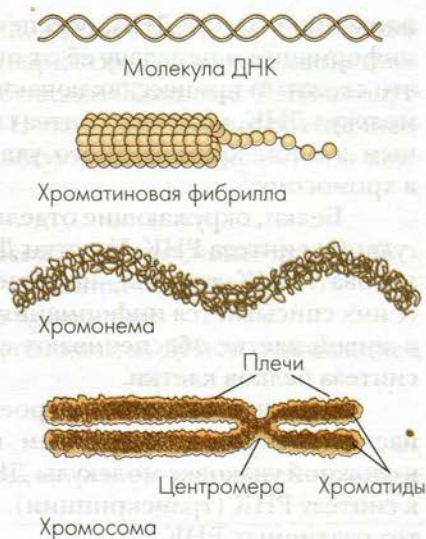


Рис. 46. Различные уровни компактизации хроматина в ядре

пликации молекул ДНК, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу её от поколения к поколению. Удвоение хромосом — это сложный процесс, включающий в себя не только репликацию гигантских молекул ДНК, но также синтез связанных с ДНК хромосомных белков. Конечным этапом хромосомного удвоения является упаковка ДНК и их белков в хромосому.

Белки, окружающие отдельные участки ДНК, принимают участие и в регуляции синтеза РНК. Участки ДНК, прикрытые белками, не способны синтезировать РНК, т. е. они «нечитаемы», а освобожденные от белков — способны (с них списывается информация, т. е. они «читаемы»). Но в целом хромосомы в живой клетке обеспечивают синтез РНК, необходимый для последующего синтеза белков клетки.

Функции хромосом. Строением молекулы ДНК обеспечивается запись наследственной информации в хромосоме, а белки принимают участие в сложной упаковке молекулы ДНК в хромосому и в регуляции её способности к синтезу РНК (транскрипции). Разные участки хромосом обеспечивают синтез различных РНК.

Хромосомы осуществляют сложную координацию и регуляцию процессов в клетке путём синтеза первичной структуры белка, информационной и рибосомной РНК.

Хромосомы несут в себе систему генов, с помощью которых в хромосомах в определённом порядке записана генетическая (наследственная) информация организмов. Система записи наследственной информации в молекулах ДНК в виде некоторой последовательности нуклеотидов, определяющей соответствие гена той или иной аминокислоте при синтезе белка, называется *генетическим кодом*.

Именно последовательность нуклеотидов в цепях ДНК определяет генетический код, т. е. наследственную информацию о последовательности включения аминокислот в синтезирующуюся полимерную молекулу белка в соответствии с последовательностью нуклеотидов ДНК генов. Генетический код в живых клетках осуществляется при помощи двух матричных процессов — *транскрипции* (списывания) и трансляции (прочитывания). Считывание начинается с определённой точки и идёт всегда в одном направлении в пределах одного гена (подробнее эти вопросы будут рассмотрены в § 30).

Напомним, что ген — это функционально неделимая единица генетического материала, участок молекулы ДНК хромосомы в виде нескольких линейно расположенных нуклеотидов, а совокупность генов всех хромосом — это генотип.

Подытоживая сказанное, отметим, что главная функция хромосом — передача кода генетической информации дочерним поколениям клетки. Таким образом, хромосомы с заключёнными в них генами составляют непрерывный

ряд воспроизведения жизни в ряду поколений. Хромосомы — основные компоненты ядра; их число, размеры и форма (кариотип) являются свойством вида. Они состоят из одной молекулы ДНК с белками. Комплекс ДНК с сопутствующими белками называют *хроматином*. Белки в хроматине обеспечивают компактизацию ДНК (длинные нити молекулы ДНК собираются в компактную хромосому).

1. Охарактеризуйте строение хромосомы. Хромосома — это ДНК?
2. Поясните, какие функции в ядре выполняет хроматин.
3. Что является продуктом действия хромосом?
4. Поясните, какая разница между репликацией ДНК и репликацией хромосом.

Многообразие прокариот

Наиболее древней формой жизни была, вероятно, примитивная прокариотическая клетка, возникшая более 3,5 млрд лет назад как результат биопоза. В ходе эволюции достигнуто поразительное разнообразие прокариотных форм, однако общий план строения клетки не претерпел принципиальных изменений. В общих чертах примитивные одноклеточные организмы были подобны бактериям, существующим и поныне. Рассмотрим их многообразие и особенности.

Многообразие бактерий как представителей прокариот. Долгое время всё разнообразие примитивных микроорганизмов относили к одному царству — Бактерии. Позже, с созданием электронного микроскопа и выявлением свойств прокариотной клетки, их выделили в особое надцарство — *Доядерные*, или *Прокариоты*. По мере изучения их свойств (признаков строения и жизнедеятельности организмов) прокариот разделили на несколько различных групп (столь велики оказались различия между ними), которые сейчас именуют: бактерии, архебактерии, цианобактерии, актиномицеты, микоплазмы, микобактерии, хламидобактерии и др.

Эти разные группы бактерий обычно объединяют в два царства: Бактерии и Архебактерии. Иногда выделяют ещё царство Цианобактерии и Миксомицеты, однако большинство систематиков обе эти группы относят к царству бактерий.

Архебактерии отличаются от истинных бактерий рядом существенных признаков физиолого-биохимического свойства. Большинство из них являются хемоавтотрофами. У некоторых видов в результате энергетического обмена веществ образуется метан. Среди архебактерий описано более 200 видов. Полагают, что архебактерии — одни из наиболее древних прокариот. Их

обнаружили давно, но изучили лишь в конце 70-х гг. XX в. Археобактерии широко распространены в природе. Они имеются в природных водоёмах, болотах, в сточных водах, горячих источниках, сероводородных водах, в крайне солёных водах Мёртвого моря и даже в кишечнике травоядных животных.

Бактерии — самая многочисленная и хорошо изученная группа видов прокариот. Однако классификация порядков, семейств и родов бактерий основана не на их филогенетических связях, а на физиологических свойствах и практическом значении. Среди бактерий имеются аэробные и анаэробные, хемотрофы и фототрофы, потребляющие для энергетических процессов органические вещества (*органотрофы*), минеральные вещества (*литотрофы*), а также и то и другое (*миксотрофы*). Бактерии являются сапротрофами, паразитами, хищниками, симбионтами. Встречаются повсюду.

Цианобактерии (цианеллы), или *синезеленые водоросли*, — особая группа бактерий, как бы их вторая ветвь, которую выделяют в отдельное *подцарство* царства бактерий. В это подцарство входят виды, способные осуществлять фотосинтез. В отличие от других фототрофных бактерий у цианобактерий есть пигменты, свойственные растениям: *хлорофилл* и *фикобилипротеиды* (встречаются у красных водорослей). Система видов цианобактерий построена, в отличие от других, на филогенетической основе. Их насчитывается более 2000 видов (150 родов). Растут они в самых различных условиях в воде и на суше. Вместе с грибами образуют симбиозы лишайников. Роль этой группы в истории Земли велика, так как они впервые создали свободный кислород в атмосфере нашей планеты. Многие виды фиксируют молекулярный азот.

Актиномицеты и родственные им организмы от других бактерий отличаются ветвлением своих клеток и образованием гиф (греч. *hyphē* — «паутина», «ткань»). Размножаются делением клеток или фрагментацией (распадением) гиф на части различной величины. Многие из актиномицетов являются паразитами, болезнетворными (патогенами) для растений, животных и человека. Среди них — возбудители туберкулеза и лепры (проказы), заболеваний почек, оболочек мозга, кожи (вызывают нагноение и свищи). Есть среди них и симбионты, которые, например, поселяясь в корневых клубеньках бобовых растений, фиксируют молекулярный азот.

Несмотря на различия между археобактериями и бактериями, их часто называют обобщенным термином — «бактерии».

Общая характеристика бактерий. Преобладающее большинство видов являются одноклеточными организмами. Их средние размеры микроскопически малы и лежат в пределах 0,5–3,0 мкм. Есть среди них клетки-гиганты; например, длина нитчатой серобактерии *Beggiatoa gigantea* достигает 3 мм при диаметре клетки до 55 мкм. Но видов с крупными клетками бактерий очень мало. Также немногочисленны виды очень мелких бактерий. Самые мелкие среди них — это группа видов микоплазм, размер клеток которых составляет 0,12–0,15 мкм. Учёные подсчитали, что в клетке микоплазм содер-

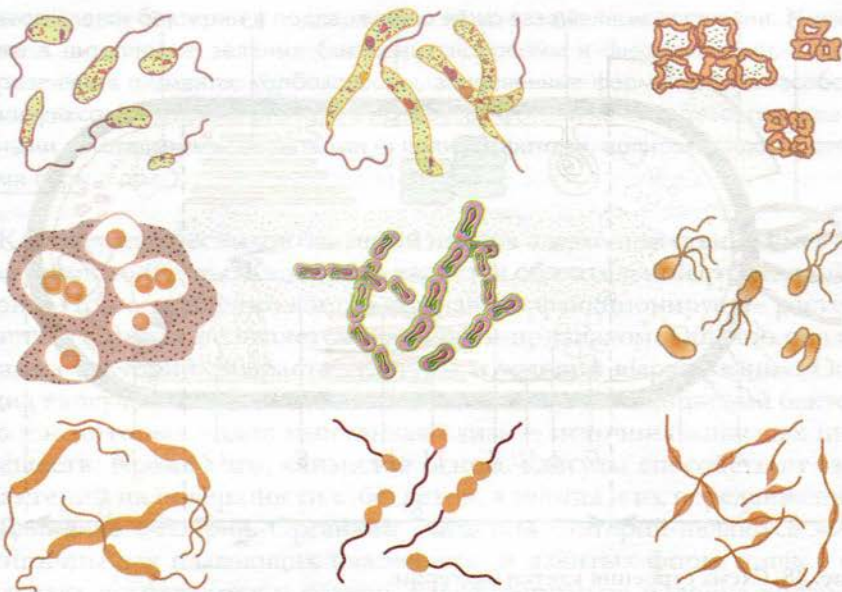


Рис. 47. Формы клеток бактерий

жится 1200 молекул белка и осуществляется около 100 ферментативных реакций. Полагают, что, вероятно, это и есть тот минимум, который способен обеспечить жизнедеятельность наиболее примитивного организма.

Формы клеток бактерий весьма разнообразны (рис. 47). Есть палочковидные, шаровидные, каплевидные, разветвлённые и неветвистые, стебельковые и почкующиеся, нитчатые и извитые (это наблюдается у представителей обоих царств — бактерий и архебактерий). Однако основную массу всех видов бактерий можно разделить на три группы: шаровидные, или кокки, палочковидные и извитые. Бактерии существуют одиночно или группируются в цепочки и комочки.

Строение бактерий. Клетки всех типов бактерий, несмотря на их малые размеры, имеют много структурных компонентов, свойственных прокариотам. На схеме клетки бактерии показаны все её основные и временные структуры (рис. 48). Клетка одета плотной оболочкой, лежащей снаружи цитоплазматической мембраны и называемой *клеточной стенкой*. Структурной частью клеточной стенки является *муреин* — сложное вещество, в состав которого входят сахара, несущие азот (аминосахара), и 4–5 аминокислот.

Следует заметить, что, несмотря на примитивность прокариотной клетки, бактерии обладают сложным строением и несколькими механизмами осуществления процессов жизнедеятельности. Так, единственная цитоплазматическая мембрана не только окружает содержимое клетки, обеспечивая

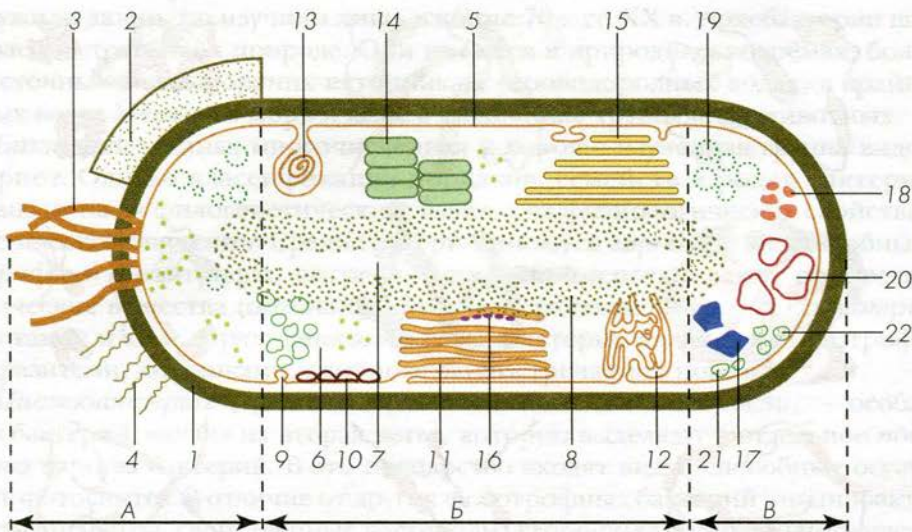


Рис. 48. Схема строения клетки бактерии:

А – поверхностные структуры: 1 – клеточная стенка; 2 – капсула, или слизистый слой; 3 – жгутики; 4 – фимбрии;

Б – цитоплазматические структуры: 5 – цитоплазматическая мембрана; 6 – цитоплазма; 7 – нуклеоид; 8 – рибосомы; 9 – хроматофоры; 10 – везикулы; 11 – пластинчатые тилакоиды; 12 – трубчатые тилакоиды; 13 – мезосома; 14 – аэросомы; 15 – ламеллярные структуры; 16 – карбоксисомы;

В – запасные вещества: 17 – полифосфаты; 18 – полисахариды; 19 – поли-β-оксимасляная кислота; 20 – включения серы; 21, 22 – жировые капли

избирательное поступление в клетку и удаление из неё веществ, но и способна образовывать многочисленные *впячивания (инвагинации)* различной формы внутрь цитоплазмы. Это происходит в связи с тем, что темпы роста мембраны превышают рост клеточной стенки – толстой и многослойной наружной структуры клетки. Обособившиеся впячивания называют *мезосомами*. Мезосомы бывают разными по размерам и форме. Самые простые имеют форму пузырьков, но есть и более сложные – пластинчатые, трубчатые и смешанного типа. Полагают, что мезосомы участвуют в формировании перегородки при делении клетки и разделяют содержимое клетки на относительно обособленные отсеки, обеспечивая этим благоприятные условия протекания ферментативных процессов.

Много различных структурных включений содержится и в цитоплазме. Помимо рибосом здесь имеются *аэросомы* (газовые вакуоли) – структуры, окружённые белковой мембраной. Наполняющий их газ аналогичен составу газов внешней среды. Аэросомы у бактерий – обитателей водоёмов способствуют снижению удельного

веса клетки бактерии и поддержанию её во взвешенном состоянии. Имеются также в цитоплазме зелёных бактерий хлоросомы и фикобилисомы, содержащие различные пигменты; карбоксисомы, заполненные ферментами, способствующими фиксации углекислого газа в процессах фото- и хемосинтеза; гранулы с запасными питательными веществами — полифосфатами, полисахаридами, отложениями серы и др.

Клетка у многих видов бактерий поверх клеточной стенки имеет *капсулу* различной толщины. Капсула не является обязательной структурой клетки бактерий. При её удалении клетка нормально функционирует — растёт и размножается. Капсула не является и видовым признаком. Обычно она зависит от штамма бактерий, возраста культуры и условий выращивания. Основная функция капсулы — защитная (от высыхания, от проникновений бактериофага), но у некоторых видов капсульная слизь — источник запасных питательных веществ. Кроме того, слизистая основа капсулы способствует закреплению бактерий на поверхности субстратов, а иногда и их передвижению.

Движение бактерий. Органами движения бактерий являются *жгутики*. Они типичны для плавающих палочковых и извитых форм, лишь в единичных случаях встречаются у кокков. Работа жгутиков подобна корабельному винту. Все имеющиеся жгутики при движении собираются в один пучок; быстро вращаясь против часовой стрелки, они вызывают вращение клетки в противоположном направлении (по часовой стрелке) и с меньшей скоростью. Нередко клетка бактерии проходит за секунду расстояние в 20–60 мкм, что в 20–50 раз больше длины её собственного тела. Самая быстродвигающаяся бактерия — холерный вибрион, его скорость движения равна 200 мкм/с.

Жгутики помогают бактерии менять направление вращения. В этом случае бактерия останавливается и начинает кувыркаться, после чего её вращение меняет направление. Существует ещё скользящий тип движения, он характеризуется очень малой скоростью (2–10 мкм/с) и наблюдается у микоплазм, архебактерий (нитчатых серобактерий) и цианобактерий. У последних скользящему движению способствуют фибриллы. Полагают, что функция фибрилл аналогична функции жгутиков, только фибриллы находятся в клеточной стенке и не выходят на поверхность тела цианобактерии. Скользящее движение архебактерий сопровождается вращением клетки.

Направленное передвижение бактерий в ответ на действие раздражителя называют *таксисом* (греч. *taxis* — «передвижение»). Различают хемотаксис, аэротаксис, фототаксис. Обладая высокой чувствительностью к действию различных факторов среды, бактерии способны за очень короткое время локализоваться в оптимальной зоне обитания.

Спорообразование у бактерий. При неблагоприятных условиях среды (истощение питательного ресурса, недостаток углерода, азота или фосфора,

повышенное содержание кислорода, изменение рН, избыточное накопление калия и марганца и др.) клетка бактерии переходит к спорообразованию. Оно наблюдается почти у половины всех видов бактерий, особенно часто у палочковидных бактерий аэробного рода *Бациллы* и анаэробного рода *Клостридий*. В состоянии споры бактерии переживают неблагоприятные факторы среды достаточно длительное время. При наступлении благоприятных условий спора пробуждается и бактерия начинает активную жизнь. Образование спор у бактерий не связано с размножением (одна клетка образует одну спору, и она прорастает в одну клетку), а является естественным физиологическим процессом, сложившимся в ходе эволюции как адаптация к выживанию вида в неблагоприятных условиях внешней среды.

С одной стороны, всё сказанное о строении клеток бактерий свидетельствует об их достаточно сложной структуре. Хотя они относятся к примитивным (древним по типу строения) одноклеточным организмам, но обладают рядом ценных приспособительных свойств, обеспечивающих им успешное существование. С другой стороны, клетки бактерий, несмотря на малые размеры, являются активной формой жизни, реагирующей на факторы внешней среды и хорошо выживающей в изменяющихся условиях.

1. Назовите функции основных структур клетки бактерии.
2. Докажите, что клетка бактерии является биосистемой.
3. Поскольку цианобактерии, обладая хлорофиллом, способны к фотосинтезу, их считают эволюционно более молодой группой среди прокариот. А какие ещё признаки этих организмов вы назовёте в подтверждение данной идеи?

Роль бактерий в природе

Всё усиливающееся загрязнение биосферы продуктами антропогенной деятельности, падение плодородия почв, сокращение биологического разнообразия видов на нашей планете, необходимость обеспечить питанием растущее население Земли вызвали новую волну научного и практического интереса к бактериям как активным участникам биологического круговорота, способным решить многие из названных проблем.

Бактерии характеризуются поразительным многообразием метаболических процессов. Они способны получать энергию для жизнедеятельности не только паразитическим путём, но и за счёт брожения и окисления органических и неорганических веществ. Многие бактерии являются типичными сапротрофами и симбионтами. За последние годы накопился обширный материал, свидетельствующий о важной роли прокариот в биосфере.

Бактерии — фиксаторы азота. Особенно большое внимание исследователей в настоящее время привлекает проблема биологической фиксации молекулярного азота. В этом прослеживается огромная роль прокариот для жителей биосферы.

Дело в том, что все эукариоты не способны фиксировать молекулярный азот, они используют его исключительно в минеральных соединениях. Из всего многообразия микроорганизмов лишь некоторые представители прокариот способны в своём питании усваивать молекулярный азот из атмосферы и делать его доступным для поглощения другими организмами. Это археобактерии, бактерии и цианобактерии. Их роль в природе поэтому очень весома. Размеры вовлечения прокариотами атмосферного азота в фиксированные соединения столь огромны по своей масштабности и значимости для земледелия, что идут рядом с фотосинтезом.

Следует заметить, что производство аммиака техническим путём требует значительного количества электроэнергии и природного газа. Процесс идёт при температуре 500–600 °С и давлении 200–300 атмосфер в присутствии катализаторов. Затем аммиак превращают в азотные удобрения, что также требует затрат сырья и энергии. Всё это существенно удорожает производство азотных удобрений, а без них растения не могут образовывать аминокислоты, белки и другие органические вещества, важные для жизнедеятельности организма человека и всех других живых существ.

В отличие от промышленного производства азотных соединений процесс биологической фиксации азота в прокариотных клетках регулируется ферментами и идёт при нормальном атмосферном давлении и обычной температуре, но нуждается в энергии. Эту энергию прокариотные азотфиксаторы получают или у зелёных растений, с которыми они вступают в симбиотические отношения (клубеньковые бактерии), или в процессе переработки продуктов фотосинтеза, оказавшихся в почве или в воде.

Основоположник отечественной агрохимии Дмитрий Николаевич Прянишников (1865–1948) называл клубеньковые бактерии и бобовое растение миниатюрным заводом по утилизации азота, работающим за счёт солнечной энергии.

Обработка почвы перед посевом или посадкой растений бактериальными препаратами, например с азотфиксирующими бактериями, даёт значительное повышение урожайности. Однако роль бактерий в жизнедеятельности растений гораздо шире, чем только участие в обеспечении фиксированным азотом и другими элементами минерального питания.

Использование бактерий человеком. В настоящее время хорошо исследована способность бактерий синтезировать такие биологически активные соединения, как ауксины, гибберелины, витамины, каротиноиды, ферменты, аминокислоты и др. Выделяя эти вещества во внешнюю среду, бактерии тем

самым активизируют (или убивают) многие соседствующие с ними организмы. Эти свойства бактерий сейчас широко используются человеком в промышленной биотехнологии с целью получения массовой продукции активных веществ. Особенно широкое применение нашла способность некоторых прокариот продуцировать бактериоцины, т. е. антибиотические вещества, помогающие в защите растений от насекомых-вредителей, грызунов и различных фитопатогенов.

Многие виды прокариот способны к синтезу *витаминов*, в том числе таких, которые не могут образовывать эукариоты. К ним, например, относится один из важнейших и дефицитных для многих высших организмов кобальтсодержащий витамин В₁₂, или цианокобаламин.

Многие прокариоты, непосредственно связанные с корневыми системами высших растений (клубеньковые бактерии и патогенные агробактерии), способны синтезировать гормоны, активно влияющие на обмен веществ растительного организма, и тем оказывать регулирующее действие на физиологические процессы в надземных органах растения (ускорять рост побегов, усиливать ветвление и др.).

Окружающая среда в настоящее время характеризуется существенным загрязнением чужеродными для жизни соединениями — *ксенобиотиками* (греч. *xenos* — «чужой»). Особую опасность представляют синтетические органические соединения. Некоторые из них проявляют свойства, вредные для жизни организмов (вызывают уродства, раковые заболевания, сдвиги в развитии эмбрионов у всего живого населения, в том числе у человека). Промышленные выбросы химических веществ в атмосферу, особенно соединений серы, тяжёлых металлов, радионуклидов, а также остатков ядохимикатов (пестициды, дефолианты, гербициды и др.), загрязняют почвы, водоёмы, что сказывается на продуктивности лесов, лугов, агробиоценозов и гидроценозов. Накопление всевозможных ксенобиотиков в некоторых регионах столь велико, что нарушает нормальные процессы жизнедеятельности живых организмов и даже угрожает их существованию.

Разрушение сложных ксенобиотических соединений в природных условиях осуществляется под действием химических, физических (УФ-излучение, температурные воздействия и др.) и биологических факторов, особенно микроорганизмов. При этом наиболее эффективным оказывается биологическое разложение загрязняющих веществ различными ферментами, вырабатываемыми прокариотами. Высокая метаболическая активность прокариот обеспечивает переработку большинства природных и многих синтетических соединений. Ферментные системы бактерий оказываются способными осуществлять перестройки молекул сложных органических соединений по сравнительно простым природным схемам расщепления и синтеза, в то время как подобные химические превращения в лабораториях (или технологических предприятиях) обычно требуют трудоёмких и многостадийных технологических и дорогостоящих решений.

Активность ферментных систем, а также огромная поверхность соприкосновения мелких прокариотных клеток с субстратом обеспечивают им несоизмеримо более высокий уровень метаболизма по сравнению с эукариотами.

Известно, какое разрушительное воздействие на почву оказывают тяжёлые металлы. Площадь почвенного покрова, загрязнённого тяжёлыми металлами и фторидами, на территории России достигает 3,6 млн га.

Понятие «тяжёлые металлы» охватывает более 40 химических элементов периодической системы Д.И. Менделеева с атомной массой более 50 атомных единиц. Среди них ртуть, свинец, кадмий, медь, кобальт, марганец, никель, цинк и ряд других. Многие из них входят в группу микроэлементов, необходимых для обменных процессов растительным и животным организмам, например кобальт, селен, цинк и др. Поэтому справедливо утверждение нашего отечественного микробиолога Г.А. Воробейкова, что «нет токсических веществ — есть токсические концентрации веществ».

В основе токсического действия тяжёлых металлов лежат процессы их взаимодействия с биологически активными белками (тяжёлые металлы вытесняют из макромолекул и заменяют собой необходимые металлы в белках-ферментах). В результате изменяется каталитическая активность белков, происходит связывание части макромолекулы и образуются соединения, вредные для организмов. Нарушаются процессы дыхания и биологической активности у прокариот, появляются изменения в проницаемости мембран и другие структурные и функциональные повреждения организмов, приводящие к их гибели.

Но среди всего многообразия микроорганизмов имеются прокариоты, которые оказываются менее чувствительными к тем или другим тяжёлым металлам. Особенно устойчивыми являются почвенные актиномицеты, споровые бактерии, цианобактерии и микромицеты. В загрязнённой почве изменяется соотношение разных видов прокариот в сообществе: одни погибают, а другие, устойчивые к загрязнению, активно развиваются в отсутствие конкурентных видов, но среди них многие могут быть патогенными для растений или животных.

Нарушение природного баланса соотношения видов в биогеоценозах приводит к существенным сдвигам в живой природе. Об этом всегда должен помнить человек.

Изучение роли прокариот в природе позволило обнаружить виды, интенсивно перерабатывающие нефть и её продукты. Являясь активнейшими участниками глобального биологического круговорота веществ в биосфере, эти виды чрезвычайно важны и для борьбы с загрязнителями биосферы. Поэтому многие из прокариот специально выращиваются и распространяются в природе в качестве очистителей вод, почвы и атмосферы.

При интродукции бактериальные штаммы вносятся в виде препаратов, имеющих различные наполнители. Масса вносимых препаратов может составлять от нескольких сотен грамм до нескольких сотен килограмм на гектар площади. Для борьбы с вредителями растений или для деградации органических ксенобионтов (нефти, пестицидов) количество вносимых клеток или спор бактерий увеличивается в сотни и тысячи раз. В связи с этим обсуждается проблема возможных последствий столь массового попадания бактерий в окружающую среду.

Одним из проблемных вопросов, возникающих при интродукции прокариот в окружающую среду, является установление характера взаимоотношений между собственной микрофлорой и внесенной. Не исключена вероятность и негативного воздействия интродуцированных микроорганизмов на состояние природных биогеоценозов в результате изменения сложившегося равновесия в микробиоценозах. Это обстоятельство требует с большой осторожностью и лишь после тщательных исследований использовать прокариот для нужд человека и в борьбе с загрязнителями биосферы.

1. Охарактеризуйте роль прокариот в биосфере.
2. Поясните, в чём выражается опасность внесения прокариотных препаратов в природную среду для борьбы с её загрязнителями.
3. Известно, что у всех самых разнообразных азотфиксирующих бактерий наличествует один и тот же фермент нитрогеназа, катализирующий связывание молекулярного азота. Какое значение в эволюции живой природы имеет этот факт?
4. Американский биолог и эколог Барри Коммонер в начале 70-х гг. XX в. выдвинул тезис как закон экологии: «Природа знает лучше». Поясните, что имелось в виду. Выскажите ваше мнение по этому поводу. Поясните ваш ответ примерами.

Многообразие одноклеточных эукариот

Растительные одноклеточные организмы. Растения — одно из царств живой природы. Только цветковых насчитывается более 250 тыс. видов. Главный отличительный признак большинства растений — *способность к фотосинтезу*. У всех зелёных растений имеется пигмент хлорофилл, с помощью которого они улавливают энергию солнечного света и осуществляют фотосинтез.

Одна из древнейших групп фотосинтезирующих, преимущественно водных, организмов — *водоросли*. Тело водорослей не расчленено на отдельные органы и потому называется *слоевищем* или *талломом* (греч. *thallos* — «росток», «побег»). Водорослей насчитывается более 35 тыс. видов, большая

часть из них — одноклеточные. Это *порфи́ровые, золоти́стые, диатомовые, жёлтозелёные, эвгленовые и зелёные*.

По составу фотосинтезирующих пигментов все водоросли принято делить на три группы.

У водорослей первой группы кроме хлорофилла *a* есть хлорофилл *b* и набор жёлтых пигментов — *каротиноидов* (каротины и ксантофилы), которые не изменяют зелёную окраску водорослей. Эти пигменты свойственны *зелёным водорослям*. Во второй группе водорослей помимо хлорофилла *a* имеются хлорофилл *c* и каротиноиды, но они иные, нежели в первой группе: среди ксантофилов присутствует фукоксантин. К этой группе относятся *золотистые, диатомовые и бурые водоросли*. Третью группу составляют водоросли, содержащие кроме хлорофилла и каротиноидов особые пигменты — *фикобиллины*: синий фикоциан и красный фикоэритрин. Помимо хлорофилла *a* у некоторых из видов присутствует ещё хлорофилл *d*. Эту группу составляют *красные водоросли (багрянки)*.

Многие водоросли имеют жгутики, с помощью которых перемещаются в воде, но есть и безжгутиковые. Особое строение отличает *диатомовые водоросли* (диатомеи). Их клетка снаружи окружена твёрдой кремнеземной оболочкой, называемой панцирем. Формы этого панциря на удивление причудливы и изящны. При делении клетки панцирь тоже делится на две половинки. Диатомеи объединяются в колонии различного типа: цепочки, нити, ленты, звёздочки, кустики и слизистые плёнки (рис. 49).

Пирофитовые водоросли имеют жгутики и строение клеток с чётко выраженной спинной, брюшной и боковыми сторонами; также заметна разница между передним и задним концами тела. У некоторых имеется панцирь.

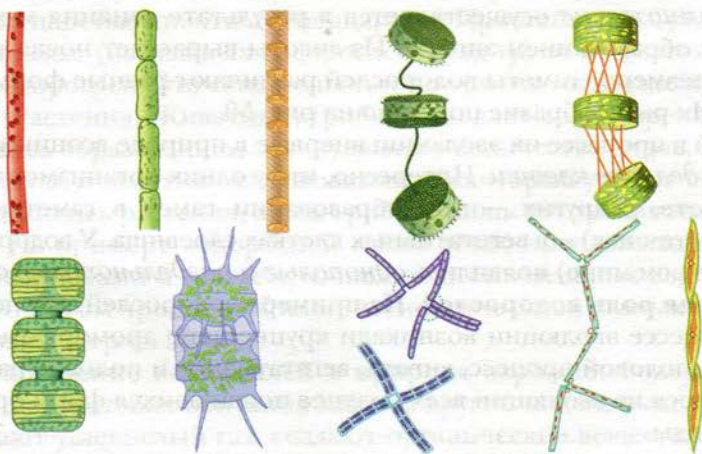


Рис. 49. Разнообразные типы колоний диатомовых водорослей

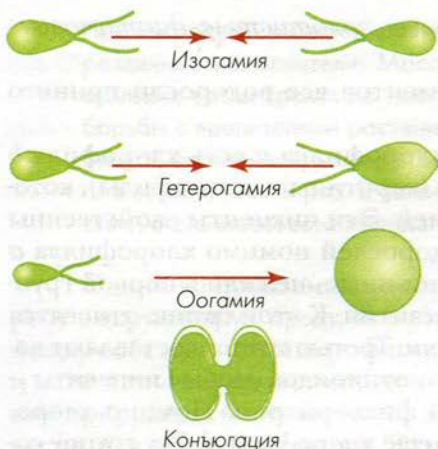


Рис. 50. Формы полового процесса у водорослей

(протококк, хлорелла). Колонии — шарообразные (вольвокс золотой) и пластинчатые (гониум пекторальный).

Размножение одноклеточных водорослей осуществляется половым и бесполом путём.

Бесполое размножение осуществляется спорами и зооспорами. Те и другие развиваются в особых клетках — *спорангиях*. Характерно, что у одноклеточных водорослей споры образуются в результате *митоза* — деления ядра. Споры и зооспоры обязательно выходят из спорангия в воду и там расплываются в разные стороны.

Половое размножение осуществляется в результате слияния мужской и женской гамет с образованием зиготы. Из зиготы вырастает новая особь. В зависимости от размеров гаметы водорослей различают разные формы полового процесса. Их разнообразие показано на рис. 50.

У водорослей в процессе их эволюции впервые в природе возник *мейоз*, т. е. *редукционное деление клетки*. Интересно, что у одних организмов мейоз происходит в зиготе, у других — при образовании гамет в гаметангиях, у третьих (многоклеточных) — в вегетативных клетках слоевища. У водорослей (также впервые в живом мире) появились *однополые* и *раздельнополые* особи.

Эволюционная роль водорослей. На примере водорослей можно проследить, как в процессе эволюции возникали крупнейшие ароморфозы (митоз, мейоз, гаметы, половой процесс, зигота, вегетативное и половое размножение), отразившиеся на эволюции всех позднее появившихся форм организации живой природы.

Известно, что видовое разнообразие водорослей сложилось в очень давние времена, ещё в архее и протерозое (3–2,5 млрд лет назад). Одновременно

Золотистые и *желтозелёные* водоросли названы так из-за своеобразной окраски клеток, вызванной разными сочетаниями хлорофиллов и каротиноидов.

Зелёные водоросли — самый обширный отдел из всех известных в настоящее время водорослей. В основном это пресноводные растения, насчитывающие около 20 тыс. видов. Все виды характеризуются чисто-зелёным цветом своих слоевищ, что обусловлено преобладанием хлорофилла над всеми другими пигментами. Очень разнообразны по размерам тела особей у разных видов — от 1–2 мкм до нескольких сантиметров в длину. Есть подвижные со жгутиками (хламидомонада), есть неподвижные

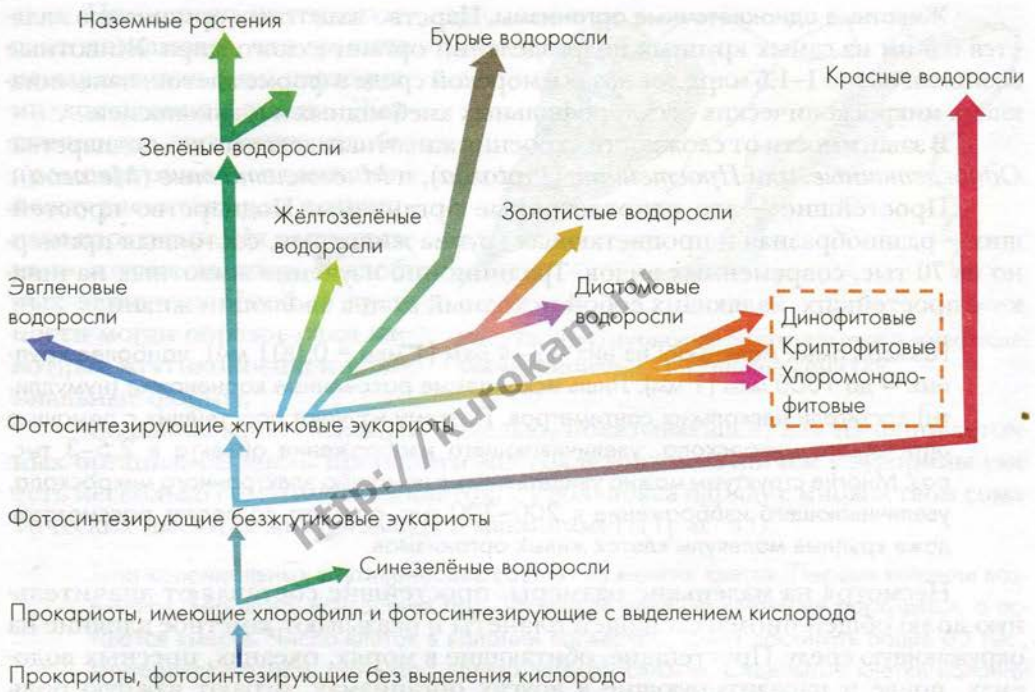


Рис. 51. Схема происхождения и эволюционного развития водорослей

шло формирование и простейших животных организмов и низших грибов. Поэтому не случайно, что ряд отделов водорослей зоологи считают представителями царства животных (подцарство Простейшие). Среди них эвгленовые, жгутиковые (из зелёных водорослей), ряд групп из диатомовых и пиропитовых водорослей. Это свидетельствует о том, что становление трёх царств эукариот (Растения, Животные, Грибы) шло длительное время совместно, сопровождаясь образованием значительного количества видов, как сходных между собой, так и заметно отличающихся. Некоторые учёные считают, что первыми появились растения, затем грибы и лишь потом животные.

На примере водорослей также чётко прослеживается связь эукариот с прокариотами и промежуточная роль синезелёных водорослей (цианобактерий) в этом процессе. Филогенетические связи разных отделов водорослей показаны на рис. 51.

Значение водорослей в природе огромно. Водоросли обеспечивают питание и условия обитания многим другим видам, выделяют кислород и поглощают углекислый газ, создают органические вещества. Водоросли служат сырьём для медицинской и пищевой промышленности, научным материалом для биологов, исследующих эволюцию живых организмов.

Животные одноклеточные организмы. Царство животных организмов является одним из самых крупных подразделений органического мира. Животные возникли около 1–1,5 млрд лет назад в морской среде в форме клеток, напоминающих микроскопических бесхлорофильных амебоидных жгутиконосцев.

В зависимости от сложности строения животных делят на два подцарства: *Одноклеточные*, или *Простейшие* (*Protozoa*), и *Множклеточные* (*Metazoa*).

Простейшие – это одноклеточные организмы. Подцарство простейших – разнообразная и процветающая группа животных, состоящая примерно из 70 тыс. современных видов. Традиционно изучение животных начинают с простейших, являющих собой исходный этап в эволюции жизни.

Размер самых маленьких из них – 2–4 мкм (1 мкм = 0,001 мм), наиболее крупных – до 1000 мкм (1 мм). Лишь ископаемые раковинные корненожки (нумулиты) достигали нескольких сантиметров. Поэтому изучают простейших с помощью оптического микроскопа, увеличивающего изображение объекта в 2,5–3 тыс. раз. Многие структуры можно увидеть лишь с помощью электронного микроскопа, увеличивающего изображение в 200–300 тыс. раз, что позволяет рассмотреть даже крупные молекулы клеток живых организмов.

Несмотря на маленькие размеры, простейшие составляют значительную долю общей биомассы нашей планеты и оказывают заметное влияние на окружающую среду. Простейшие, обитающие в морях, океанах, пресных водоёмах, почве и паразитирующие в других организмах, играют важную роль в круговороте веществ и потоке энергии. Паразитические простейшие, составляющие примерно пятую часть всех современных видов, в природе являются важным фактором естественного отбора, регулирующего численность организмов-хозяев. Простейшие на протяжении всей истории жизни на нашей планете участвуют в геологическом сложении земной коры.

Роль одноклеточных животных зависит от места обитания, особенностей биологии, питания и численности.

Например, в такой многочисленной и многообразной группе простейших, как *Жгутиконосцы*, фототрофные зелёные жгутиконосцы (ботаники их называют зелёными водорослями) – продуценты органического вещества, а гетеротрофные жгутиконосцы, как консументы и редуценты, участвуют в переработке и минерализации органических веществ. Жгутиконосцы служат кормом более крупным животным. Некоторые виды являются полезными симбионтами животных, а многие – опасные паразиты животных и человека.

В зависимости от способа питания жгутиконосцев подразделяют на два класса: *растительные жгутиконосцы* и *животные жгутиконосцы* (рис. 52). Первых обычно относят к растениям – одноклеточным зелёным фотосинтезирующим водорослям, и изучают их ботаники. Вторых – истинных гетеротрофов, часто ведущих паразитический образ жизни, относят к животным; их изучают зоологи.

Пример со жгутиконосцами показывает, что граница между животными и растениями достаточно условна. Жгутиконосцы занимают как бы промежуточное положение между растительным и животным царствами. Из растительных жгутиконосцев, подобных эвглени зелёной, в древности могли образоваться животные жгутиконосцы и колониальные формы.

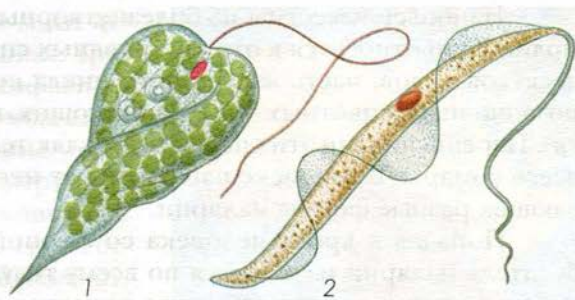


Рис. 52. Жгутиконосцы растительные и животные: хламидомонада (1) и трипаносома (2)

Вольвокс может служить моделью, показывающей, как из одноклеточных организмов могли произойти многоклеточные. Причём у эвдорины уже есть несколько соматических клеток, а у вольвокса наряду с множеством соматических имеются микрогаметы и макрогаметы (рис. 53).

Тела колониальных жгутиконосцев состоят из многих клеток. Первые колонии возникают, вероятно, вследствие того, что после деления клетки не расходятся, а остаются вместе. Число клеток в колонии вольвокса может достигать более 60 тыс., внутренняя полость его шара занята жидкой слизью. Отдельные клетки колонии вольвокса соединены цитоплазматическими мостиками. В колонии вольвокса существуют различные типы клеток, что характерно для многоклеточных животных.

Болезнетворные простейшие. Многие виды простейших отрицательно воздействуют на жизнь и здоровье человека и животных, поскольку вызывают тяжелейшие заболевания. Например, в организме человека паразитирует более 30 видов простейших. Поэтому традиционный подход к определению роли простейших — описание их болезнетворных свойств, способов заражения, распространения и развития.

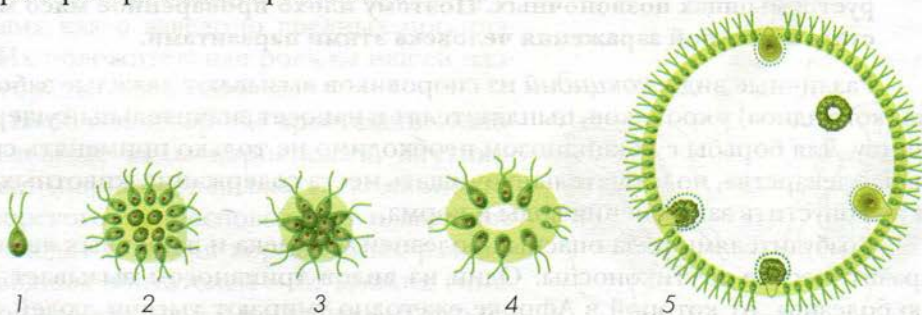


Рис. 53. Схема эволюции колоний вольвоксовых от хламидомонады (1), через гониум (2), пандорину (3) и эвдोरину (4) до вольвокса (5)

Наиболее известны из болезнетворных простейших малярийные плазмодии. Они относятся к отряду кровяных споровиков, куда входит несколько десятков видов, часть жизненного цикла которых проходит в эритроцитах позвоночных животных — млекопитающих, птиц, рептилий (пресмыкающихся). Переносчиками этих паразитов являются кровососущие насекомые, чаще всего комары. В человеке паразитирует несколько видов *плазмодия*, вызывающих разные формы малярии.

Попадая в кровь человека со слюной комара из рода *анофелес*, возбудитель малярии разносится по всему телу, задерживаясь в печени, а затем переселяется в эритроциты, где питается гемоглобином. Сразу во многих эритроцитах идёт размножение паразитов. Затем все они одновременно разрывают оболочку эритроцитов и выходят в кровяное русло. При этом в кровь также попадают ядовитые продукты их жизнедеятельности. Это и вызывает приступ лихорадки. После того как паразиты внедряются в новые эритроциты, температура тела больного нормализуется до их следующего массового выхода.

Самая распространённая — так называемая трёхдневная лихорадка (приступы происходят через каждые 48 часов). Есть ещё четырёхдневная лихорадка (приступы — через 72 часа). Самые опасные формы малярии — тропические, при них приступы повторяются через каждые 24 часа, лихорадка держится очень долго и может привести к смерти больного. От малярии помогает хинин, однако редко удаётся полностью уничтожить паразита в крови. Вполне жизнеспособного плазмодия можно найти в крови человека даже через многие десятилетия после выздоровления от малярии.

Не менее опасная болезнь — *токсоплазмоз*; вызывается споровиком из отряда кокцидий. Это внутриклеточный паразит, поражающий мозговую и другие ткани млекопитающих и птиц. Токсоплазмы разнообразны в проявлениях и с трудом поддаются излечению.

Огромное количество так называемых мясных споровиков паразитирует в мышцах позвоночных. Поэтому плохо проваренное мясо может стать причиной заражения человека этими паразитами.

Различные виды *кокцидий* из споровиков вызывают тяжёлые заболевания (кокцидиоз) у кроликов, цыплят, телят и наносят значительный ущерб хозяйству. Для борьбы с кокцидиозом необходимо не только применять специальные лекарства, но и тщательно очищать места содержания животных, чтобы не допустить загрязнения воды и корма.

Возбудителями ряда опасных болезней человека и животных являются паразитические жгутиконосцы. Один из видов трипаносом вызывает «сонную болезнь», от которой в Африке ежегодно умирают тысячи людей. Природный резервуар этого паразита — африканские антилопы, совершенно не страдающие от присутствия в их крови жгутиконосцев. Переносчиками три-

паносом являются кровососущие мухи цеце — несколько видов рода *глоссиния*. Трипаномы проникают в кровь, лимфатические железы, а затем и в спинномозговую жидкость. При отсутствии лечения «сонная болезнь» всегда приводит к смерти.

Не только человек, но и животные подвержены «сонной болезни». Из местных африканских животных ею болеют, например, львы. Особенно же страдает завезённый домашний скот. До сих пор некоторые районы Африки именно из-за «сонной болезни» не удалось приспособить для скотоводства и земледелия. В какой-то мере трипаносома вместе с мухой цеце оказала положительное влияние на природу Африки, сохранив неосвоенными и заповедными значительные территории континента (рис. 54).



Рис. 54. Ареал мухи цеце в Африке

Родственные трипаносомам лейшманиоз разносятся москитами (из рода *флеботомус*) и вызывают тяжёлые заболевания человека — лейшманиоз и пендинскую язву. Они распространены в Средней Азии и Закавказье. Естественный источник возбудителя лейшманиозов — собаки, а пендинской язвы (или кожного лейшманиоза) — грызуны, в норах которых поселяются москиты.

Частым паразитом жёлчных протоков и кишечника человека, особенно у детей, является *лямблия*. Известны также такие жгутиконосцы — паразиты кишечника и мочеполовых путей человека, как *трихомонады* (рис. 55).

Зная особенности биологии болезнетворных простейших, следует обращать особое внимание на соблюдение личной гигиены и избегать контакта с переносчиками паразитов.

Но несправедливо говорить о простейших как о заведомо вредных организмах. Их положительная роль на нашей планете гораздо значительнее.

Неболезнетворные простейшие. Многочисленные виды корненожек, жгутиконосцев, инфузорий являются компонентами морского и пресноводного планктона. Они входят в состав корма самых различных водных обитателей — от мелких (микроскопические рачки и мальки рыб) до огромных (гигантская и китовая акулы и киты-полосатики).

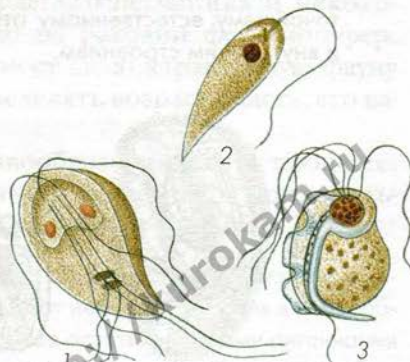


Рис. 55. Лямблия (1), лейшмания (2) и трихомонада (3)

Инфузории – *эндобионты* (греч. *endon* – «внутри»; *biontos* – «живущий») желудка коровы или кишечника лошади поедают находящихся там в огромных количествах бактерий, сдерживая процессы гниения и брожения в пищеварительном тракте хозяина. Как правило, копытные, обладающие более богатой и разнообразной инфузорной фауной, реже других страдают от расстройства процессов пищеварения.

Заражение полезными эндобионтными простейшими может происходить разными путями: при поедании травоядными животными экскрементов (все лошадиные, горилла), при облизывании шерсти другого животного, у жвачных – при облизывании детёнышем рта жующей матери. Количество инфузорий в пищеварительном тракте травоядных достигает общей массы 1,5–2 кг (в желудке одной коровы или кишке одной лошади).

Изучение многообразия видов как свободноживущих, симбиотических, так и паразитических простейших представляет огромный интерес для учёных самых разных направлений. Например, очень многое ещё неясно в происхождении и эволюции некоторых паразитических простейших. Предполагают, например, что богатая видами инфузорная фауна пищеварительного тракта травоядных млекопитающих родственна инфузориям – обитателям донного ила водоёмов. Некоторые из них даже внешне похожи друг на друга (рис. 56). Причём эволюция эндобионтных (живущих внутри другого организма) инфузорий была связана с эволюцией хозяев: расхождение древних копытных на отряды, семейства сопровождалось расхождением отрядов и семейств инфузорий. Такую совместную эволюцию паразита и хозяина называют *сопряжённой эволюцией* или *коэволюцией* (лат. *co* – «вместе», «с»).

Возможно, многие миллионы лет назад условия жизни в воде какого-нибудь пруда мало отличались от условий внутри желудка древнего травоядного животного. Во время водопоя простейшие попадали в пищеварительный тракт травоядного и не погибали в нём. Инфузории в этом необычном месте обитания подвергались жесточайшему естественному отбору и теперь поражают учёных своими формами и внутренним строением.

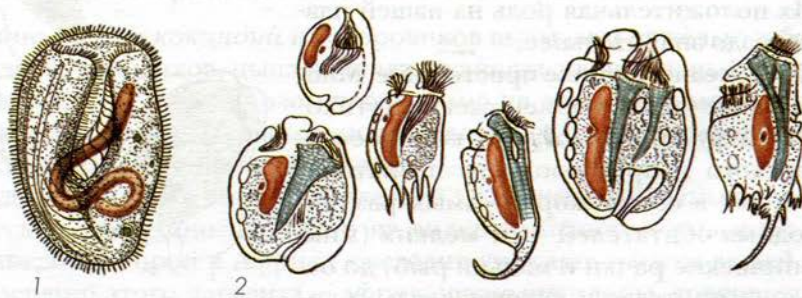


Рис. 56. Бурсария (1); простейшие из желудка копытных животных (2)

Значение простейших. В водоёмах простейшие — основа планктона, которым питаются более крупные животные. Простейшие служат пищей кишечнополостным, некоторым червям, мелким рачкам, малькам рыб. Для многих небольших животных и их личиночных стадий простейшие часто являются единственным видом пищи. Поэтому столь важна их роль в водных экосистемах.

После гибели раковинные простейшие оседают на дно водоёмов. Их твёрдые скелеты образуют многометровые толщи голубого ила, покрывающего треть площади Мирового океана. В течение многих тысячелетий из него под давлением формируются осадочные породы. В результате горообразовательных процессов создавшиеся породы — известняки, мелы, трепелы — выносятся на поверхность. Из фораминиферовых известняков сложены Пиренеи и Альпы, горы Северной Африки, Кавказа, Средней и Центральной Азии. Человек широко использует известковые породы для строительства. Из известняка построены храмы Древней Руси, по цвету известняка — основного строительного материала — Москва была названа белокаменной. Из известняка построены исторические здания Рима, Парижа, Вены. Название российского города Белгород обусловлено тем, что он расположен на огромных толщах — «горах» мела.

В геологии Земли, пожалуй, самыми знаменитыми из простейших оказались *фораминиферы*. Это очень древние представители корненожек из саркодовых, известные с начала палеозоя. В настоящее время обнаружено около 1000 видов фораминифер (с ископаемыми около 30 тыс. видов). Большинство из них — донные обитатели морских водоёмов, приспособившиеся к жизни на глубине в несколько километров. Раковины фораминифер образуют значительную часть океанических илов, морских осадков и осадочных пород.

Корненожки входят в состав очень многих морских отложений, начиная с ранних палеозойских. Залежи кремнезёма образованы скелетами радиоларий. Толстые слои известняков, мела, зелёного песчаника и некоторых других пород состоят преимущественно из раковин фораминифер. Каждый геологический нефтеносный пласт имеет свою характерную фауну корненожек. Поэтому по ним очень удобно определять возраст пласта, его качество для нефтеразработки и район добычи.

Простейшие играют важную роль в почвообразовательном процессе. Они заселяют все типы почв. На один квадратный метр может приходиться 20 млрд особей таких животных, а их биомасса может достигать 10 г.

Основная пища простейших в почве — бактерии, которых они поедают в огромных количествах. Бактерии, как известно, выполняют неоценимую роль в почвообразовании, перерабатывая отмершие растительные остатки. Поэтому англичанин Э. Рессель, открывший в начале XX в. питание простейших азотобактером, объявил их вредными и предложил стерилизовать почву для защиты от простейших.

Однако проведённые опыты показали, что простейшие (корненожки, жгутиконосцы и инфузории) съедают лишь малую часть бактерий, но этот ущерб перекрывается приносимой ими пользой: они выделяют биологически активные вещества, которые стимулируют рост корней растений, повышают всхожесть семян, подавляют активность вредных для растений грибов, к тому же служат пищей многим другим организмам. Так что стерилизование почвы, например нагреванием, принесёт не пользу, а вред.

В почве, в воде всегда содержится много мелких органических частиц, остатков разложившихся растений, животных и других организмов, т. е. *детрита* (лат. *detritus* — «истертый»). Питаясь взвешенными в воде органическими частицами — детритом, растительными или животными остатками и бактериями, простейшие производят *биологическую очистку* воды от загрязнений, т. е. выполняют роль санитаров естественных водоёмов. Такая способность свободноживущих простейших широко используется при очистке сточных и канализационных вод. Для этого в специальных отстойниках на носители (гравий, керамзит и др.) помещают культуры различных групп инфузорий и жгутиконосцев, питающихся органическими веществами и бактериями. Простейшие в большом количестве поедают их и, наращивая собственную биомассу, очищают воду. Поэтому смесь разных видов простейших, используемых в очистке сточных вод, называют активным илом.

Простейших используют также как индикатор для определения степени загрязнения водоёмов, так как конкретные их виды обитают в воде при определенной концентрации органических веществ. В последнее время простейшие широко используются в биотехнологии. Разводят инфузорий и для кормления мальков ценных пород рыб.

Простейшие распространены по всему земному шару. Они — микроскопически малые организмы, но их чрезвычайно много, поэтому суммарная масса простейших на Земле достаточно велика. К тому же в благоприятных условиях они очень быстро увеличивают свою численность. Роль простейших в разложении органических веществ в природе огромна, и как редуценты они являются активными участниками биологического круговорота веществ в биосфере.

1. Почему у водорослей много разных форм полового процесса?
2. Охарактеризуйте основную роль водорослей в биологическом круговороте веществ биосферы.
3. Охарактеризуйте роль простейших в жизни человека и природы.
4. Какое значение имеют наши знания о разнообразии простейших?

Микробиология — это область биологической науки, изучающая строение, систематику, физиологию, биохимию, генетику и экологию клеток одноклеточных организмов, имеющих малые размеры и не видимых невооружённым глазом. Такие организмы получили название *микроорганизмов* или *микробов* (греч. *micros* — «малый»).

Малые размеры микроорганизмов определили особые методы их исследования: вначале из смешанной природной популяции микробов выделяют исследуемый объект в чистую культуру (изолируют от всех других), затем выращивают микроорганизмы на искусственной питательной среде (культивируют) и исследуют.

С точки зрения систематики микроорганизмы, изучаемые микробиологией, очень разнообразны. Они представлены прокариотами (бактериями, цианобактериями), эукариотами (грибами, водорослями и простейшими) и неклеточными формами жизни (вирусами). Однако основным и главным объектом изучения микробиологии являются клетки бактерий.

Подавляющее большинство одноклеточных организмов на нашей планете составляют бактерии. Они встречаются практически везде. В настоящее время различные представители мира бактерий занимают беспредельные экологические ниши в биосфере.

Огромное количество микроорганизмов можно найти в каждом комочке почвы, в каждой капле речной или морской воды, на коже и в кишечнике животных, на поверхности растений и грибов. Их число поистине огромно и исчисляется сотнями тысяч и миллионами. В желудке человека можно одновременно встретить до 500 видов микроорганизмов. Причём в любой пробе присутствуют десятки и сотни видов. Бактерии обнаружены и в атмосфере на высоте 85 км, и в материковых льдах Антарктиды на глубине 427 м, и в льдах Арктики. Они проникают в нефтяные скважины, живут в горячих источниках, температура которых достигает 92°C.

Бактерии не гибнут даже в условиях глубокого вакуума и при сверхнизких температурах. Их можно обнаружить в охлаждающих водных контурах атомных реакторов при невиданных в природе уровнях радиации — 500 и более рентген в час.

Бактерии — самая древняя форма жизни на Земле. В то же время скорость воспроизведения себе подобных у бактерий, как прокариот, несравненно выше, чем у всех остальных жителей планеты. Они размножаются путём бинарного деления (деление клетки надвое). Эволюционная адаптация любого вида к изменяющимся условиям обитания требует смены множества поколений. Этот процесс, который даёт заметные результаты для многоклеточных организмов лишь по прошествии десятков и сотен лет или веков, у бактерий проходит в считанные дни и даже часы.

Слабая морфологическая дифференциация тела бактерий сочетается с поразительным разнообразием их обмена веществ. Активность ферментных систем, а также огромная поверхность соприкосновения мелких прокариотных клеток с субстратом обеспечивают им заметно более высокую скорость протекания метаболизма по сравнению с эукариотами.

Бактерии приобрели в процессе эволюции удивительную способность не только приспосабливаться к условиям внешней среды, но и в некоторых случаях приспосабливать к своим требованиям эту среду, например подкислять её или делать более щелочной. Микроорганизмы могут также поддерживать в определённых пределах температуру среды и сохраняться очень долго в неблагоприятной для них среде.

Есть и высокоспециализированные бактерии, способные существовать в жёстко ограниченных условиях. Например, многие микроорганизмы-анаэробы могут жить только при полном отсутствии кислорода. От кислорода они гибнут. Для питания и обмена веществ других необходимы строго определённые химические соединения. Например, бактерии-литотрофы (греч. *lithos* — «камень»; *tropos* — «питание») используют для питания самые разнообразные минералы, в том числе и руды ценных металлов.

Среди бактерий немало болезнетворных, опасных для растений, животных и человека. Для таких бактерий оптимальной средой обитания является чужой живой организм. Питаясь за счёт хозяина, размножаясь внутри или на поверхности его тканей, клеток, бактерии выделяют ядовитые продукты жизнедеятельности — *токсины*, которые отравляют организм хозяина. Иногда в результате мутаций такие агрессивные бактерии появляются среди безобидных и полезных видов (штаммов). Например, кишечная палочка, обычный обитатель кишечника человека, может дать начало болезнетворным штаммам и вызвать тяжёлое заболевание — колибактериоз.

Впрочем, большинство бактерий, живущих внутри организма хозяина, не опасны для него и даже бывают полезны. Некоторые симбиотические бактерии совершенно необходимы для нормальной жизнедеятельности хозяина. Например, азотфиксирующая бактерия ризобиум живёт в корневых клубеньках бобовых растений и снабжает растение-хозяина легкоусвояемыми азотными соединениями.

В пищеварительном тракте любого травоядного животного можно встретить огромное количество целлюлозоразрушающих бактерий, расщепляющих клетчатку до растворимых сахаридов. Исследования учёных показали, что животные не способны самостоятельно переваривать клетчатку, так как у них не вырабатывается фермент целлюлаза. По-видимому, эту работу полностью производят симбиотические бактерии. Микроорганизмы, обитающие в зобе птиц, обрабатывают пищу своими ферментами, размягчают и разжижают её, подготавливая для дальнейшего перева-

ривания. А в слепых отростках толстой кишки птиц живут микроорганизмы, которые снабжают птицу различными витаминами, особенно группы В и витамином К.

В пищеварительном тракте человека также обитают очень полезные и нужные симбиотические бактерии — бифидобактерии, лактобактерии и многие другие. Однако следует отметить, что, принимая антибиотики для борьбы с какой-нибудь болезнью, человек одновременно с болезнетворными бактериями в своём теле убивает и полезных. Несбалансированное питание также губительно для ценных симбионтов. Поэтому очень важно регулярно употреблять в пищу кисломолочные продукты — с живыми полезными бактериями (ацидофилин, кефир, бифидокефир, ряженку, простоквашу, йогурт, кумыс и др.).

В середине XX в. человек, используя знания науки микробиологии, разработал ряд технологий, благодаря которым с помощью микробов стал создавать промышленным путём ценные для него продукты. Появились новые отрасли промышленности — микробиологическое производство кормового белка, аминокислот, полисахаридов, органических кислот, ферментных препаратов, витаминов, лекарств, биологических средств защиты растений, стимуляторов роста и др. В микробиологических производствах расширился список используемых биологических видов и штаммов бактерий, мицелиальных грибов и дрожжей. С помощью генной инженерии путём микробиологического синтеза в промышленности стали получать инсулин, интерферон, ростовые гормоны и ряд других дорогостоящих препаратов для лечения людей.

Огромно значение микроорганизмов, особенно бактерий, в природе. Им принадлежит ведущая роль в процессах круговорота биогенных веществ (углерода, азота, фосфора, серы и др.) в биосфере, без которых невозможна жизнь организмов на Земле.

Осуществляя процессы минерализации органических отложений, микроорганизмы возвращают в атмосферу углекислый газ, необходимый для фотосинтеза, а также, разрушая органику мёртвых тел, переводят все вещества в минеральную форму, доступную для усвоения растениями. От активной жизнедеятельности микроорганизмов зависит плодородие почвы. Вместе с тем они выступают санитарами планеты, так как освобождают окружающую среду от скопления мёртвых тел растений и животных. Кроме того, микробное население, и особенно бактерии, освобождает припочвенные слои воздуха и почву, воду в водоёмах от токсических соединений, таких как аммиак, сероводород, метан, угарный газ, нефтепродукты и др. Денитрифицирующие бактерии играют важную роль в поддержании озонового экрана нашей планеты, защищающего всё живое от интенсивной солнечной радиации.

1. Поясните, почему микробиология изучает главным образом бактерий.

2. Поясните, почему эволюция клеток бактерий идёт быстрее, чем клеток эукариот.

3. Охарактеризуйте значение бактерий для человека и природы.

§ 25 История развития науки о клетке

Наука о клетке — цитология исследует элементарные единицы строения, функционирования и воспроизведения живой материи. Объектами цитологических исследований являются клетки многоклеточных организмов, бактериальные клетки и клетки простейших, грибов и растений. У многоклеточных форм клетки входят в состав тканей, их жизнедеятельность подчинена координирующему влиянию целостного организма. У бактерий и простейших понятия «клетка» и «организм» совпадают, поэтому правомочно говорить о клетках-организмах, ведущих самостоятельное существование.

Наука о клетке начинает свою историю с середины XIX в., но корнями уходит в XVII в. В 1609–1610 гг. итальянский учёный Галилео Галилей сконструировал первый микроскоп, однако лишь в 1624 г. он его усовершенствовал так, что им можно было пользоваться. Этот микроскоп увеличивал объект в 35–40 раз. Через год И. Фабер дал прибору название «микроскоп». В 1665 г. английский естествоиспытатель Роберт Гук впервые разглядел в пробке ячейки (оболочки растительных клеток) и назвал их *клетками (cell)*. Чуть позже нидерландский натуралист Антони Левенгук первым наблюдал клетки животных (эритроциты, сперматозоиды), а также одноклеточные организмы.

Интересно, что Левенгук не вел специальные исследования, но он был очень любопытным человеком и то, что видел под микроскопом, фиксировал в записях и рисунках, а свои наблюдения изложил в более чем 100 письмах, которые послал в 1676 г., не ожидая ответа, Королевскому научному обществу в Лондоне. Таким образом, Левенгук оказался первым, кто увидел, описал и зарисовал различные микроорганизмы, преимущественно инфузорий. Эти крошечные существа он назвал *анималькулями* (лат. *animalcula* — «маленькие зверьки»).

В 1678 г. работавший в Париже нидерландский учёный Христиан Гюйгенс подтвердил результаты Левенгука. После этого начались интенсивные исследования клетки многими учёными-естественниками. В это же время итальянский биолог и врач Марчелло Мальпиги описал в 1671 г. микроскопическое строение некоторых органов и тканей растений. В 1718 г. французский натуралист Жобло в книге о применении микроскопа, наряду с характеристикой их разных типов, описал многочисленных простейших. Он показал первые детали внешнего строения инфузорий: реснитчатый покров, ядро, сократительные вакуоли.

В XVIII в. впервые были исследованы половые клетки животных и человека и дано достаточно детальное описание начальных этапов развития эмбрионов. В це-

лом уровень знаний о клетке, достигнутый в XVIII в., давал представление о внешнем строении клетки, о целлюлозной клеточной оболочке у растительной клетки и внутреннем «пузырьке», наполненном соком.

Дальнейшее развитие науки о клетке вплоть до XIX в. шло очень медленно, так как старинные микроскопы были несовершенны, а также ещё не были придуманы специальные методы подготовки микропрепаратов, такие как фиксация, окраска, просветление, необходимые для выявления структуры клетки. Не сразу появились и осветительные системы линз, зеркала и ножи для нарезки микропрепаратов.

В 1827 г. отечественный учёный-эмбриолог Карл Максимович Бэр открыл яйцеклетку млекопитающих и установил, что все многоклеточные организмы начинают своё развитие из одной клетки. Открытия, сделанные К.М. Бэром, показали, что клетка — единица не только строения, но и развития организмов.

В 30-е гг. XIX века активно исследуется цитоплазма различных клеток. В 1831 г. английский ботаник Роберт Броун открыл в цитоплазме ядро. В эти же годы немецкий учёный-ботаник Маттиас Якоб Шлейден в 1838 г. показал важное значение ядра для формирования всей клетки. Его соотечественник Теодор Шванн в 1839 г. в своей ставшей знаменитой книге «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» выдвинул идею об общности строения животных и растений и универсальности их клеточной организации, впервые применив термин «клеточная теория». В обосновании этой теории он подчеркнул не только морфологическое, но и физиологическое значение клеток и ввёл понятие клеточного метаболизма.

Первые положения клеточной теории. Т. Шванн и М. Шлейден изложили фактически основы классической клеточной теории, которая утверждает, что все животные и растения построены из мельчайших клеток.

Приведём основные её положения:

- все ткани состоят из клеток;
- клетки растений и животных имеют общие принципы строения, так как возникают одинаковыми путями;



Карл Максимович
Бэр (1792–1876)



Маттиас Якоб
Шлейден (1804–1881)



Теодор Шванн
(1810–1882)

• каждая отдельная клетка самостоятельна, а деятельность организма представляется суммой деятельности отдельных клеток.

На основании клеточной теории цитология стала развиваться как самостоятельная наука об общих закономерностях строения клеток.

Однако вопрос о том, как образуются клетки в организме, был выяснен не сразу. М. Шлейден и Т. Шванн считали, что клетки в организме возникают путём новообразования из первичного неклеточного вещества. Это представление было опровергнуто к середине XIX в., что нашло отражение в известном утверждении немецкого учёного Рудольфа Вирхова: «Omnis cellula a cellula» («Каждая клетка происходит только от клетки»).

Создание клеточной теории явилось крупнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства всей живой природы.

Клеточная теория считается и поныне одним из важнейших открытий естествознания, равным по значению открытию закона сохранения энергии и дарвиновской теории естественного отбора. Открытие клетки и создание клеточной теории способствовали объяснению основных закономерностей живой природы.

Развитие учения о клетке. В 70-х гг. XIX в. у самых разных биологических объектов были обнаружены хромосомы. В 1879–1882 гг. А. Флеминг описал митоз, вскоре появилась гипотеза о том, что наследственные признаки заключаются в ядре. В 1876 г. был открыт клеточный центр, в 1894 г. — митохондрии, в 1898 г. — аппарат Гольджи. К концу века были открыты большинство общих и специальных органоидов в цитоплазме. Открытие этих и других органоидов показало, что в цитоплазме совершаются важнейшие и разнообразные процессы, связанные с жизнедеятельностью и функциональной активностью клетки.

Крупный вклад в развитие учения о клетке второй половины XIX — начала XX в. внесли отечественные цитологи. Иван Дорофеевич Чистяков (1843–1877) описал фазы митотического деления; Иван Николаевич Горожанкин (1848–1904) установил цитологические основы оплодотворения у растений; Сергей Гаврилович Навашин (1857–1930) открыл в 1898 г. явление двойного оплодотворения у цветковых растений. Использование цитологии в медицине дало толчок развитию иммунологии (благодаря учению Ильи Ильича Мечникова о фагоцитах).

Внимание биологов всё больше концентрировалось на клетке как основной структурной единице живых организмов. Становилось очевидным, что особенности строения и функционирования клетки являются важной фундаментальной областью среди проблем, исследуемых биологией. Всё это привело к тому, что с конца XIX в. цитология выделилась в самостоятельную область биологии.

До начала 30-х гг. XX в. в цитологии преобладало морфологическое изучение структур клетки, видимых в световой микроскоп. Но уже в 1928–1931 гг.

был сконструирован электронный микроскоп, благодаря которому описано мельчайшее строение клетки и открыты многие ранее неизвестные структуры. Развитие биохимии, генетики, методов электронной микроскопии, появившийся в середине XX в. сканирующий электронный микроскоп (и ряд других сложных приборов и методик – фазово-контрастная и флуоресцентная микроскопия, интерференционный микроскоп и др.), а также широкое использование методов физики и химии обусловили прогресс, достигнутый в конце XX в. в изучении строения, функционирования и воспроизведения клетки.

Современная клеточная теория. В настоящее время особое значение в цитологических исследованиях приобрели методы изучения физиологии клетки, её биохимии и физико-химической и молекулярной организации. Ведутся работы с просвечивающим электронным микроскопом и сканирующим электронным микроскопом. С их помощью можно проникать в структуры клетки, о которых раньше не имели никакого представления. Стало возможным работать с клеткой, не убивая её красителями. Это позволило рассматривать отдельные молекулы в клетке и манипулировать с ними, сохраняя при этом клетку живой.

Успехи цитологии значительно повлияли на развитие генетики, эмбриологии, эволюционного учения и других биологических наук.

Все эти достижения позволили по-новому взглянуть на клетку, что отразилось в современном толковании клеточной теории. Теперь клеточная теория включает в себя следующие главные положения:

- клетка является универсальной элементарной структурной и функциональной единицей живой материи;
- клетки всех организмов на Земле принципиально сходны по своему строению, функции, химическому составу и метаболическим процессам;
- любая клетка представляет собой сложную биологическую систему взаимодействующих её компонентов;
- клетки размножаются только путем деления исходной клетки после удвоения её генетического материала (ДНК) («клетка – от клетки»);
- клетки хранят, перерабатывают и реализуют генетическую информацию;
- многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток, объединённые в целостные системы тканей и органов.

Клеточная теория – крупнейшее мировоззренческое открытие в биологии, служащее реальным доказательством единства живой природы.

Создание клеточной теории оказало значительное влияние на развитие всех областей науки биологии. Клеточная теория легла в основу практической биологии (селекции, медицины, биотехнологии) и послужила фундаментом для развития многих смежных дисциплин – молекулярной биологии, биохимии, биофизики, биоэтики и др. Она также стала основой для понимания

жизни, для понимания индивидуального развития и объяснения родственной взаимосвязи организмов.

Создание клеточной теории считается и поныне одним из важнейших открытий естествознания, равным по значению открытию закона сохранения энергии, дарвиновской теории об эволюции и хромосомной теории. Открытие клетки и создание клеточной теории способствовали объяснению основных закономерностей структуры и развития живой природы.

1. Какие изобретения человека способствовали появлению и развитию науки цитологии?

2. Правильно ли утверждение, что современный школьник знает о клетке намного больше, чем учёные — основатели клеточной теории?

3. Сформулируйте правильные ответы из предложенных.

1. Клеточное строение организмов свидетельствует:

а) о принципиальном отличии растений от животных; б) единстве органического мира; в) сходстве живой и неживой материи; г) связи организмов со средой.

2. Какие учёные были основоположниками клеточной теории?

а) Ч. Дарвин и К. Линней; б) М. Шлейден и Т. Шванн; в) Ж.-Б. Ламарк и И.И. Мечников; г) Г. Мендель и Т. Морган.

Дискуссионные проблемы цитологии

Гипотезы в истории биологии. По мере развития науки о клетке — цитологии и появления новых результатов исследований разгорались жаркие споры между учёными. Практически любая новая гипотеза приобретала и горячих сторонников, и противников.

Так, в XVIII в. велась известная дискуссия между сторонниками преформизма (лат. *praeformae* — «предобраз»). Преформисты провозглашали, что в половых клетках содержится полностью сформированный крошечный зародыш будущего организма со всеми органами и всё развитие организма сводится лишь к увеличению его размеров.

Однако преформисты никак не могли договориться, чья же половая клетка, мужская или женская, содержит этот самый зародыш. Одни считали, что он находится в спермии (анималькулисты), другие утверждали, что в яйцеклетке (овисты). И те и другие умудрялись рассмотреть в микроскоп подтверждение своих гипотез (рис. 57).

Несостоятельность преформизма была убедительно доказана Каспаром Фридрихом Вольфом (1734–1794) – нашим отечественным учёным-эмбриологом, членом Петербургской академии наук и основоположником теории эпигенеза (греч. *epi* – «после»; *genesis* – «происхождение», «развитие»). Согласно теории эпигенеза все части и органы в процессе эмбрионального развития возникают заново в связи с развитием организма после оплодотворения.



Рис. 57. Сперматозоид с зародышем человека (по представлениям преформистов)

Возникшей в первой половине XX в. мембранной теории клеточного строения пришлось преодолевать значительное сопротивление сторонников цитоплазматического устройства клетки и органоидов. Несмотря на убедительные электронно-микроскопические фотоснимки, некоторые маститые учёные продолжали отрицать наличие и важную роль плазматической мембраны в клетке. В настоящее время доказана её важная роль в жизнедеятельности клетки, выявлены её сложное строение, молекулярный состав и физиологическое значение.

Гипотезы происхождения эукариот. Дискуссионным является и вопрос о том, как правильное именовать внутриклеточные структуры: «органеллы» или «органоиды». Ботаники давно уже перешли на термин «органеллы», т. е. маленькие «органчики» (греч. *organon* – «орган»), а в зоологии учёные употребляют термин «органоиды», т. е. подобные органу (греч. *organon* – «орган»; *eidos* – «вид»). Поэтому в книгах и статьях по цитологии разные авторы используют эти термины по своему усмотрению.

Из наиболее современных и актуальных дискуссионных тем можно выделить проблему происхождения мембранных органоидов и ядра эукариотической клетки. В решении этих проблем в науке имеется несколько разных гипотез.

Следует отметить, что впервые идея о симбиотическом происхождении сложно устроенной клетки была высказана в России отечественным учёным-ботаником Андреем Сергеевичем Фаминцыным (1835–1918) в конце 60-х гг. XIX в. на основе изучения лишайников. В дальнейшем, в 1905–1909 гг., биолог Константин Сергеевич Мережковский (1855–1921) предложил термин «симбиоз» и выдвинул концепцию о симбиотическом происхождении носителей пигментов в растительных клетках. Эта идея была развита в 1921–1924 гг. в симбиотическую концепцию происхождения клеток растений и животных ботаником Борисом Михайловичем Козо-Полянским (1890–1957). На Западе эту концепцию развивали Лили Саган (1967), утверждавшая, что эукариотическая клетка возникла путём симбиоза двух или более прокариотических клеток, Линна Маргулис (1983) и другие учёные.

В настоящее время общепринятым считается мнение, что эукариоты произошли от прокариот, а многоклеточные — от одноклеточных. Но сам переход от простой прокариотической к сложной эукариотической клетке до сих пор остаётся загадкой в биологии. Существует несколько гипотез, делающих попытку объяснить, как появились эукариоты. Наиболее распространёнными считаются две гипотезы — сукцессионная и симбиотическая.

Сукцессионная гипотеза утверждает, что сложные эукариотные клетки развились прямо из прокариотной в результате того, что важнейшие их части (органойды) возникли как впячивания плазматической мембраны прокариот с последующей перестройкой для выполнения тех или иных функций. А такие сложные органойды, как митохондрии и пластиды, ведут своё начало якобы от имеющихся у прокариот внутриплазматических мембранных структур трубчатой формы. Однако данная гипотеза не находит подтверждения какими-либо эволюционными реликтами среди живущих ныне организмов. Есть также значительные биохимические отличия в мембранах ряда органойдов, которые не подтверждают правомочность данной гипотезы происхождения клеток эукариот. Поэтому сукцессионная гипотеза в последние годы имеет мало сторонников среди учёных.

Симбиотическая гипотеза в последнее время находит большое количество сторонников и часто называется уже не гипотезой, требующей доказательств, а теорией.

Симбиотическая, или эндосимбиотическая, гипотеза исходит из того, что эукариоты представляют собой результат симбиоза между различными прокариотами. Допускается, что ядро развилось вследствие обособления ДНК из цитоплазмы путём впячивания плазматической мембраны и обволакивания ядерного вещества. Сходным образом могли возникнуть и эндоплазматическая сеть, и аппарат Гольджи.

Однако считается, что появление митохондрий и хлоропластов произошло иным путём. Полагают, что некоторые клетки, будучи гетеротрофами, захватывали других, более мелких бактерий, которых они по неизвестным причинам не переваривали. Захваченные мелкие клетки прокариот были способны поглощать кислород. Это свойство было выгодным фактом для клетки-хозяина, поглотившей такую бактерию, так как давало 34 молекулы АТФ на одну молекулу глюкозы (против только двух молекул АТФ при брожении). Поглотителем могла быть и фототрофная клетка прокариот, питающаяся органическими веществами, у которой в процессе реакций обмена веществ мог образовываться молекулярный кислород, ядовитый для неё, но потребляемый клеткой-симбионтом для своего дыхания. Из этих сохранившихся бактерий-симбионтов в ходе дальнейшей эволюции и могли произойти митохондрии. В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные о современных симбиотических отношениях между водорослями и инфузориями. На рис. 58 пред-

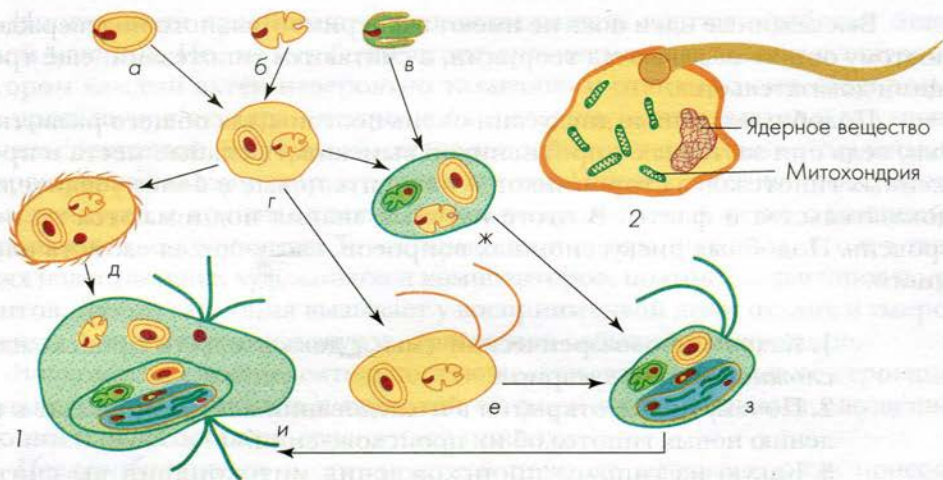


Рис. 58. 1 – схема возникновения эукариот согласно симбиотической гипотезе: *a* – прокариота I (будущее ядро); *б* – прокариота II (будущая митохондрия); *в* – прокариота III (будущий хлоропласт); *г* – первая эукариота с ядром и митохондрией; *д–и* – возможные пути дальнейшего усложнения структуры клетки эукариот; 2 – бактерия-симбионт с митохондриями (первая эукариотическая клетка)

ставлена схема возникновения в процессе эволюции сложной клетки эукариот с помощью разных путей симбиоза.

Одновременно с этими процессами или несколько позднее таким же путём мог произойти и эндоцитозный захват автотрофных прокариот, например синезелёных водорослей (цианобактерий), обладающих полным набором пигментов фотосинтеза. Из этих симбионтов развились хлоропласты. Допускается также, что некоторые сложные по строению клетки, например простейших, произошли в результате симбиотических связей не только с прокариотами, но и с другими эукариотами.

Симбиотическая гипотеза в настоящее время находит подтверждение рядом эволюционных реликтов в существующих и сейчас симбиотических связях между прокариотами и эукариотами. Такие связи наблюдаются среди растительных и животных организмов. Например, свободноживущая амёба *Pelomyxa palustris* (пеломикса болотная) не имеет митохондрий, но содержит в себе симбиотические бактерии, которые обеспечивают ей дыхание и АТФ.

Существует также гипотеза *мембранного происхождения* органоидов – за счёт разрастания, усложнения и перехода к самостоятельности неких особых мембранных складок. В пользу этой гипотезы свидетельствует двуслойность мембран ядра, пластид и митохондрий. Есть и другие гипотезы, опирающиеся на сходство генетического кода ядерной и митохондриальной ДНК.

Высказанные идеи пока не имеют экспериментального подтверждения, поэтому они не называются теориями, а считаются гипотезами, ещё требующими доказательства.

Подобные научные дискуссии очень полезны для общего развития науки, ведь они заставляют противников выискивать слабые места в предложенных гипотезах, а сторонников — находить новые и более убедительные доказательства и факты. В итоге научные знания поднимаются на новый уровень. Подобных дискуссионных вопросов, касающихся свойств клетки, много.

1. Каков мировоззренческий смысл доказательств происхождения сложной клетки эукариот?
2. Почему новые открытия в исследовании клеток приводят к появлению новых гипотез об их происхождении?
3. Какую из гипотез происхождения митохондрий вы считаете более убедительной и почему?

§ 26

Гармония и целесообразность в живой природе

Семинарское занятие

Клетка привлекает к себе внимание исследователей на протяжении более 350 лет. И это не случайно, ибо она — уникальное явление природы. Возникнув на заре становления жизни на нашей планете и усложнившись в процессе длительного исторического развития живой материи, клетка обусловила появление огромного разнообразия одноклеточных и многоклеточных форм живых существ.

Когда знакомишься с внутренним устройством живой клетки, поражаешься, насколько целесообразно и гармонично сочетаются друг с другом все её компоненты. Вот оболочка, которая оберегает внутреннее содержимое, помогает поддерживать гомеостаз (постоянство химического состава) и участвует в самых разных функциях клетки. Вот цитоплазма, такая разная по свойствам, но обеспечивающая протекание всех процессов и реакций в клетке. Вот ядро, которое хранит в себе несметное количество информации о прошлом, настоящем и будущем клетки. Вот митохондрии, которые неутомимо снабжают клетку энергией. Вот мельчайшие рибосомы, участвующие в сборке молекул белка. Вот множество самых разнообразных других органоидов и клеточных включений, и у каждого своё место, свои незаменимые функции. Клетка бесперебойно работает, пока имеются необходимые условия. Кто или что управляет всеми процессами её жизнедеятельности?

Иногда люди сравнивают жизнедеятельность клетки с работой отлаженной машины. Но, может быть, стоит сравнить живую клетку с театром, в котором каждый актёр невероятно талантлив и отлично знает свою роль. А мы прильнули к окулярам микроскопа и следим, затаив дыхание, за удивительным спектаклем. В здоровой клетке все события и движения её маленького мира прекрасно гармонируют друг с другом. И при виде такой слаженности, достоинства и красоты клетки невольно сравниваешь её не с машиной, а с произведением искусства. Те же гармония и внутренняя сила, что и в творениях известнейших художников и композиторов, поэтов, скульпторов и музыкантов. Любая гармония вызывает у восприимчивой души отклик и умиротворение, будь то гармония звуков, красок или событий в микромире.

Знакомство с жизнедеятельностью клетки, взаимосвязью её строения и функций, разнообразием и красотой её форм всегда вызывает ощущение гармонии и целесообразности в живой природе.

Целесообразность в органической природе выражается как приспособленность свойств биосистемы, регуляция и направленность процессов развития в соответствии с условиями внешней среды.

Понятие целесообразности претерпело длительную эволюцию в истории человеческой культуры. Это слово появилось в религиозно-философском учении, т. е. в телеологии (греч. *teleos* — «цель»; *logos* — «учение», «слово»). Религиозное понимание целесообразности основывается на представлении о том, что Бог, как сверхразумный Творец, создал мир с определённой целью, и, стало быть, мир в целом целесообразен. Во времена господства мифологического мышления деятельность любых тел, в том числе и неживых, могла быть признана целесообразной на основе антропоморфизма, т. е. приписывания явлениям природы причин по аналогии с деятельностью и целевыми устремлениями человека.

Научное понимание целесообразности строится на обнаружении в изучаемых живых предметах объективных механизмов целеполагания. Понимание естественного характера целесообразности в органическом мире стало возможным после опубликования трудов Ч. Дарвина об эволюции и последующих исследований в генетике, цитологии, молекулярной биологии и кибернетике. Кибернетика (греч. *kybernetike* — «искусство управления») — это наука об общих закономерностях процессов управления в технических устройствах, живых системах и человеческих организациях.

В последние годы по мере развития ценностного, экологического взгляда на природу часто стали использовать понятие «природоспособность», близкое к понятию «целесообразность», но не тождественное ему. Понятие «гармония» (греч. *harmonia* — «связь», «стройность», «соразмерность») как антипод хаоса с древних времён применялось мыслителями для объяснения свойств Вселенной, красоты и стройности, наблюдаемой в самоуправляющейся природе.

Предлагаем обсудить следующие вопросы:

1. Что имеется в виду, когда речь идёт о гармонии и целесообразности живой клетки?
2. Как вы понимаете термин «гармония»?
3. Соотнесите понятия «гармония» и «управление».
4. Как соотносятся гармония живой клетки и гармония мира?
5. Охарактеризуйте взаимосвязи между понятиями «гармония» и «природосообразность».
6. Поясните разницу между понятиями «природосообразность» и «целесообразность».
7. Подумайте, можно ли сказать, что гармония — главное, сущностное свойство жизни, а стремление к гармонии, создание её из хаоса — основная стратегия жизни. Можно ли считать клетки своеобразными нотами, из которых великий композитор Жизнь творит гармонию, всё бесчисленное разнообразие своих форм? Обоснуйте своё мнение.

Материал для размышления

• Философы Древней Греции пытались постичь мир через представление о красоте и гармонии, считая, что изначально мироздание выстроено по законам красоты и гармонии. В восприятии красоты природы философам Древней Греции виделся глубокий смысл и радость жизни. Философ Анаксагор, например, говорил, что он родился «для созерцания солнца, и луны, и неба». Философы Демокрит и Аристотель так сформулировали законы красоты в природе: порядок и соразмерность частей, правильность соединения всех частей, симметрия и ритм, согласие противоположных начал. Гераклит также считал, что мир образуется и держится красотой. Великий мыслитель Пифагор (он был философом, математиком, астрономом, изобретателем, врачом, музыкантом), называя Вселенную космосом, что означает «лад», «строй», «гармония», «красота», разработал учение о мировой музыкальной гармонии. Он ощущал, что всё в природе движется. В бесконечном движении рождается гармония Вселенной. Планеты совершают свой удивительный танец вокруг живительного вечного огня. При их движении возникает космическая музыка, «гармония сфер». Пифагор определил 7 тонов небесной гаммы, совпадающих с музыкальными октавами, терциями, секундами... (см.: *Груздева Н.В.* Окружающий мир: мироздание. СПб., 1995).

• Великий астроном Иоганн Кеплер (1571–1630) идею гармонии мира воплотил в своём крупном многолетнем труде «О гармонии мира», вышедшем в свет 27 мая 1618 г. В нём пять частей: геометрическая — о фигурах, которые можно построить с помощью циркуля и линейки; арифметическая — о числовых пропорциях, свойственных многогранникам; музыкальная — о причинах гармоний; астрологическая — о причинах аспектов; астрономическая — о реализации гармоний в движении планет. Завершая свой труд, И. Кеплер пишет:

«Таким образом, небесные движения суть не что иное, как ни на миг не прекращающаяся многоголосая музыка, воспринимаемая не слухом, а разумом» (см.: *Данилов Ю.А.* Гармония и астрология в трудах Кеплера. М., 1999).

- В 1951 г. найденные Кеплером гармонии немецкий композитор Хиндемит положил в основу своей симфонии «Гармония мира».

- Гармония – внутренняя и внешняя упорядоченность, соразмерность, целостность явлений и процессов, приемлемый эффект правильного расположения частей. Примером гармонии является дикая природа. В древнегреческой философии гармония – организованность космоса, противостоящая хаосу. В природе даже во время стихий присутствует гармония (см.: *Борейко В.Е., Морохина Н.В.* Словарь по гуманитарной экологии. Киев, 2000).

- Природа, по высказыванию Гёте, как большой организм, в котором господствует гармония силы и границ, произвола и закона, свободы и меры, подвижного порядка, достоинств и недостатков.

- Всё, что можно определить гармонией, должно соответствовать мыслям и чувствам человека в определённые моменты его жизни. Гармония – состояние, которого необходимо достичь, чтобы быть здоровым и счастливым; гармонизация – процесс, в который необходимо включить самого человека, ощутившего необходимость жить в гармонии с собой, окружающим миром и природой. Достижение этой гармонии можно только при условии, что каждому возрасту могут быть предложены тезисы, помогающие определиться, осмыслить жизненный процесс, жить в нём, сопереживать ему и рефлексировать в нём. Красота есть психическое ощущение гармонии и целесообразности и, соответственно, постоянный спутник здоровья (см.: *Татарникова Л.Г.* Педагогическая валеология. СПб., 1997).

- В природе, в обществе, в искусстве существует гармония и дисгармония, порядок и хаос. Стремясь художественно отразить современную жизнь, современную культуру, искусство показывает дисгармонию, беспорядок как важнейшие их характеристики (см.: *Глазачев С.Н., Козлова О.Н.* Экологическая культура. М., 1997).

- Философия управления – это наука о природе законов и закономерностей управления, о роли и месте величайших идей мировой теории управления в раскрытии сущности человеческого бытия.

Философов и учёных-естествоиспытателей в разное время посещала одна и та же мысль о том, что во Вселенной всё взаимосвязано и макромир подобен микромиру. Структуру философии управления можно представить в виде многомерного шара, тяготеющего к центральному ядру – от общего к частному, от множественного к единичному, от космического пространства к человеку, от закономерностей космического и биологического управления к кибернетическим закономерностям управления. Многие управленческие идеи, относящиеся к разным областям знаний и разным наукам, имеют на самом деле взаимосвязи и взаимозависимости, что позволяет сгруппировать их

в единое управленческое поле, по законам которого осуществляется управление как в космическом пространстве, в отдельной биосистеме, так и человеческом обществе (см.: *Богачек И.А.* Философия управления. СПб., 1999).

• Кибернетика провозгласила, что с точки зрения законов управления не важно, чем вы управляете — живым организмом или машиной. Законы управления в том и другом случае действуют одни и те же. Кибернетический этап в развитии науки управления был настоящим прорывом в будущее. Он был ознаменован существенным преобразованием языка всей науки управления. Он дал возможность впервые выразить основные особенности сложных систем управления в терминах теории информации и управления. Был установлен инвариантный (постоянный) характер принципов связи и управления в технических, биологических и социальных системах. В 60-е годы стали отмечать, что в мире существуют по крайней мере три основные группы управления — социальная, техническая и биологическая. Каждая из этих групп объединяет различные типы управления, обладающие своими специфическими свойствами. И многие с радостью убеждались, что эти структуры действительно стали объяснять многое в управлении тех областей жизни, к которым они прилагались. Всё это очерчивалось предсказаниями Норберта Винера (основоположник кибернетики) и Клода Шеннона (один из создателей математической теории информатики), открывших объективные законы управления, имеющие непреходящую ценность.

Оказалось, что описывающие эти объекты кибернетические идеи в одинаковой степени были справедливы для широкого круга явлений. К их числу стали относить такие кибернетические закономерности, как информативность любого процесса управления, равновесие прямой и обратной связи, целеполагание, а также принципы кодирования и механизма обработки информации (см.: *Богачек И.А.* Указ. соч.).

Подведите итог.

Что вы узнали, изучив материалы о клеточном уровне организации живой материи?

Проверьте себя

1. Сформулируйте определение биосистемы «клетка».
2. Почему клетку называют основной формой жизни и элементарной единицей жизни?
3. Поясните механизмы устойчивости клетки как биосистемы.
4. Сравните клетки эукариот и прокариот.
5. Охарактеризуйте внутриклеточную структуру эукариот.
6. Каким образом реализуется принцип «клетка — от клетки»?
7. Охарактеризуйте фазы и значение митоза.
8. Что представляет собой клеточный цикл?
9. Какую роль в эволюции организмов выполнила клетка?
10. Назовите основные процессы жизнедеятельности клетки.
11. Укажите значение митоза и мейоза в эволюции клетки.
12. Какие важнейшие события в развитии живой материи совершились на клеточном уровне в процессе эволюции?
13. Охарактеризуйте общее значение клеточного уровня живой материи в природе и для человека.

Выскажите свою точку зрения

1. Почему именно на клеточном уровне организации жизни возникли такие свойства живых существ, как автотрофность и гетеротрофность, подвижность и неподвижность, многоклеточность и специализация в строении и функциях? Что способствовало таким событиям в жизни клетки?
2. На каком основании цианобактерии все ученые очень долго относили к растениям, в частности к водорослям, и лишь в конце XX в. их поместили в царство бактерий?
3. Из каких растительных и животных клеточных тканей сделана одежда и обувь, в которых вы пришли сегодня в школу?

Проблема для обсуждения

Дед Чарлза Дарвина Эразм Дарвин — врач, учёный-натуралист и поэт — написал в конце XVIII в. поэму «Храм природы», опубликованную в 1803 г., уже после его смерти. Прочитайте небольшой отрывок из этой поэмы и подумайте, какие идеи о роли клеточного уровня жизни можно обнаружить в данном произведении.

Земная жизнь в безбрежном лоне вод
Среди пещер жемчужных океана
Возникла, получила свой исход,
Росла и стала развиваться рано;
Сперва в мельчайших формах всё росло,
Невидимых и в толстое стекло,
Которые, киша, скрывались в иле
Иль водяную массу бороздили;
Но поколения множилось, цвели,
Усилились и члены обрели;
Восстал растений мир, и, средь обилья
Разнообразной жизни, в ход пошли
Животных ноги, плавники и крылья.
Так без отца, без матери, одни
Возникли произвольно в эти дни
Живого праха первые комочки;
Растений мир и насекомых рой
Восстал микроскопической толпой,
Стал двигаться, дышать и множить почки.

Основные понятия

Прокариоты, эукариоты, органоид, ядро, хромосома, биологическая мембрана, митоз, мейоз, клеточный цикл, клеточный структурный уровень организации живой материи.

Молекулярный уровень жизни

Изучив материалы главы, вы сумеете охарактеризовать:

- основные свойства молекулярного уровня проявления жизни;
- значение молекулярного структурного уровня организации в живой природе;
- основу матричного принципа процессов биосинтеза;
- основные этапы и значение реакций синтеза и расщепления органических веществ в клетке.

§ 27

Молекулярный уровень жизни: значение и роль в природе

Особенности молекулярного уровня жизни. В пределах биосферы, пройдя через биогеоценотический, популяционно-видовой, организменный и клеточный уровни, подходим к самому элементарному, «первому», глубинному уровню организации живой материи — *молекулярному*. Этот уровень организации жизни находится на границе между живой и неживой (косной) материей. Он является первоосновой жизни на нашей планете.

Молекулярный уровень можно рассматривать как первичную основу жизни.

Действительно, какую бы сторону биологической организации мы ни рассматривали, неизбежно приходим к макромолекулам органических соединений, их реакциям и физико-химическим процессам. Только через выяснение молекулярных механизмов процессов жизнедеятельности клетки можно подойти к пониманию сущностных основ жизни и организмов, и клеток, и других биосистем.

Однако следует подчеркнуть, что знание макромолекул, умение изучать их в пробирке, выполнение учёными синтеза белков в лаборатории ещё не дают понимания свойств жизни, поскольку жизнь начинается только тогда, когда эти реакции и многочисленные молекулы как структурные единицы целостной системы находятся в клетке и взаимодействуют между собой как единая система. *Вне клетки процессов жизни нет.* Выделенные из клетки макромолекулы теряют свою биологическую сущность и характеризуются лишь физическими и химическими свойствами, но не являются живыми.

Молекулярный уровень живой материи представлен многочисленным рядом биологических молекул — ДНК и РНК, белков, углеводов, липидов и других сложных соединений.

Все эти соединения — крупные молекулы органических веществ — *полимеры*, синтезированные из *мономеров*, соединённых в определённом порядке

ке. Сами мономеры различны, но в одной и той же макромолекуле находятся их группировки, соединённые друг с другом с помощью химических связей. Все макромолекулы имеют один план строения в клетках у всех организмов независимо от их видовой принадлежности. Это объясняется тем, что во всех макромолекулах органических соединений одним из основных элементов выступает *углерод*. Только благодаря уникальным физико-химическим свойствам углерода образуются крупные, сложные и разнообразные молекулы разных органических соединений. Атом углерода, имея четыре валентные связи, способен в определённом порядке объединять большое число атомов в длинные цепи и замкнутые кольцевые структуры. Углеродные цепи и кольца являются «скелетами» сложных органических молекул. В этих *физико-химических свойствах* макромолекул проявляется их универсальность.

Уникальность макромолекул – в специфике их *биологических функций*. Например, молекулы нуклеиновых кислот заключают в себе генетический код синтеза белков и участвуют в передаче генетической информации от клетки к клетке и от организма к организму. Молекулы липидов являются основными элементами, участвующими в строительстве биологических мембран и всех других внутриклеточных образований. Молекулы белков служат катализаторами и регуляторами всевозможных химических реакций в клетке. Молекулы углеводов, будучи первоосновой построения биологических молекул всех органических соединений, участвуют в накоплении солнечной энергии в виде энергии химических связей. Функциональное своеобразие биологических молекул в клетке тесно связано с их физико-химическими свойствами.

! Единство физико-химических свойств и биологических функций макромолекул – особенность молекулярного уровня организации живой материи.

Специфику молекулярного уровня организации живой материи отражают его структура, процессы, организация, значение в природе.

Структурными элементами молекулярного уровня жизни оказываются макромолекулы различных органических и неорганических соединений. Помимо белков, углеводов, липидов в живых клетках содержится много других сложных молекул органических веществ. Среди них особо следует отметить высокоэнергетические молекулы АТФ, АДФ, а также молекулы более простых органических веществ (аминокислоты, моносахариды, жирные кислоты и др.), из которых синтезируются крупные макромолекулы, молекулы всевозможных ферментов, витаминов и других соединений. Одни из них локализованы в строго определённых местах клетки, например фосфолипиды в бислой мембраны, но большинство размещается в цитоплазме (матриксе).

Основные процессы молекулярного уровня жизни: окислительно-восстановительные реакции синтеза и распада веществ (обмен веществ и энер-

гии); регулирование реакций с помощью ферментов, фотосинтез (в хлорофиллсодержащих клетках); биосинтез сложных макромолекул из молекул простых органических соединений (мономеров); самовоспроизведение, копирование и передача генетической информации для регулирования процессами.

Организация молекулярного уровня жизни отличается системностью всех биохимических процессов, сложностью и разнообразием биомолекулярного состава, многообразием ферментов и специфичностью их участия в химических реакциях, а также матричной основой осуществления биосинтеза. Регуляторами всех происходящих реакций выступают ферменты, которые, подобно катализаторам, обеспечивают соответствующие скорость и последовательность протекания процессов.

Значение молекулярного уровня жизни. На молекулярном уровне организации живой материи осуществляется важнейший процесс жизни — превращение лучистой энергии Солнца в химическую, запасаемую в жирах и углеводах и других химических соединениях. Энергия, запасённая в органических веществах в макроэнергетических связях АТФ, становится биологически доступной для всех живых организмов, особенно для гетеротрофов.

На молекулярном структурном уровне жизни происходит включение всевозможных химических элементов Земли в различные химические соединения, участвующие в обменных процессах. Кроме того, именно на этой ступени организации живой материи возникают биологические системы из внутриклеточных элементов (химических веществ), обеспечивающих синтезирование таких сложных и очень значимых молекул живого вещества, из которых затем в клетке образуются важнейшие надмолекулярные структуры: цитоплазма, биологическая мембрана, ядро и органоиды. Здесь также появляются биосистемы обеспечения биохимических процессов жизнедеятельности энергией — преобразования и запасаения солнечной энергии, высвобождения запасённой энергии путём расщепления органических веществ.

Преобразование солнечной энергии, создание живого вещества, кодирование информации, обеспечение генетической преемственности и устойчивости молекулярных структур в поколениях — основная роль молекулярного уровня жизни в биосфере.

1. Перечислите известные вам химические элементы, которые входят в состав молекул, имеющих в клетке.
2. Сравните структурные компоненты молекулярного и клеточного структурных уровней организации жизни.
3. Почему молекулярный уровень считают первичной основой жизни?

В состав веществ, участвующих в реакциях и связанных с жизнедеятельностью живой материи, входят почти все элементы периодической системы Д.И. Менделеева. В клетках живых организмов обнаружено 86 постоянно присутствующих элементов.

Среди них есть такие, как селен, цинк, кобальт, фтор, молибден, ванадий, хром и др. Почти 98% массы клетки приходится на долю четырёх основных элементов. Это кислород (65–70%), углерод (15–18%), водород (8–10%) и азот (1,5–3,0%). Среди остальных элементов одни (*макроэлементы*) встречаются в больших количествах (сера, хлор, магний, фосфор, калий, кальций, натрий, железо, магний) и составляют около 1,9–2% массы клетки, а другие (*микроэлементы*) содержатся в мизерных долях (0,1% массы клетки). Многие из микроэлементов необходимы для нормальной жизнедеятельности и 18 из них незаменимы, т. е. абсолютно необходимы. Все элементы входят в состав различных соединений в живой клетке.

Клетки всех живых организмов содержат несколько различных групп органических соединений.

Неорганические вещества, содержащиеся в клетке, — это вода, различные минеральные соли, двуокись углерода, кислоты и основания.

Вода является важнейшим химическим компонентом содержимого живой клетки. Она составляет в среднем около 70–80% от общей массы клетки. Все биохимические реакции, совершающиеся в клетке, идут в присутствии воды. Она является универсальным растворителем. В воде растворяются соли, основания, углеводы, белки и кислоты. Лишь жиры и жироподобные вещества не растворяются в воде. Вода определяет также физические свойства клетки, такие, как плотность и теплоёмкость, обеспечивает тургор (напряжённое состояние клеточной стенки) у растений.

Вещества, растворяющиеся в воде, называются *гидрофильными* (греч. *hydor* — «вода»; *philia* — «любовь», «дружба»), а нерастворяющиеся — *гидрофобными* (греч. *hydor* — «вода»; *phobos* — «страх»). Вы уже знаете, что среди макромолекул есть такие, у которых один конец является гидрофильным, а другой — гидрофобным. К числу таких относятся, например, молекулы фосфолипидов, которые участвуют в образовании биологических мембран.

Органические вещества, входящие в состав клетки, всегда содержат атомы углерода и водорода. В органических соединениях углерод четырёхвалентен. При этом атомы обладают удивительной способностью, соединяясь друг с другом, образовывать длинные цепи: прямые, разветвлённые и замкнутые (циклические). Поэтому свойства органических веществ зависят не только от их качественного и количественного состава, но и от порядка соединения атомов в молекуле, т. е. от строения молекулы (рис. 59).

щества – гиббереллины, каротиноиды, витамин К), фосфолипидов, гликолипидов и липопротеидов.

Биологическая роль липидов многообразна. Из фосфолипидов состоит основа клеточной мембраны. Липиды – поверхностно-активные вещества. Они влияют на проницаемость мембран и активность многих ферментов.

Энергетическая функция – тоже важное свойство липидов в живой клетке. Например, при полном окислении 1 г жира освобождается 38,9 кДж энергии, тогда как при полном окислении 1 г белка – 17,6 кДж.

Липиды – это жироподобные вещества, входящие в состав всех без исключения живых клеток и играющие важную роль во многих жизненных процессах.

Белки, или протеины, также необходимы для жизнедеятельности всех клеток любого организма. Поверхностный комплекс клетки, все её внутренние структуры построены с участием молекул белков. Из всех органических веществ они составляют наибольшую массу в клетке (50–70%).

В состав белков входят углерод, кислород, водород и азот. Некоторые белки содержат ещё серу. Все белки являются полимерными соединениями, мономерами которых являются аминокислоты.

Между собой аминокислоты соединены пептидными связями в длинную цепь, образуя первичную структуру белка (она отображает химическую формулу белка). Полипептидная цепь обычно закручивается в спираль – это вторичная структура белка, затем ещё скручивается, образуя комочек (*глобулу*) – третичную структуру белка. Несколько молекул белка, объединяясь между собой, могут создавать четвертичную структуру белка. Например, у гемоглобина молекула состоит из четырёх сложным образом свёрнутых полипептидных цепей.

В зависимости от формы белковой молекулы различают *фибриллярные* и *глобулярные* белки. Фибриллярные белки выполняют преимущественно опорную или защитную функции, а глобулярные – динамическую функцию в клетке. К глобулярным белкам относятся ферменты, некоторые гормоны и многие транспортные белки. От определённой пространственной ориентации полипептидной цепи в глобуле зависит специфичность и биологическая активность белка.

В зависимости от состава различают *простые белки* – протеины (состоят только из аминокислот) и *сложные белки* – протеиды, в состав которых наряду с аминокислотами входят углеводы или липиды, нуклеиновые кислоты или металлы и др.

Белки в клетках, постоянно обновляясь, стимулируют обмен веществ живой клетки.

Функции белков в клетках очень разнообразны. Белки участвуют в строении клетки и во всех процессах её жизнедеятельности. Входя в состав клеточных структур, они выполняют строительную (пластическую) функцию. Молеку-

лы белка образуют клеточный скелет, обеспечивают транспортировку веществ внутри клетки и между клетками. Специальные белки (миозин, актин и др.) осуществляют движения клеток, образуют антитела, которые наряду с регуляторными выполняют и защитные функции. Но особенно важную роль в живой материи играют *белки-ферменты* (лат. *fermentum* — «брожение», «закваска»).

Ферменты — это особые белковые молекулы, ускоряющие реакции.

Ферменты часто называют биологическими катализаторами. Все биохимические реакции в клетке строго структурированы и осуществляются при участии высокоспецифических биокатализаторов. Они ускоряют реакцию в 10^{10} раз. Без них все процессы в клетке протекали бы очень медленно. Одни ферменты участвуют в реакциях синтеза, а другие — в реакциях распада. Для того чтобы превратить исходное вещество через ряд промежуточных соединений в «продукт», несколько ферментов действуют последовательно, один за другим. Реакции протекают согласованно, подчиняясь строгой регуляции, что объясняется специфической природой ферментов. При этом всегда один фермент катализирует только одну реакцию. Последовательность реакций составляет так называемый *метаболический путь*. В клетке работает одновременно много метаболических путей. Благодаря ферментам все биохимические процессы в клетке идут в *упорядоченном виде*.

Белки — важнейшие биологические молекулы, без которых жизнь невозможна.

1. В чём отличие моносахаридов от полисахаридов?
2. Какие углеводы содержатся в клетках растений?
3. Назовите биологические функции липидов.

§ 29

Структура и функции нуклеиновых кислот

Нуклеиновые кислоты впервые были обнаружены в ядрах клеток, в связи с чем и получили своё название (лат. *nucleus* — «ядро»). Есть два вида нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая кислота* (сокращённо ДНК) и *рибонуклеиновая кислота* (РНК). Это длинные полимерные цепочки (тяжи), состоящие из множества мономеров, которыми являются нуклеотиды. Каждый нуклеотид содержит по одной молекуле фосфорной кислоты и сахара (дезоксирибозу или рибозу), а также одно из четырёх азотистых оснований: *аденин, гуанин, цитозин, тимин* у ДНК (*урацил* у РНК). Молекула ДНК состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, спирально закрученных одна вокруг другой в виде двойной спирали. Молекула РНК состоит из одной полинуклеотидной цепи (рис. 60).

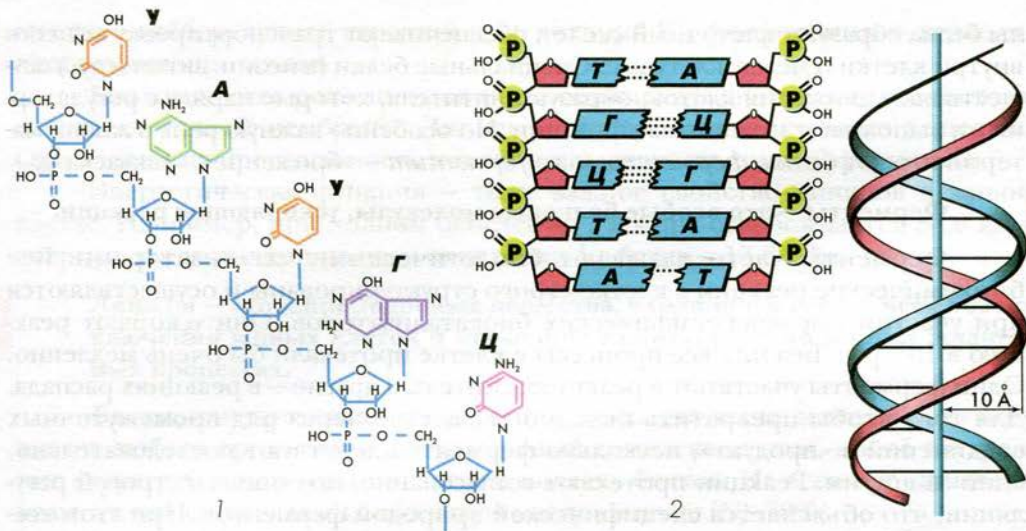


Рис. 60. Строение нуклеиновых кислот: 1 – РНК, 2 – ДНК

Азотистые основания, участвующие в образовании нуклеотидов и нуклеиновых кислот, относятся к группам пуриновых и пиримидиновых соединений. Пуриновые основания — это группа природных соединений пурина (аденин, гуанин).

Пиримидиновые основания (цитозин, урацил и тимин) — группа природных соединений пиримидина. Пуриновых оснований (аденин, гуанин) в ДНК столько же, сколько и пиримидиновых оснований, а в РНК пуриновых обычно больше, чем пиримидиновых. Пуриновые основания и пиримидиновые основания осуществляют кодирование генетической информации и её реализацию в процессе биосинтеза белка.

Состав нуклеиновых кислот показан в таблице 4.

Таблица 4

Состав ДНК и РНК

Кислота	Сахар (пентоза)	Азотистые основания	
		пуриновые	пиримидиновые
РНК	Рибоза	Аденин (А) Гуанин (Г)	Цитозин (Ц) Урацил (У)
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин (А) Гуанин (Г)	Цитозин (Ц) Тимин (Т)

Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты. ДНК является наиболее высокомолекулярным соединением из всех известных в природе. В клетках эука-

риот основная масса молекул ДНК находится в ядре в составе хромосом и имеет линейную форму, а часть молекул ДНК имеет форму кольца и содержится в митохондриях и пластидах. В прокариотных клетках ДНК организована в единственную хромосому и имеет форму кольца. У животных в цепях ДНК нуклеотиды могут содержаться в количестве 10^7 – 10^8 . Будучи вытянутой в прямую линию, молекула ДНК может достигать 1 см. В ядре ДНК всегда связана с белками четвертичной структуры — *гистонами*. Такая совместная структура (нуклеопротеид) представляет собой *хроматин*.

У всех живых существ молекулы ДНК построены по одному и тому же типу. Они состоят из *двух* полинуклеотидных цепочек. Объединяются две цепи в *единую полимерную молекулу ДНК* водородными связями между азотистыми основаниями нуклеотидов. При этом аденин (А) соединяется только с тимином Т, а гуанин (Г) — с цитозином (Ц). Данные нуклеотиды в молекуле ДНК всегда располагаются друг против друга. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов была названа *правилом комплементарности* (см. рис. 60), а соответствующие друг другу азотистые основания и нуклеотиды (А–Т и Г–Ц) — *комплементарными*. В результате у всякого организма число адениловых нуклеотидов равно числу тимидиловых, а число гуаниловых — числу цитидиловых. Благодаря комплементарности последовательность нуклеотидов в одной цепочке определяет последовательность в другой, т. е. цепи ДНК являются как бы зеркальным отражением друг друга. В 1962 г. американские учёные Д. Уотсон и Ф. Крик и английский исследователь М. Уилкинс за открытия, касающиеся молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи генетической информации, были удостоены Нобелевской премии.

Комплементарность определяет не только соответствующий выбор той или иной пары нуклеотидов в химическом строении молекулы ДНК, но обеспечивает последовательность азотистых оснований в каждой цепи и равное расстояние между сахарофосфатными остатками по всей длине молекулы.

При этом следует учесть, что между А и Т замыкаются две водородные связи, а между Г и Ц — три, поэтому связь Г–Ц оказывается энергетически более прочной. Если известен порядок расположения нуклеотидов в одной цепи, то по принципу комплементарности сразу же выясняется и порядок следования нуклеотидов в другой цепи. Однако каждая из этих цепей в молекуле ДНК оказывается как бы антипараллельной друг другу, поскольку они имеют противоположную направленность: у начала цепи напротив нуклеотида с углеродом 3" в дезоксирибозе оказывается комплементарный ему нуклеотид с углеродом 5" в дезоксирибозе. Это обеспечивает *антипараллельность* цепей молекулы ДНК. Ферменты ДНК-полимеразы могут передвигаться вдоль матричных цепей только от 5" - к 3" - концу, поэтому синтез новых цепей идёт антипараллельно (как бы навстречу друг другу).

Двойная спираль достаточно прочно удерживается многочисленными водородными связями и гидрофобными взаимодействиями.

Как отмечалось выше, последовательность линейного расположения нуклеотидов в ДНК представляет собой систему записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках, что является *генетическим кодом* синтеза молекул белка. Синтез каждого специфического белка определяется генетической информацией, то есть генами.

Ген представляет собой участок ДНК, характеризующийся определённой последовательностью нуклеотидов. Нуклеотиды в цепях молекулы ДНК в количестве трёх представляют собой так называемые *триплеты*, или *кодоны*, в каждом из которых зашифрована какая-то одна определённая аминокислота. Последовательный, линейно расположенный ряд кодонов, определяющий состав и структуру гена, направляет синтез белков. Поэтому основной функцией молекул ДНК в клетке и организме является *кодирование наследственной информации триплетным кодом*. Эта функция обеспечивает состав и структуру белков (особенно ферментов) по принципу «один ген — один фермент».

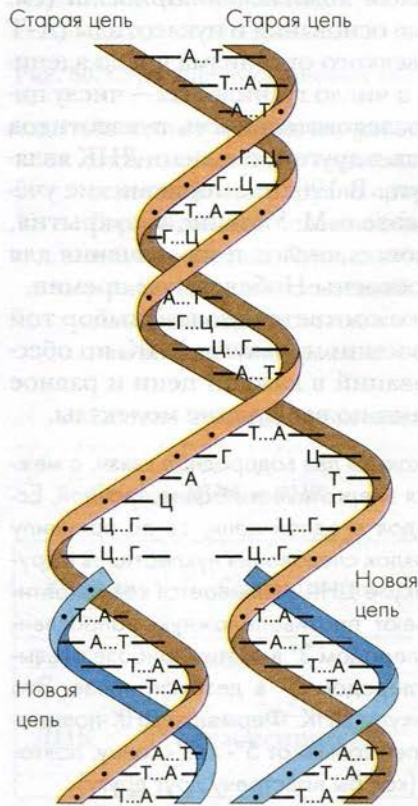


Рис. 61. Репликация ДНК

Репликация (самоудвоение) ДНК. Напомним, что перед каждым клеточным делением происходит самоудвоение молекулы ДНК. Процесс удвоения ДНК называется *репликацией* (лат. *replicatio* — «повторение»). Он начинается с того, что двойная спираль ДНК начинает раскручиваться, затем в какой-то точке ДНК (или в нескольких точках) обе цепи под действием фермента ДНК-полимеразы расходятся, образуя так называемую *репликационную вилку*. ДНК в данной части хромосомы удваиваются, образуя две полные дочерние спирали (рис. 61).

Каждая одинарная цепь по принципу комплементарности притягивает к себе свободные нуклеотиды, имеющиеся в клетке, и достраивается до двойной, дополняясь по принципу комплементарности: А-Т и Г-Ц. Таким образом, каждая полинуклеотидная цепь выполняет роль *матрицы* для создания новой комплементарной цепи. В итоге вместо одной молекулы ДНК образуются две, точно такие же по нуклеотидному составу, как и первоначальная. При этом каждая из образовавшихся двухцепочечных молекул имеет одну материнскую нить ДНК, а другую — вновь образованную.

Мы привели лишь схематическое описание процесса самоудвоения ДНК. На самом деле этот процесс очень сложен, в нём участвует множество разных ферментов, способствующих расплетению ДНК, предотвращению её спутывания, а также обеспечивающих сшивание фрагментов ДНК в целостную двойную спираль.

Процесс репликации обеспечивает целая серия белков: ДНК-полимераза и РНК-праймаза катализируют полимеризацию нуклеотидов; ДНК-геликаза и дестабилизирующие белки расплетают и удерживают спираль; ДНК-лигаза и фермент, разрушающий РНК-затравки, сшивают фрагменты; ДНК-топоизомераза устраняет суперспираль перед репликативной вилкой; инициаторные белки образуют новые репликативные вилки. Из приведённого неполного перечня участников репликации ДНК можно понять, как осуществляется точность выполнения репликации и какова сложность этого процесса.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — это важнейшее вещество в живой клетке, так как несёт в себе систему генетической информации, закодированную в последовательности азотистых оснований.

Рибонуклеиновая кислота. РНК имеет огромное значение в жизни клетки. Молекулы РНК состоят из одной полинуклеотидной цепочки, которая синтезируется на молекуле ДНК и является комплементарной копией отдельных участков одной из цепочек ДНК. Только вместо тимина (Т) в РНК входит похожее по своим свойствам азотистое основание урацил (У). РНК служит посредником между ДНК и синтезируемыми белками, так как выступает организатором процесса сборки мономеров в полимер. Полагают, что РНК по сравнению с ДНК является более древней в истории развития органического мира.

По выполняемым функциям различаются три формы РНК. *Информационная*, или *матричная*, РНК (иРНК) списывает последовательность нуклеотидов с ДНК в ядре и осуществляет непосредственную передачу этого «кода ДНК» для синтеза молекул белка. *Рибосомная* РНК (рРНК) содержится в мельчайших органоидах клетки — рибосомах и осуществляет сборку молекулы белка из аминокислот. *Транспортная* РНК (тРНК) имеет форму «клеверного листа», переносит аминокислоты к месту синтеза белка. Рибосомная РНК составляет основную массу РНК в клетке (от 85 до 90%), около 10% составляет клеточная тРНК и очень мало иРНК — около 4–5%.

Нуклеиновые кислоты выполняют важнейшую биологическую роль в клетке: ДНК является хранителем наследственной информации, а РНК обеспечивает передачу этой информации жизнедеятельным процессам клетки.

1. Назовите отличительные особенности макромолекулы ДНК.

2. Дополните запись второй цепочки молекулы ДНК соответствующими азотистыми основаниями: аденин, гуанин, цитозин, тимин:
—А—Г—Г—Ц—Ц—Т—А—А—Ц—Т—
3. Чем отличается ДНК эукариот от ДНК прокариот?
4. Сравните функции РНК и ДНК в клетке.

§ 30

Процессы синтеза в живых клетках

Синтез как часть метаболизма. Все биохимические реакции, протекающие на молекулярном уровне живой природы, подразделяются на реакции *синтеза* и реакции *распада (расщепления)*. Совокупность этих реакций в живых системах (в клетке) составляет то, что называют *обменом веществ* или *метаболизмом* (см. § 4). Все обменные реакции протекают путём ряда последовательно идущих друг за другом реакций, в результате которых получается нужный продукт. Все реакции осуществляются с помощью ферментов.

Реакции синтеза органических веществ, происходящие в живых клетках с помощью ферментов и внутриклеточных структур, называют *биосинтезом* (греч. *bios* — «жизнь»; *synthesis* — «соединение»). Биосинтез всегда идёт с потреблением энергии. Источником энергии для биосинтеза, например простых углеводов у зелёных растений, выступает энергия солнечного излучения. Для биосинтеза белков непосредственным источником энергии служат богатые энергией органические вещества. Реакции синтеза, идущие с помощью солнечной энергии, называют *фотосинтезом* (греч. *photos* — «свет»; *synthesis* — «соединение»).

Фотосинтез. Фотосинтез происходит в клетках зелёных растений с помощью пигментов, главным образом *хлорофилла*, находящегося в хлоропластах клетки. Его продуктами являются мономеры углеводов (моносахариды: глюкоза, фруктоза и др.).

В основе фотосинтеза лежит окислительно-восстановительный процесс, в котором электроны переносятся от *донора-восстановителя* (вода, водород и др.) к *акцептору* (CO₂, ацетат и др.) с образованием восстановленных соединений (углевода) и выделением кислорода, если окисляется вода. Фотосинтезирующие бактерии часто используют другие доноры, а не воду, кислород при этом они не выделяют.

В системе процессов фотосинтеза различают два цикла реакций, как *две фазы*, последовательно и непрерывно идущие друг за другом — световую и темновую (рис. 62).

Световая фаза фотосинтеза характеризуется тем, что здесь все процессы происходят только при участии энергии света, поэтому её и называют световой. Связывание солнечной (электромагнитной) энергии происходит преимущественно *на мембранах тилакоидов* хлоропласта. Размещающийся

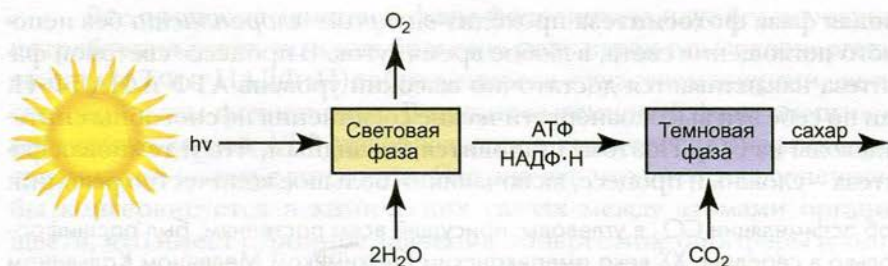


Рис. 62. Схема фотосинтеза

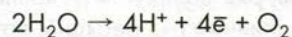
здесь хлорофилл и другие пигменты собраны в функциональные единицы-комплексы — *пигментные системы*, получившие название *фотосистемы*.

Таких фотосистем в комплексе с белками в хлоропластах зелёных растений выделено несколько, но в световой фазе особенно важны — две: фотосистема I (ФС I) и фотосистема II (ФС II).

Фотосистема I. В качестве реакционного центра (т. е. главного пигмента) в ней имеется хлорофилл *a* с максимумом поглощения в зоне красного света с длиной волны 700 нм, или пигмент₇₀₀ (P₇₀₀), а также хлорофиллы *a*_{675–695}, играющие роль антенных компонентов в данной фотосистеме.

При возбуждении энергией, равной 2 квантам длинноволнового красного света, у хлорофилла *a*₇₀₀ (P₇₀₀) в реакционном центре ФС I пара электронов «отрывается» от молекулы и «перескакивает» на её более высокие вакантные орбитали (т. е. на её энергетически более высокие уровни). Так продолжается переход электрона (таким путём образуется электронно-транспортная цепь) до тех пор, пока никотинамидадениндинуклеотидфосфат окисленный (НАДФ⁺) не восстановится до никотинамидадениндинуклеотидфосфата восстановленного (НАДФ·Н), который впоследствии используется для восстановления CO₂ и образования углеводов.

Фотосистема II. Белковый комплекс фотосистемы II включает в себя реакционный центр, содержащий хлорофилл *a*₆₈₀ (P₆₈₀), а также хлорофиллы *a*_{670–683}. Под действием энергии света совершается расщепление молекул воды. Этот процесс называют фотолизом. Процесс фотолиза воды можно выразить уравнением:



Образовавшиеся при фотолизе ионы водорода H⁺ (протоны) служат источником энергии для синтеза АТФ.

Таким образом, светособирающие и пигментно-белковые комплексы ФС I и ФС II обеспечивают процесс фотосинтеза необходимой энергией в виде макроэнергетических соединений НАДФ·Н и АТФ. В этом заключается основная функция световой фазы фотосинтеза. Она реализуется только при участии света и с помощью пигментов, размещённых в тилакоидной мембране хлоропластов.

Темновая фаза фотосинтеза проходит в *строме хлоропласта* без непосредственного поглощения света, в любое время суток. В процессе световой фазы фотосинтеза накапливается достаточно высокий уровень АТФ и НАДФ·Н. Однако сами по себе эти высокоэнергетические соединения не способны синтезировать углеводы из CO_2 . Поэтому становится очевидным, что и темновая фаза фотосинтеза — сложный процесс, включающий большое количество реакций.

Способ ассимиляции CO_2 в углеводы, присущий всем растениям, был расшифрован только в середине XX века американским биохимиком Мелвином Кальвином и его сотрудниками. Их работа привела к расшифровке всех последующих реакций, следующих друг за другом реакций C_3 -пути фотосинтеза, который получил название *цикла Кальвина*.

Цикл Кальвина состоит из трёх этапов: карбоксилирования, восстановления и превращения.

На первом этапе (*карбоксилирование*) фиксация углерода идет с участием ферментов и АТФ, полученной от световой фазы, при этом образуются молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК). На втором этапе (*восстановление*) помимо АТФ используется и НАДФ·Н. Здесь в ходе реакций 3-ФГК восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА), часть молекул которого может синтезироваться в глюкозу.

На третьем этапе (*превращение*) при повторении цикла часть молекул 3-ФГА синтезируется в молекулу фруктозо-1,5-дифосфат, из которой могут образовываться глюкоза, сахароза или крахмал или другие сложные соединения.

Таким образом, в реакциях темновой фазы фотосинтеза участвуют многие однотипные молекулы. Но целый ряд молекул ФГК вовлекается в длинный ряд реакций, которые приводят к превращению трёхуглеродных молекул в молекулы пятиуглеродного сахара, которые могут снова акцептировать углекислый газ и продолжать повторение этого цикла до тех пор, пока растение живёт и получает световую энергию — т. е. многократно, в определённом ритме и циклично (рис. 63).

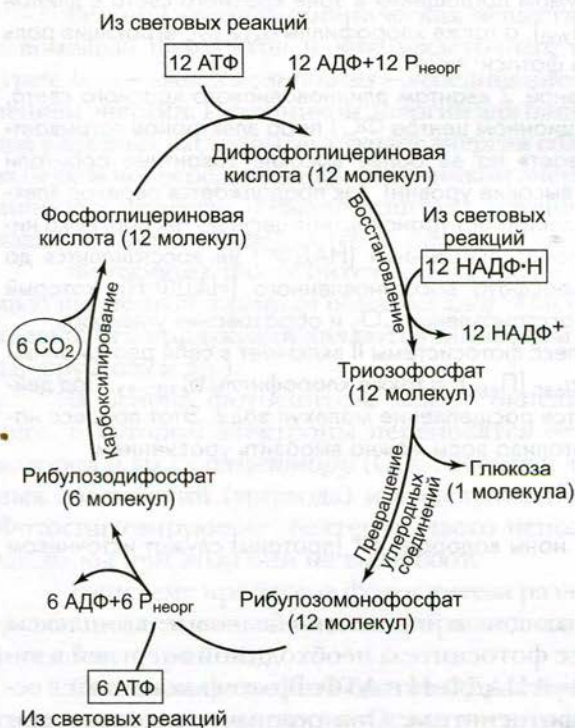


Рис. 63. Цикл Кальвина

Все процессы темновой фазы фотосинтеза идут без непосредственного потребления света, но в них большую роль играют высокоэнергетические вещества (АТФ и НАДФ•Н), образующиеся с участием энергии света, во время световой фазы фотосинтеза. В процессе темновой фазы энергия макроэнергетических связей АТФ преобразуется в химическую энергию органических соединений молекул углеводов. Это значит, что энергия солнечного света как бы консервируется в химических связях между атомами органических веществ, что имеет огромное значение в энергетике биосферы и конкретно для жизнедеятельности всего живого населения нашей планеты.

Фотосинтез — уникальная система процессов создания с помощью хлорофилла и энергии света органических веществ из неорганических и выделения кислорода в атмосферу, реализуемая в огромных масштабах на суше и в воде.

Итак, синтез веществ — пластическая часть обмена веществ в клетке. Фотосинтез (происходит в хлоропластах клетки) представляет собой синтез углеводов в хлорофиллоносных клетках, идущий с потреблением энергии солнечного света. Различают световую и темновую фазы фотосинтеза. Световая фаза при непосредственном потреблении квантов света обеспечивает процесс синтеза необходимой энергией в виде НАДН и АТФ. Темновая фаза — без участия света, но путем многочисленного ряда химических реакций (цикл Кальвина) обеспечивает образование углеводов, главным образом глюкозы. Значение фотосинтеза в биосфере огромно.

1. Что такое реакционный центр?

2. Какие превращения происходят во время световой фазы фотосинтеза, что является её результатом?

3. Охарактеризуйте этапы цикла Кальвина в темновой фазе фотосинтеза.

4. Выберите правильный ответ.

1. Фотосинтез в растительной клетке происходит:

а) в хромoplastах; б) вакуолях; в) хлоропластах; г) цитоплазме.

2. Темновые реакции фотосинтеза протекают:

а) в строме хлоропластов; б) рибосомах хлоропластов; в) мембранах тилакоидов; г) гранах.

§ 31

Процессы биосинтеза белка

Понятие о биосинтезе белка. В отличие от фотосинтеза биосинтез белка происходит иначе. В биосинтезе белка активное участие принимают нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, а в качестве необходимой энергии используется энергия химических связей высокомолекулярных органических соединений, имеющих в клетке, главным образом — АТФ.

Напомним, что последовательность нуклеотидов ДНК (т. е. генов), или генетический код, представляет собой систему записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках и фактически является шифром, обеспечивающим биосинтез белка.

Генетическая информация в соответствии с генетическим кодом в какой-то момент переписывается с ДНК, как с матрицы, в нуклеотидную последовательность нити *информационной* РНК (иРНК). Она и определяет затем последовательность сборки аминокислот соответствующей белковой молекулы.

Важно отметить, что генетический код является *универсальным* для всех организмов, существующих на Земле. Это свойство универсальности кода позволяет сделать важный мировоззренческий вывод о единстве происхождения всех живых организмов — прокариот, эукариот и вирусов.

В настоящее время расшифрованы триплеты для всех 20 аминокислот, входящих в состав природных белков. Генетический код был расшифрован в 60-е гг. XX в. Это осуществили учёные-биохимики Х. Корана, М. Ниренберг и Р. Холли. За расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белка названным учёным в 1968 году была присуждена Нобелевская премия.

Этапы синтеза белка. В биосинтезе активное участие принимают многие структурные компоненты клетки: различные молекулы РНК, рибосомы и молекулы разных аминокислот, из которых строится полимерная молекула белка.

Хотя план строения белка закодирован в ДНК, сама она участия в синтезе белковых молекул не принимает, а служит лишь *матрицей* для синтеза информационной РНК (иРНК). Поэтому процесс синтеза белка складывается из двух этапов: создание иРНК и сборка молекулы белка по информации в этой молекуле иРНК.



Рис. 64. Схема образования иРНК по матрице ДНК

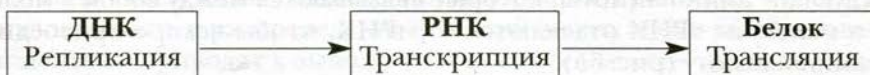
Первый этап — транскрипция. Процесс создания иРНК путём «переписывания» генетической информации с ДНК на иРНК называется *транскрипцией*. Он начинается с того, что с двухнитевой молекулы ДНК как с матрицы списывается однонитевая молекула иРНК. Процесс списывания (т. е. синтез РНК) осуществляется с помощью фермента ДНК-зависимой РНК-полимеразы. Когда РНК-полимераза доходит до конца копируемого участка (его называют *терминатором*), молекула РНК отделяется от матрицы и отправляется в виде иРНК к месту сборки белка — в цитоплазму (рис. 64).

Информационная РНК в сотни раз короче ДНК, так как является копией не всей нити ДНК, а лишь её отдельного участка — одного гена или группы генов, лежащих рядом и несущих информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции в клетке. С одного гена может «списываться» (транскрибироваться) множество копий молекул иРНК.

Образовавшиеся иРНК выходят из ядра в цитоплазму через поры в ядерной оболочке и вступают в контакт с многочисленными рибосомами. Транскрипция, или процесс создания иРНК, — это первый этап биосинтеза белка.

Второй этап — трансляция. После транскрипции наступает второй этап биосинтеза белка в соответствии с той информацией, которую записала в себе иРНК. Этот процесс *передачи информации* для сборки аминокислот в полимерную цепь в соответствии с иРНК называется *трансляцией* (лат. *translatio* — «передача», «перенесение»).

Таким образом, весь этот путь можно выразить следующей схемой:



Процесс сборки молекул белка, т. е. трансляция, или построение белковой молекулы по матрице иРНК, происходит в цитоплазме с помощью рибосом. К иРНК, поступившей в цитоплазму, направляются рибосомы. Туда же доставляются с помощью *транспортных РНК* (тРНК) аминокислоты, из которых синтезируются белки. Рибосома скользит по иРНК тоже, как по матрице, и, в соответствии с последовательностью её нуклеотидов, выстраивает определённые аминокислоты в длинную полимерную цепь белка.

Молекулы тРНК являются небольшими, состоят из 70–90 нуклеотидов, которые могут между собой комплементарно спариваться, сворачиваться, при этом образовывать петли таким образом, что создаются структуры, напоминающие по форме лист клевера. Поэтому структура тРНК получила название «трилистник», хотя напоминает его лишь отдалённо на плоскостном изображении.

В строении трилистника тРНК выделяют две функционально важные части: *акцепторную*, расположенную на «черешке» трилистника, и *антикодонную*, размещённую на противоположном конце на соответствующей петле тРНК.

Антикодоном (греч. *anti* — «против») называют участок молекулы тРНК, состоящий из трёх нуклеотидов и узнающий соответствующий ему *кодон* — участок из трёх нуклеотидов (триплет) в молекуле иРНК, с которым он комплементарно взаимодействует. Взаимодействие «кодон — антикодон» обеспечивает правильную (в соответствии с генетическим кодом) расстановку аминокислот в синтезирующейся полипептидной цепи — первичной структуре молекулы белка.

Акцепторная часть представляет собой конец нити тРНК. Этот конец присоединяет к себе аминокислоту. Каждая аминокислота имеет свою или свои тРНК. Аминокислота опознается по кодируемому триплету и присоединяется к акцепторному концу трилистника тРНК при помощи фермента аминоацил-тРНК-синтетазы. Присоединение аминокислоты к тРНК осуществляется путём ковалентной связи, на что затрачивается две связи молекулы АТФ.

Транспортная РНК с присоединенной аминокислотой направляется к рибосоме. Там малая субъединица связывается с тРНК, после чего происходит её присоединение к большой субъединице рибосомы, где и начинается собственно синтез белка. Присоединив молекулу аминокислоты, рибосома продвигается на три нуклеотида вперед по иРНК, после чего отходит от неё, чтобы вскоре присоединить новую аминокислоту.

Так, перемещаясь по цепи иРНК, рибосома присоединяет одну за другой следующие аминокислоты, которые связываются между собой в молекулу белка, а молекулы тРНК отделяются от иРНК, чтобы вскоре присоединить новую аминокислоту (рис. 65).

Следует отметить, что в приведённом изложении схема белкового синтеза показана очень упрощенно.

Обычно вдоль одной молекулы иРНК движется сразу несколько десятков рибосом, при этом одновременно синтезируются десятки молекул белка. Их количество зависит от длины иРНК. Группа рибосом, помещающихся

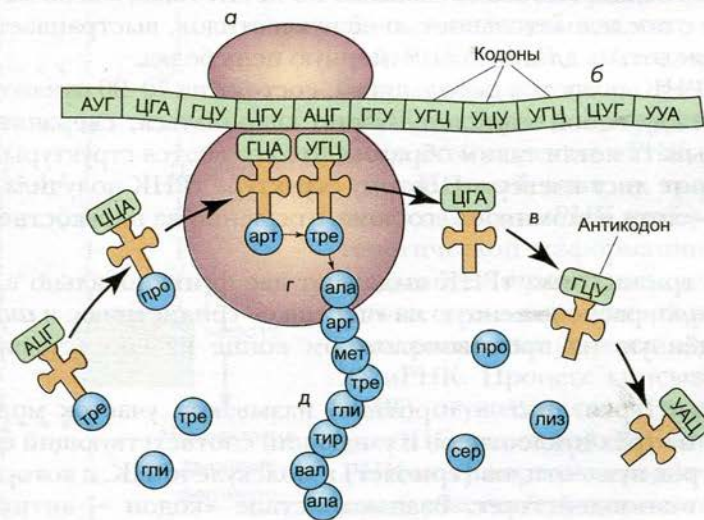


Рис. 65. Модель синтеза белковой молекулы в рибосоме: *а* – рибосома; *б* – иРНК; *в* – тРНК; *z* – образование пептидной связи; *д* – растущая полипептидная связь

одновременно на одной молекуле иРНК, называется *полирибосомой* или *полисомой*.

Участие полисом в синтезе белка даёт возможность молекуле иРНК образовывать сразу много одинаковых белковых молекул. После завершения синтеза белка иРНК под действием ферментов распадается на отдельные нуклеотиды, которые вскоре собираются в другие новые молекулы РНК.

Синтез белковых молекул происходит непрерывно. Он идёт с большой скоростью: в 1 минуту образуется от 50 до 60 тысяч пептидных связей. Синтез одной молекулы длится обычно 3–4 сек. Длительность жизни белков в среднем составляет около двух суток, хотя отдельные белки не разрушаются в течение нескольких месяцев. В результате половина белков тела человека (все это около 17 кг белка) обновляется примерно за 80 дней.

Процесс биосинтеза на всех его этапах идёт с участием многих ферментов и с непременным потреблением большого количества энергии.

Чёткая последовательность происходящих процессов, их матричная организованность и распределение функций между всеми задействованными компонентами приводят к выводу, что биосинтез белка — это целостная молекулярная система выполнения сложных реакций, обеспечивающая создание веществ, необходимых для жизни.

Обобщим сказанное. Биосинтез белка — *пластическая часть обмена веществ клетки*. Характеризуется матричной основой сборки молекул белка. Синтез происходит в рибосомах при непосредственном участии иРНК, тРНК, рРНК и мономеров — аминокислот. В отличие от фотосинтеза биосинтез белка идёт под строгим контролем генетической информации, списанной иРНК с генетического кода ДНК. Процесс биосинтеза белковой молекулы обусловлен двумя этапами: транскрипцией (списание) и трансляцией (передача).

1. Какие условия и компоненты нужны для биосинтеза белка?
2. Охарактеризуйте, в чём отличие транскрипции и трансляции в биосинтезе.
3. Охарактеризуйте свойства генетического кода.
4. Поясните, в чём проявляется системный характер биосинтеза?
5. Замените подчёркнутую часть утверждения одним правильным термином.
 - Первый этап реализации генетической информации в живых клетках.
 - Процесс создания иРНК — это первый этап биосинтеза.
 - Вторым этапом биосинтеза белка является процесс передачи информации о соединении аминокислот в полимерную цепь.
 - ДНК служит лишь основой для синтеза информационной РНК.

Понятие о биологическом окислении. Осуществление биосинтеза биологических молекул требует постоянного притока энергии. В автотрофных клеточных биосистемах такой энергией служит лучистая энергия Солнца. В гетеротрофных клеточных биосистемах процесс биосинтеза идёт с помощью энергии, получаемой от расщепления молекул органических веществ — углеводов, белков и жиров. Регулярное поступление энергии является необходимым условием биосинтеза. Поэтому синтез органических веществ сопровождается непрерывной доставкой требуемой энергии, освобождающейся при расщеплении молекул других органических соединений, имеющих в клетке.

Процесс высвобождения необходимой энергии из органических веществ путём их расщепления называют *биологическим окислением* или *клеточным дыханием*. При этом идёт накопление энергии в виде молекул АТФ и других макроэнергетических соединений.

АТФ, или *аденозинтрифосфорная кислота*, — это нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трёх остатков фосфорной кислоты — трифосфата (рис. 66).

Напомним, что окисление осуществляется путём отрыва от окисляемой молекулы электронов или атома водорода. Такая потеря всегда сопровождается выделением значительного количества энергии. Это объясняется тем, что электроны в составе молекул органических соединений находятся на очень высоких энергетических уровнях этих молекул. Перемещаясь с высоких на более низкие уровни своей или другой молекулы или атома, электроны высвобождают энергию. Молекулы, теряющие электроны, называются *донорами*, а принимающие их — *акцепторами*. Конечным акцептором в окислительных процессах клетки часто выступает кислород. Именно поэтому кислород так важен для дыхания многим организмам. Оканчивается биологическое окисление (клеточное дыхание) органических соединений образованием воды и углекислого газа. На примере окисления глюкозы этот процесс клеточного дыхания выражается обобщённым уравнением:

Оканчивается биологическое окисление (клеточное дыхание) органических соединений образованием воды и углекислого газа. На примере окисления глюкозы этот процесс клеточного дыхания выражается обобщённым уравнением:



Для осуществления клеточного дыхания многим организмам нужен кислород, в этом случае говорят об *аэробном (кислородном) дыхании* или аэробном способе высвобождения энергии. Однако в природе суще-

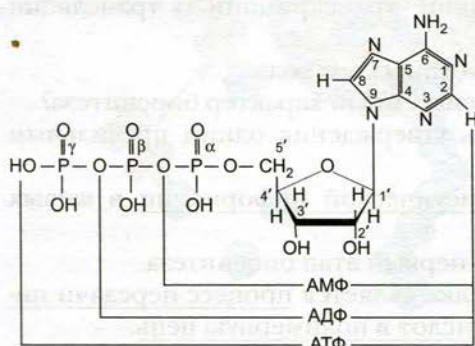
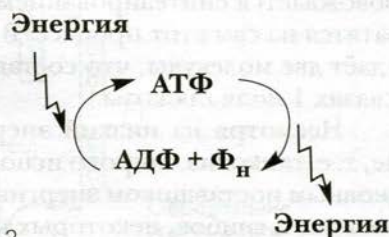
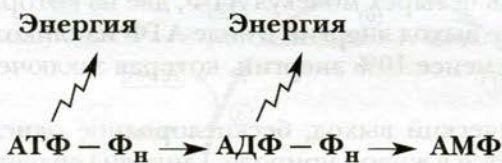


Рис. 66. Схема структуры молекулы АТФ

ствует множество различных групп организмов, которые могут получать энергию для своей жизнедеятельности без использования свободного атмосферного кислорода, т. е. путём *бескислородного* или *анаэробного* клеточного дыхания (анаэробное высвобождение энергии).

Основным веществом, используемым для получения энергии, в клетке обычно служат жиры и глюкоза. Процессы окисления глюкозы протекают в несколько этапов и сопровождаются ступенчатым выделением энергии, что обеспечивает возможность её запасаения и дальнейшего перехода в макроэнергетическую связь в виде молекул аденозинтрифосфорной кислоты – АТФ.

Молекула АТФ необычайно энергоёмка. Это связано с тем, что её трифосфатный компонент содержит две фосфорангидридные связи. Разрыв одной из них, т. е. отделение от АТФ одного концевых фосфата (Φ_H), сопровождается выделением 40 кДж на 1 моль вместо 12 кДж, выделяемых при разрыве обычных химических связей других соединений. Образовавшаяся при этом молекула *аденозиндифосфата* (АДФ) с двумя фосфатными остатками может быстро восстановиться до АТФ или, при необходимости, отдать ещё один концевой фосфат и превратиться в *аденозинмонофосфат* (АМФ). Упрощенно процессы можно представить на схемах освобождения энергии при отделении концевых фосфатов у АТФ и АДФ (1) до АМФ, а также восстановления АТФ из АДФ (2):



Высвобождение энергии из химических связей органических веществ в общих чертах напоминает обратную последовательность процессов её связывания. Поэтому можно сказать, что клеточное дыхание противоположно фотосинтезу и в схематическом виде оно распадается на два этапа: *бескислородный этап* и *кислородный этап*.

Рассмотрим более подробно оба этапа клеточного дыхания, происходящие на примере окисления глюкозы.

Бескислородный этап клеточного дыхания, или гликолиз. Начальный этап окисления глюкозы не требует кислорода, поэтому эта стадия процесса называется *анаэробным* (*бескислородным*) *окислением*, или *гликолизом* (греч. *glykys* – «сладкий» и *lisis* – «разложение», «распад»). Гликолиз представляет собой ферментативный бескислородный процесс расщепления углеводов, главным образом глюкозы, до *молочной кислоты* или до *пирувата*. Этот

процесс гликолиза включает 9 последовательных ферментативных реакций, в результате которых молекула глюкозы последовательно превращается в две трёхуглеродные (триозные) молекулы пирувата. Пируват — это соли пировиноградной кислоты (CH_3COCOON). Процесс гликолиза протекает в цитоплазме клетки.

Гликолиз является единственным процессом, поставляющим энергию в бескислородных условиях.

Гликолиз — общий процесс и для клеточного дыхания и для различных типов брожения в клетке. В ходе этого процесса шестиуглеродная молекула глюкозы при участии ферментов распадается на две трёхуглеродные молекулы пировиноградной кислоты с образованием четырёх атомов водорода. Акцептором водорода (и электронов) служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида (НАД^+) — соединение, которое по своей структуре похоже на НАДФ , но отличается от него отсутствием остатка фосфорной кислоты. В ходе некоторых из этих реакций происходит восстановление НАД^+ до НАДН и перенос неорганического фосфата (Фн) на АДФ с образованием высокоэнергетической связи АТФ . При этом в ходе гликолиза на каждую молекулу АТФ восстанавливается по одной молекуле НАДН .

Однако в процессе гликолиза происходит неполное окисление глюкозы. Поэтому в результате гликолиза образование двух молекул пирувата сопровождается синтезированием лишь четырёх молекул АТФ , две из которых тратятся на сам этот процесс. В итоге выход энергии в виде АТФ из гликолиза даёт две молекулы, что составляет менее 10% энергии, которая заключена в связях 1 моля глюкозы.

Несмотря на низкий энергетический выход, бескислородное окисление, т. е. гликолиз, широко используется в живой природе. Гликолиз является основным поставщиком энергии для многих микроорганизмов, в том числе — прокариот, грибов, некоторых кишечных паразитических и симбиотических анаэробных простейших.

Большинство животных, грибов и гетеротрофные клетки растений транспортируют молекулы пирувата, как только они образовались, из цитоплазмы в митохондрию для дальнейшего их окисления. Поскольку конечные продукты гликолиза — молекулы пирувата всё ещё несут в себе большое количество химической энергии, то они и вовлекаются в дальнейшее окисление, происходящее уже в митохондриях. С момента проникновения молекул пирувата в митохондрию начинается второй этап клеточного дыхания — *кислородный*. На этом этапе происходит полное расщепление пирувата до конечных продуктов — углекислого газа и воды с выделением значительного количества энергии.

Безусловно, гликолизный тип получения энергии является наиболее древним в истории органического мира и обусловлен приспособлением к жизни клеток (организмов) тогда ещё в бескислородной среде биосферы. Он играет важную роль и теперь в тех случаях, когда клетки находятся без кислорода

или его не хватает. Полагают, что этот бескислородный способ получения энергии из химических связей появляется в процессе эволюции живых систем одним из первых. А процессы кислородного дыхания возникли позже — лишь со времени появления в ходе эволюции в клетках хлорофиллов и фотосинтеза.

Кислородный этап клеточного дыхания. В отличие от гликолиза, кислородный этап клеточного дыхания является *мембранозависимым*. Он осуществляется в *матрице митохондрий и на мембранах их крист.* Здесь происходит полное окисление пирувата до конечных продуктов — CO_2 и H_2O . В связи с этим различают две стадии, связанные с окислительным циклом трикарбоновых кислот (цикл Кребса, или лимонный цикл) и с дыхательной цепью переноса электронов, где синтезируется АТФ. Рассмотрим кратко обе стадии кислородного этапа клеточного дыхания (рис. 67).

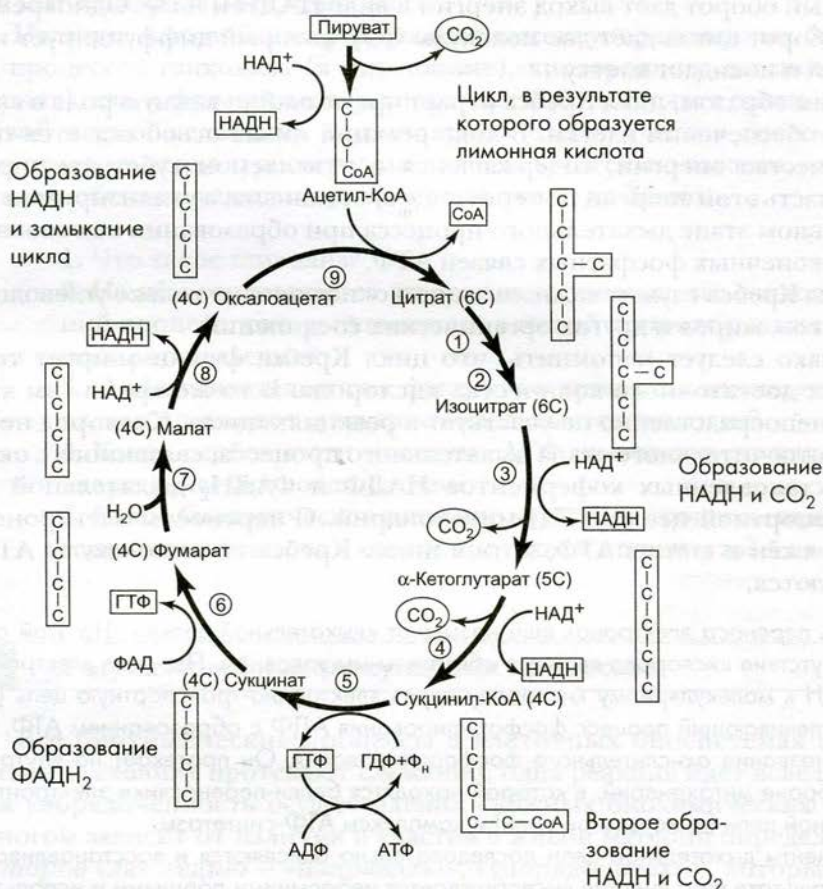


Рис. 67. Цикл Кребса

Цикл лимонной кислоты, или цикл Кребса. Напомним, что лимонная кислота имеет три карбоксильные группы, поэтому данный цикл химических реакций часто называют *циклом трикарбоновых кислот* или циклом Кребса по имени английского биохимика, открывшего этот цикл в 1937 г. В 1953 г. за свое открытие Х.А. Кребс был удостоен Нобелевской премии.

Окислительные процессы в митохондриях начинаются сразу после того, как пируват проникает в них. В результате ряда химических реакций пируват окисляется до соединения, которое называют *ацетилкоферментом А* или *ацетил-КоА*. Поэтому затем в лимонном цикле окисляется *не сам пируват, а его производное* – ацетил-КоА.

С момента появления ацетил-КоА включается целый ряд последовательно идущих химических реакций, который и называют циклом Кребса. Причём, каждый оборот даёт выход энергии в виде НАДН и АТФ. Одновременно каждый оборот цикла даёт две молекулы CO_2 , который диффундирует из митохондрий и покидает клетку.

Таким образом, цикл Кребса играет чрезвычайно важную роль в энергетическом обеспечении клетки. В ходе реакций цикла освобождается основное количество энергии, содержащейся в окисляемом субстрате, причём большая часть этой энергии не теряется для организма, а утилизируется на заключительном этапе дыхательного процесса при образовании высокоэнергетических конечных фосфатных связей АТФ.

Цикл Кребса служит важным этапом окисления не только углеводов, но также белков, жиров и других органических соединений.

Однако следует напомнить, что цикл Кребса функционирует только в условиях достаточного количества кислорода. В то же время сам кислород – O_2 непосредственно не участвует в реакциях цикла. Кислород необходим для заключительного этапа дыхательного процесса, связанного с окислением восстановленных коферментов НАДФ и ФАДН₂ дыхательной электронтранспортной цепи (ЭТЦ) митохондрий. С переносом электронов по ЭТЦ сопряжён и синтез АТФ, хотя в цикле Кребса сами молекулы АТФ не синтезируются.

Цель переноса электронов ещё называют «дыхательной цепью». На этой стадии присутствие кислорода является обязательным условием. Перенос электронов от НАДН к молекулярному кислороду через электронно-транспортную цепь (ЭТЦ), обеспечивающий процесс фосфорилирования АДФ с образованием АТФ, получил название *окислительного фосфорилирования*. Он протекает на внутренней мембране митохондрий, в которой находятся белки-переносчики электронтранспортной цепи (дыхательной цепи) и комплексы АТФ-синтетазы.

Элементы дыхательной цепи последовательно окисляются и восстанавливаются, в результате чего энергия высвобождается небольшими порциями и используется для перекачивания протонов (H^+) из матрикса митохондрии через внутреннюю

митохондриальную мембрану в межмембранное пространство и далее за пределы митохондрии (при этом они используются для синтеза АТФ). Таким образом, дыхательная цепь, или цепь переноса электронов в митохондрии, является главной системой превращения энергии в химические связи АТФ.

При полном окислении одной молекулы глюкозы обеспечивается в конце концов образование примерно 36 высокоэнергетических фосфатных связей в виде АТФ. Большая часть АТФ (30 молекул) образуется в процессе окислительного фосфорилирования. Начальные этапы окисления углеводов происходят в цитоплазме и не требуют кислорода, поэтому эта стадия называется анаэробным окислением или гликолизом. Но основной процесс окисления идёт в кислородных условиях и совершается в митохондриях – в матриксе и в митохондриальных мембранах.

Наличие в живой материи разных высокоупорядоченных биохимических процессов гликолиза (в цитоплазме), кислородного дыхания (в митохондриях), как и фотосинтеза (в хлоропластах), позволяет судить о наличии в живой клетке целостных молекулярных биологических систем, а также о молекулярном структурном уровне как исключительно важном, основополагающем и обеспечивающем все процессы жизни на Земле.

1. Что такое гликолиз?

2. На чём основывается утверждение учёных, что гликолиз – древний процесс, который появился в живой природе раньше кислородного расщепления?

3. О чём свидетельствует факт, что в процессах жизнедеятельности клеток прокариот и эукариот наблюдается гликолиз?

4. Какие особенности молекулы АТФ позволяют считать её макроэнергетическим соединением?

5. Какое биологическое значение в том, что процессы окисления органических веществ в клетке протекают ступенчато?

Регуляторы биомолекулярных процессов

Все биохимические процессы в клеточных биосистемах при благоприятных условиях протекают слаженно, одна реакция идёт вслед за другой. Такая упорядоченность осуществления сложных биохимических процессов во многом зависит от наличия и участия в живой материи определённых *регуляторов* (лат. *regulo* – «направляю», «упорядочиваю»), которые стимулируют или подавляют те или иные процессы, контролируют правильность их протекания.

Важнейшими регуляторами большинства процессов синтеза в биосистеме клетки выступают ферменты.

Ферменты — большая группа специфических белков, присутствующих во всех без исключения клеточных биосистемах.

С помощью белков-ферментов реализуется генетическая информация и осуществляются все процессы обмена веществ и энергии в живых клетках. Именно благодаря ферментам все биохимические реакции в органическом мире происходят в определённом порядке, в определённых местах клеточных биосистем и с определённой скоростью (намного превышающей скорость работы катализаторов в реакциях неорганического мира). Одна из главных особенностей ферментов — способность к направленному и регулируемому действию, благодаря чему контролируется и реализуется согласованность всех звеньев обмена веществ — синтез биомолекул и высвобождение необходимой для этих процессов энергии.

Регулирующая способность ферментов реализуется через изменение скорости их действия и зависит от концентрации соответствующих субстратов, рН-среды, температуры и от присутствия специфических веществ, активирующих или подавляющих каталитическую способность каких-то ферментов. Большинство ферментов проявляют максимальную активность при значениях рН, близких к нейтральному, т. е. к 7,0, но есть и работающие в кислой среде.

Некоторые ферменты активны только в присутствии определённых неорганических или каких-то малых органических молекул, которые сами не являются катализаторами. Такие вещества называют *коферментами*.

Коферменты в большинстве случаев синтезируются из витаминов, содержащихся в цитоплазме и поступающих туда из пищи. Сами коферменты в химических реакциях не участвуют, но они способствуют протеканию жизненно важных процессов, потому что переносят атомы или группы атомов от одной реакции к другой. Например, при расщеплении молекулы глюкозы и на этапе гликолиза, и на кислородном этапе переносчиками водорода служат коферменты. Коферменты, используемые в клеточном дыхании, и витамины, из которых они синтезируются, представлены в табл. 5.

Витамины (лат. *vita* — «жизнь») также очень важны для нормального протекания биохимических реакций. Сами витамины не являются материалом для биосинтезов или источником энергии, но они участвуют практически во всех биохимических и физиологических процессах обмена веществ в клетке. Поэтому витамины часто называют регуляторами процессов жизнедеятельности в клетках.

Витамины — это низкомолекулярные органические вещества различной природы, обладающие высокой биологической активностью и выполняющие существенную роль в регуляции процессов жизнедеятельности. Связываясь

Функции коферментов, синтезируемых из витаминов

Кофермент	Функция кофермента	Витамин
Никотинамидаденин- ди-нуклеотид (НАД ⁺)	Перенос атомов водорода	Ниацин (РР)
Флавинадениндинук- ле-отид (ФАД)	Перенос атомов водорода	Рибофлавин (В ₂)
Кофермент А (КоА)	Передаёт ацетильную группу	Пантотеновая кислота (В ₅)

с ферментами, витамины участвуют во многих процессах биосинтеза и энергетическом обмене. Большинство витаминов группы В являются предшественниками коферментов или сопутствуют деятельности ферментов. Молекулы всех витаминов образуются только в процессе биосинтеза. Многие витамины, в достаточном количестве присутствующие в пище, не могут нормально выполнять свою роль активизаторов биохимических процессов из-за отсутствия в среде ионов определённых металлов. Например, для работы витамина D необходим кальций, для витамина Е – селен, для синтеза микрофлорой витамина В₁₂ – кобальт.

Большинство витаминов образуется в растительных клетках. Но некоторые могут синтезироваться непосредственно в животных клетках. Многие витамины группы В вырабатываются бактериями (например, симбиотическими бактериями в пищеварительном тракте животных и человека).

Гормоны (греч. *hormao* – «привожу в движение», «побуждаю») также выполняют важную регулирующую роль в клеточных процессах жизнедеятельности. Гормоны, как и витамины, являются гуморальными (лат. *humor* – «жидкость») факторами влияния (и контроля) на все виды биохимических реакций, особенно на биосинтез. Влияние гормонов на процессы клеточного метаболизма осуществляется главным образом путём регуляции активности ферментов. Для гормонов характерна высокая биологическая активность. Они оказывают заметное биорегуляторное влияние в очень низких концентрациях.

Гормоны растений (фитогормоны) – это ауксины, гибберелины, цитокинины и другие вещества, которые в ничтожно малых дозах выступают как регуляторы и координаторы онтогенеза клеток и растения в целом. Гормоны у животных – это биологически активные вещества, выделяемые железами внутренней секреции или скоплениями специализированных клеток организма. Все гормоны оказывают целенаправленное действие на рост и развитие тканей, органов и организма в целом.

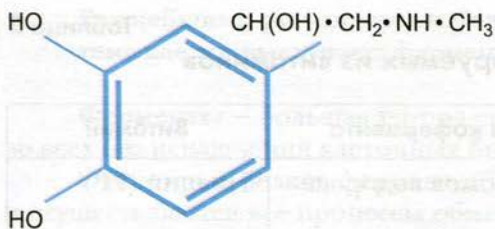


Рис. 68. Модель молекулы адреналина

Например, гормоном мозгового слоя надпочечников является адреналин. Это очень важный регулятор метаболизма глюкозы и жирных кислот. В организме адреналин действует главным образом на сердце, а также на сосуды и другие гладкие мышцы. Модель молекулы адреналина показана на рисунке 68.

Гормон задней доли гипофиза вазопрессин, или антидиуретический гормон (АДГ),

имеет белковую структуру и состоит всего из 10 аминокислот. Его основная функция в организме — регуляция водного гомеостазиса организма. Другой гормон этой же железы — окситоцин отличается от вазопрессина всего двумя аминокислотами. Он вызывает сокращение матки, выделение молока из молочных желёз млекопитающих, а также понижение кровяного давления у птиц. Гормон передней доли гипофиза кортикотропин полимеризован из 39 аминокислот. Он стимулирует рост коры надпочечников и вызывает секрецию её гормонов. Так что гормоны не только влияют непосредственно на метаболические процессы в клетках, но и регулируют выделение других гормонов.

Как видим, регуляторов биохимических и физиологических процессов в живой природе много. Такое большое их количество, функциональное разнообразие и точная направленность на выполнение конкретных мер воздействия, конечно, могли возникнуть лишь в процессе длительной эволюции живой материи.

Процессы регуляции сложных и многообразных биохимических, физико-биологических и физиологических явлений молекулярного уровня живой материи реализуют управляемость, устойчивость существования и воспроизводимость молекулярных биосистем, деятельность которых обеспечивает жизнь на нашей планете.

1. Охарактеризуйте значение регуляторов биохимических процессов клетки как свойство молекулярного уровня живой материи.
2. Поясните, в чём сходство и различие регулирующего воздействия молекул витаминов и гормонов.
3. Поясните, в чём сходство и различие между ферментом и коферментом.
4. Заполните пропуски в утверждениях.
 - Влияние гормонов на процессы клеточного метаболизма осуществляется главным образом путём
 - Взаимодействуя с ... , витамины участвуют в процессах биосинтеза и энергетическом обмене.

Химические элементы в оболочках Земли и молекулах живых систем

Роль химических элементов в жизни организмов. Химические элементы, обозначенные в таблице Д.И. Менделеева, встречаются как в неживой, так и в живой природе. Все они присутствуют в составе атмосферы, гидросферы и литосферы нашей планеты. Практически все атомы верхних оболочек Земли с помощью биологического круговорота веществ за миллиарды лет неоднократно побывали в составе молекул живых организмов. Особенно это касается атомов таких элементов, как кислород, углерод, азот и водород. Элементы калий, магний, натрий, кальций, железо, сера, фосфор, хлор в клетке содержатся в меньших количествах, но также необходимы живым существам. *В клетки живых организмов химические элементы поступают вместе с пищей, водой и в процессе дыхания.*

Впрочем, далеко не всегда нужные химические элементы могут легко добываться живыми организмами из окружающей среды. Например, есть немало мест на планете, в которых отсутствует свободный кислород O_2 , необходимый для дыхания, или нет усвояемых организмом соединений азота, хотя газообразный азот всегда имеется в атмосфере.

Поступление большинства химических элементов в тело животных идёт по цепям питания от растений, которые всасывают растворы минеральных солей из почвы. Но натуралисты давно отметили, что многие животные (особенно крупные травоядные) в своих миграциях постоянно посещают одни и те же места, где имеются на поверхности земли выходы солей кальция, натрия, калия, серы. Животные лижут эту землю и так восполняют нехватку в своём организме данных элементов.

Химические элементы и их соединения, требующиеся организмам в сравнительно больших количествах, называют *макроэлементами*, а требующиеся организмам в крайне малых количествах — *микроэлементами*. Макроэлементами являются кислород, углерод, азот, водород, калий, натрий, кальций, железо, сера, фосфор, хлор. К числу микроэлементов относят медь, бор, молибден, марганец, селен, цинк, фтор и др. Те и другие входят в обменные процессы клеток и являются жизненно необходимыми химическими компонентами живых организмов.

Роль микроэлементов в обменных процессах живых существ была открыта сравнительно недавно. Микроэлементы участвуют практически во всех обменных процессах, повышая устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям внешней среды. Недостаток микроэлементов вызывает серьёзные заболевания и даже гибель организма, особенно в его раннем возрасте. Микроэлементы необходимы всем живым организмам — растениям, грибам, животным и человеку.

Например, у растений микроэлемент бор является одним из наиболее важных, особенно для двудольных. Он усиливает прорастание пыльцы на рыльце пестика при опылении. Без бора нарушается созревание семян, отмирают конусы нарастания на побегах. Недостаток элемента медь задерживает рост и цветение растения. У злаков, например, без меди не развивается колос. У стеблей кустарников (роза, шиповник), стволов молодых яблонь и груш, опрысканных раствором медного купороса, повышается устойчивость к заморозкам. Марганец способствует увеличению содержания сахаров и оттоку их из листьев. При недостатке молибдена в клетках и тканях растений накапливается большое количество нитратов. При недостатке серы у растений ухудшаются рост и развитие, изменяется цвет листьев. На вытянутых стеблях вырастают мелкие листья светлой желтоватой окраски.

Геохимические заболевания. Недостаток или избыток жизненно важных химических элементов в почве различных географических территорий может вызывать массовые нарушения здоровья обитающих там живых организмов. Такие заболевания называют *геохимическими* или *эндемическими* (от греч. *endemos* — «местный»). Как правило, их можно вылечить или предупредить путём регулярного добавления в пищу или воду животным, в подкормку растениям элемента, дефицитного в природных условиях данной территории. Но заменить один микроэлемент другим нельзя, так как участие каждого из них в обменных процессах специфично.

Микроэлементы — это группа незаменимых минеральных веществ, обеспечивающих жизнедеятельность организмов.

Познакомимся с некоторыми примерами эндемических заболеваний у человека и животных.

Зобная болезнь, или *йодная недостаточность*, характеризуется поражением щитовидной железы и нарушением обмена веществ в организме. Она возникает в местностях с низкой концентрацией йода в почве, воде и воздухе. При этом заболевании щитовидная железа иногда увеличивается в объёме, но это не единственный внешний признак зобной болезни. У детей может наблюдаться картина кретинизма.

У крупного рогатого скота при зобной болезни начинается усиленный рост волос на голове и шее, что приводит к появлению длинной челки и гривы, почти как у лошади. Для профилактики эндемического зоба вводят в состав поваренной соли небольшое количество йодида калия. Такое сочетание солей устойчиво при хранении и хорошо усваивается организмом.

Беломышечная болезнь развивается при дефиците селена. Ядовитый для многих животных селен, поглощённый в больших количествах, оказывается незаменимым микроэлементом в микродозах. Его недостаток характеризуется нарушениями обмена веществ, особенно на этапе процессов окисления в клетках. При этом происходят биохимические и морфологические из-

менения в сердечной мышце и скелетной мускулатуре. У больных людей и животных при нехватке селена наблюдаются ослабление мышечного тонуса, мышечная дрожь, малая подвижность, синюшность слизистых оболочек, сердечная недостаточность. Для лечения используется водный раствор селенита натрия.

Гипокупроз — тяжёлая болезнь, возникающая при недостатке *меди* в рационе или пониженном её усвоении. Проявляется в анемии, нарушениях работы центральной нервной системы, органов пищеварения, печени, почек, извращении вкуса. У ягнят отмечают шатающуюся походку, поджатые задние ноги. Внешне заметны изменения в шерстном покрове животных — волосы светлеют, становятся тусклыми, прямыми.

Серная недостаточность — заболевание, обусловленное недостаточным поступлением серы в организм. У животных деформируется роговое вещество копыт, замедляется рост шерсти и пера; перья у птиц обламываются, выпадают, начинается каннибализм (расклёв); шерсть у овец становится тонкой, некачественной. Для лечения используют чистую серу, неорганические соли (сульфат натрия), органические соединения серы (метионин). При выращивании растений в качестве удобрения в почву вносят гипс (сульфат кальция).

Кроме перечисленных болезней можно назвать много других, спровоцированных недостатком различных химических элементов. Но ещё больше заболеваний связано с *избытком* некоторых химических элементов в почве, воде, воздухе, пище. Даже такой нужный организму элемент, как кальций, может при избытке отрицательно влиять на обмен веществ. Например, такое заболевание, как *паракератоз* (недостаточность цинка), усугубляется при избытке кальция, так как кальций уменьшает всасывание цинка из желудочно-кишечного тракта в кровь.

Особенно опасны для живых организмов отравления химическими веществами, попадающими в окружающую среду в больших количествах из выхлопных газов автомобилей, из плохо очищенных сточных вод промышленных предприятий, выбросов различных летучих отходов в атмосферу. То же происходит при несбалансированных внесениях в почву искусственных удобрений, ядохимикатов (гербициды, пестициды, фунгициды и др.).

В настоящее время широко распространены такие заболевания, как свинцовый токсикоз, флюороз (избыток фтора), молибденовый токсикоз, никелевый токсикоз, кадмиевый токсикоз, нитратно-нитритный токсикоз и др. Хроническое отравление ионами тяжёлых металлов у млекопитающих вызывает сильное снижение температуры тела (до 34–35 °С вместо нормальных 38–39 °С); накапливаясь в молоке, жирах, мышечных тканях животных, ионы тяжёлых металлов попадают в организм человека с животной пищей, нанося ему непоправимый вред.

Эндемические болезни животных — специфический объективный экологический индикатор негативных изменений биотического круговорота

макро- и микроэлементов и геохимической обстановки в биогеоценозах тех ландшафтов, в которых живут люди. И это естественно, так как имеющиеся там аномалии отсутствия или избыточности того или иного химического элемента непосредственно проявляются и в обменных процессах живого населения этих территорий.

1. Поясните, почему заболевания, связанные с нехваткой или избытком микроэлементов у организмов, считаются эндемичными.
2. Поясните, почему кислород, водород, азот, углерод, кальций и ряд других химических элементов оказались в группе макроэлементов живых организмов на нашей планете.
3. Проверьте себя. Попытайтесь составить перечень химических элементов, которые вы сегодня вместе с едой ввели в свой организм.

§ 33

Химическое загрязнение окружающей среды как глобальная экологическая проблема

Опасность полимерного мусора. XX век считается веком развития химии. Химические вещества и особенно полимерные соединения широко вошли не только в промышленность, но и в быт людей в виде искусственных тканей, различных пластмасс, всевозможных пищевых добавок, например консервантов, позволяющих дольше сохраняться пищевым продуктам или кулинарным изделиям. Для обслуживания запросов населения химические заводы выпускают из искусственных полимеров всё больше всевозможных предметов (рис. 69).

В результате на Земле стало происходить накопление этих предметов в виде полимерного *мусора* (предметов, отслуживших свой срок годности) и *отходов* от производства этих товаров на химических предприятиях.

К концу XX в. такие отходы и мусор стали подлинной глобальной экологической проблемой. С ними связано ухудшение качества среды, вызванное как нагромождением отходов, так и утилизацией (удалением) их, например, путём сжигания. При этом загрязнение продуктами сжигания полимерных изделий обнаруживается не только в воздушной, почвенной, водной среде, но и в телах живых организмов.

Наибольшее распространение получили следующие полимеры: *фторопласты, синтетические каучуки, искусственная кожа, полиэтилен, полистерол, нейлон, полихлорвинил, биопрепараты* (лекарственные, для пищевой и парфюмерной промышленности, для ветеринарии, для борьбы с заболеваниями растений), *ядохимикаты* (ДДТ, хлорорганические вещества) и др.

Фторопласт — это полимер, характеризующийся очень высокой химической и термической стойкостью, огнестойкостью, высокой электрической



Рис. 69. Богатый ассортимент пластмасс вошёл в быт человека

прочностью и низким коэффициентом трения. Из-за таких свойств фторопласт чрезвычайно широко используется в различных областях народного хозяйства и в быту.

Впервые фторопласт был получен химиками в 30-х гг. XX в. Сейчас его производство занимает одно из ведущих мест в мире. Он применяется для изготовления фильтровальных тканей, защитных космических скафандров, протезов кровеносных сосудов и клапанов сердца, крышек стеклянных банок. Из него изготавливают платы ЭВМ атомных реакторов, различные ёмкости для химических аппаратов и детали телескопов, лабораторную химическую посуду (в этих случаях фторопласт заменяет ценную платину).

Фторопластовые покрытия различных материалов обеспечивают высокую водо-, атмосферо-, термо- и морозостойкость. Они не разрушаются под действием серной, соляной, фтороводородной кислот, щелочей, морской воды, бензина, различных масел и не перерабатываются живыми организмами. Фторопласт — это один из наиболее стойких искусственных полимеров, в ряде случаев оказывающийся в хозяйстве человека более полезным, чем платина и золото.

Однако фторопласт, так же как и многие другие искусственные полимерные соединения (нейлон, капрон, полихлорвинил, полиэтилен, полистерол и др.), не потребляется в пищу живыми организмами и потому не включается в цепи питания и цепи разложения, а следовательно, не вовлекается в биоло-

гический круговорот веществ биосферы. В итоге на Земле этих веществ накапливается всё больше и больше.

Полистерол, полиэтилен и их отходы, а также изделия из них после эксплуатации можно измельчать и снова перерабатывать. Такие технологии уже применяются в Японии, Германии, США и России, однако у нас слабо налажены сбор, сортировка и переработка изделий из этих термопластичных полимеров.

Многие созданные химической индустрией вещества, например различные ядохимикаты, помогают уничтожать вредителей растений и тем обеспечивают сохранность урожая.

Пестициды (лат. *pestis* — «зараза»; *caedere* — «убивать») как специальные химические соединения широко используются человеком для уничтожения вредителей сельскохозяйственных растений и животных, для привлечения и отпугивания насекомых, а также для предохранения деревянных и других неметаллических материалов от разрушения грибами и бактериями, для борьбы с наружными паразитами домашних животных и с переносчиками опасных заболеваний животных и человека. В мире насчитывается более 100 000 наименований пестицидных препаратов.

Применение пестицидов повышает урожай сельскохозяйственных культур, экономит затраты труда, позволяет дольше сохранять продукцию, обеспечивает снижение заболеваемости у животных и человека. Однако при несомненном положительном эффекте возникают существенные побочные, экологически опасные явления, вызванные неконтролируемым и избыточным (особенно длительным) применением пестицидов.

Наибольшую опасность представляют стойкие пестициды и продукты их распада, способные накапливаться в природной среде и вызывать химическое загрязнение почвы, воды и воздуха. Пестициды, мигрируя по водным и воздушным потокам, могут оказываться далеко от тех мест, где шло их применение. Обработанные пестицидами растения, животные и различные микроорганизмы по цепям питания и цепям разложения транспортируют в круговороте веществ эти ядовитые соединения к другим организмам, вызывая таким путём их отравление и гибель. При этом значительно сокращаются запасы питания для живого населения, что приводит к нарушению экосистемных связей, к сдвигу экологического равновесия в биогеоценозах и биосфере. Существенные сдвиги происходят и в молекулярных системах живых организмов, что обуславливает их массовую гибель.

Применение пестицидов обернулось настоящим бедствием для живых организмов естественных биогеоценозов нашей планеты.

В последнее время всё больше и больше говорят об органическом соединении *диоксине*. Диоксин — это не отдельное вещество, а целая группа (несколько семейств) органических соединений, включающих в себя три-

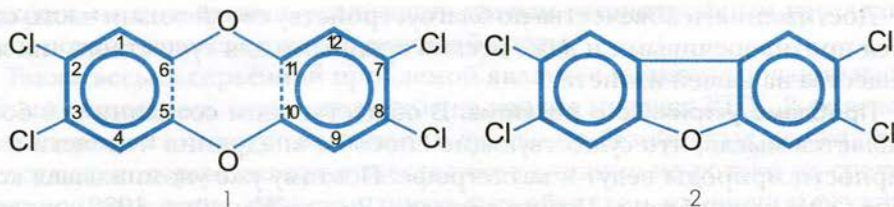


Рис. 70. Модели молекул: 1 – 2,3,7,8-тетрахлордibenзолпарадиоксина (диоксина); 2 – тетрачлордиазобензола

циклические кислородсодержащие вещества, чуждые для жизнедеятельности организмов. Диоксинов различной степени токсичности насчитывается несколько тысяч. Классическим диоксином и самым токсичным из всех ядовитых веществ считается соединение *2,3,7,8-тетрахлордibenзолпарадиоксин* (рис. 70). Это органическое вещество во всём мире признано мощным ядом – сильнее стрихнина, кураре и в 150 тыс. раз превышает по своему воздействию смертельную дозу цианистого калия.

Диоксин – это незапланированный побочный продукт химической технологии, примесь, на которую не обращали внимания при производстве хлорфенолов и гербицидов (лат. *herba* – «трава»; *caedere* – «убивать»), используемых для борьбы с сорными растениями. Бесцветное химически инертное кристаллическое вещество без запаха, хорошо растворяющееся в жирах и бензоле, диоксин распадается лишь при температуре выше 700–1000 °С.

Диоксины, первоначально обнаруженные в гербицидах, имеются в составе многих промышленных отходов, в жирах рыб, в молоке, в табачном дыме, в выхлопных газах автомобилей. Они образуются фактически везде, где ионы хлора, брома или их сочетания взаимодействуют с активным углеродом в кислородной среде, т. е. при горении (например, сжигании листьев), а также при хлорировании воды, содержащей фенол, гуминовые и фульвокислоты, лигнин, образующиеся в природе при гниении древесины.

Первое упоминание о диоксинах появилось в 1957 г. Их открытие произошло в процессе анализа ряда человеческих трагедий – массовых отравлений и профессиональных заболеваний. Учитывая опасность диоксинов, цивилизованный мир человечества стал разрабатывать систему разумных предосторожностей. Во Франции для очистки воды применяют антидиоксиновые фильтры, в Швеции разработали технологию получения бездиоксиновой бумаги, в Германии, США и Японии создали технологию сжигания отходов, при которой диоксины почти не образуются. В нашей стране внимание учёных также привлечено к диоксиновой проблеме, ведутся научные исследования по анализу веществ, внедряются антидиоксиновые фильтры, разрабатываются технологии по захоронению и разрушению диоксинов.

Достижения человечества по благоустройству своей жизни часто оказываются противоречивыми и даже весьма вредными для существования живого вещества на нашей планете.

Проблема устойчивого развития. В общественном сознании всё больше укрепляется мысль, что существующие способы внедрения человека в закономерности природы ведут к катастрофе. Поэтому уже упоминавшая конференция ООН по проблеме «Планета Земля» (Рио-де-Жанейро, 1982) провозгласила необходимость перехода мирового сообщества к устойчивому развитию (sustainable development). В 1987 г. Международная комиссия по окружающей среде и развитию сформулировала основные меры по обеспечению устойчивого развития природы и общества. Суть этих мер чётко выражена в определении данного понятия: «Устойчивое развитие – это такое развитие, которое удовлетворяет потребности настоящего времени, но не ставит под угрозу способность будущих поколений удовлетворять свои собственные потребности». Одними из главных условий успешности перехода человечества к устойчивому развитию названы всеобщее экологическое образование населения планеты, становление ноосферного сознания, обеспечивающего понимание жизни как первостепенной ценности, и формирование у каждого человека ответственного отношения к окружающей среде, в целом к биосфере и к самому себе как действенному компоненту биосферы.

1. Поясните, полезными или вредными являются искусственные полимеры для человека и для природы.
2. Поясните, почему ценные для человека органические соединения явились причиной глобальной экологической проблемы.
3. В замечательной книге американского биолога Барри Коммонера «Замыкающийся круг» есть такие слова: «В природе не существует такой вещи, как „мусор“». Поясните, что имел в виду Б. Коммонер. Выскажите ваше мнение по этому поводу.

§ 34

Время экологической культуры

Семинарское занятие

Бурное развитие химического синтеза, создание новых, отсутствующих в природе органических соединений долгое время признавались важным достижением научной мысли и технологии, позволяющим неограниченно получать вещества с определёнными, нужными человеку свойствами. Однако эти новые вещества с присущими им свойствами, вступая в природный круговорот, привели к нарушению экологического баланса естественных сил приро-

ды, так как, не подвергаясь утилизации живым гетеротрофным населением, вызвали острое загрязнение окружающей среды.

Также весьма серьёзной проблемой является манипулирование наследственным веществом, осуществляемое на уровне молекул ДНК. В результате этих экспериментов могут возникнуть далеко не безобидные неожиданные последствия, которые окажут существенное влияние не только на среду, но и на живое население планеты, поскольку объектом изменения служат не просто химические соединения, молекулы, а ДНК, т. е. химические основы наследственности. Это можно рассматривать как беспрецедентное вторжение в процесс эволюции живого. Не случайно в большинстве стран мирового сообщества на официальном уровне приняты законы, запрещающие экспериментирование с генетическим материалом человека и многоклеточных животных.

Глобальные экологические проблемы в настоящее время вызывают повышенный интерес общественности всех стран. Разворачиваются крупнейшие международные комплексные исследования по изучению проблем эволюции природы Земли и глобальных изменений. Основная цель всех этих работ — показать на большом фактическом материале сущность проблем, связанных с состоянием окружающей среды, экологические опасности, которые ожидают человечество, если в общественном сознании и деятельности людей не утвердится идея абсолютной ценности жизни.

В настоящее время состояние жизни во всех её формах на планете Земля вызывает тревогу. Это состояние неустойчиво. И главная причина неустойчивости жизни на планете — человек, общество и потребительский характер их взаимодействия с природой.

Человек, познавая природу, всегда мерит её мерками свойственной ему культуры. К сожалению, в последние годы экологически оправданное природосообразное поведение является редкостью в нашем обществе, а бездумное и безответственное — стало нормой. Однако такое состояние не может быть бесконечным. Людям, обществу предстоит воссоздать экологическую культуру и сделать её нормой для каждого человека. Для этого человеку необходимо осознать ценность жизни, глубоко понять сущность живого, к которому он сам принадлежит, и определить своё место и роль в мире. При этом каждый должен сам определить своё личностное отношение к жизни, природе, к идеалам гуманизма, выбрав или отвергнув гуманистическое природосообразное миропонимание и поведение. «Сегодня история человечества решает вопрос о возобладании гуманного или негуманного мировосприятия, — писал выдающийся мыслитель-гуманист Альберт Швейцер. — Только победа гуманистического мировосприятия над негуманистическим позволит нам с надеждой смотреть в будущее». Мировоззрение Швейцера (1875–1965) строится на принципе *благоговения перед жизнью*, выступающем основой обновления человечества и формирования универсальной космической этики.

Предлагаем проблемы для обсуждения

1. Главные факторы деградации окружающей среды и районы их проявления.
2. Что ожидает человечество в XXI в.? Предложите ваши модели развития мира.
3. Экология и новое воззрение на культуру.
4. Экологическая культура — насущная задача человечества.
5. Внешние и внутренние стороны культурности человека.

Материал для размышления

• История человечества позволяет проследить развитие двух линий отношений, определяющих всю жизнедеятельность людей. Первая из них — отношения человека и окружающей его природы (система «человек — природа»), вторая — отношения между людьми в обществе, т. е. социальные отношения. В поисках путей гармонизации взаимоотношений общества и природы, наряду с мероприятиями политико-правового, социально-экономического, научно-технического порядка, всевозрастающее значение приобретает духовно-просветительская деятельность (см.: *Алексеев С.В.* Концептуальные подходы к развитию системы экологического образования в Санкт-Петербурге. СПб., 1998).

• Понятие «культура» родилось в Древнем Риме как оппозиция понятию «натура», т. е. природа. Оно обозначало «обработанное», «возделанное», «искусственное» в противоположность «естественному», «первозданному», «дикому» и применялось прежде всего для различения растений, выращиваемых людьми, от дикорастущих. Со временем расширился круг предметов, явлений, действий, общими свойствами которых были их сверхприродный, так сказать, «противоестественный», характер, их человекотворное, а не божественное происхождение. Соответственно, и сам человек в той мере, в какой он рассматривался как творец себя самого, как плод преобразования богоданного или природного материала, попадал в сферу культуры, и она приобретала смысл «образование», «воспитание» (см.: *Каган М.С.* Философия культуры. СПб., 1996).

• Оппозиция «натура — культура» является исходной и исторически, и логически — в осознании культуры как специфической формы бытия. Дальнейший ход её теоретического осмысления потребовал и поныне продолжает требовать, быть может, с особой остротой, поскольку человечество вступило в грозную для него эпоху «экологического кризиса», как принято называть современное состояние опасного для самого существования человечества эгоистически-потребительского и недалновидного отношения к природе, — анализа взаимоотношений между природой и культурой, сложившихся в истории человечества, существующих в наше время и возможных в будущем. Анализ показывает, что отношение «культура — природа» имеет разные уровни,

разные сферы проявления и разные исторические формы. Критериями развития культуры являются:

а) *практическое* отношение, выражающееся в труде, который К. Маркс точно назвал «обменом веществ между человеком и природой»;

б) *практически-духовное* отношение, которое складывается в обыденном сознании людей в их повседневной жизни, выражаясь в её преобразовании силами фантазии в некий отличный от реальности, воображаемый идеальный мир, ценностное осмысление которого опредмечено в мифологии, религии и искусстве;

в) *духовно-теоретическое* отношение, выражающееся, с одной стороны, в *познании* законов природы, зарождающемся в обыденном сознании и получающем своё наивысшее выражение в науках о природе, в естествознании, а с другой — в *ценностном осмыслении* природы, которое разрабатывается в пределах идеологии и выражается в различном понимании взаимоотношений природы и культуры.

Сферы проявления отношений между природой и культурой:

а) превращение «во вторую» природу окружающего человека материального мира в результате соответствующих усилий культуры;

б) столкновение и активное противоборство природы и культуры в самом человеке как природном и одновременно культурном существе;

в) создание человеческим воображением в ходе практически-духовного освоения реальности идеального мира, воплощающегося в образах мифологии и искусства (см.: *Каган М.С.* Указ. соч.).

• При определении культуры личности выделяют внешний и внутренний уровни. Внешний уровень культурности личности проявляется в её поведении, в стиле общения с окружающими, во всех видах деятельности. Однако внешней культуры недостаточно — она должна быть дополнена внутренней культурой. Иначе человек, сколько угодно сложный в своих внешних проявлениях, не будет культурным в полном смысле этого слова. Внутреннее определение культурности в некотором смысле противоположно внешнему. Оно заключается в способности выделить главное и сосредоточиться на нём. Лишь гармоническое сочетание внутренней и внешней культурности, культуры как явления и её проявлений в деятельности человека образует ту культурность, которая не противоречит естественности, включает, развивает, глубоко отражает последнюю (см.: *Глазачев С.Н., Козлова О.Н.* Экологическая культура. М., 1997).

• Экологическая культура — это не только современная стадия развития культуры, культура, складывающаяся под влиянием экологического кризиса, кризиса во взаимодействии основных подсистем социоприродной экосистемы. Культура на всех стадиях её развития выполняла — более или менее успешно — функцию взаимодействия общества с природой. Поэтому в широком смысле экологическая культура как культура взаимодейст-

вия общества и природы существовала на всём протяжении истории человечества. Культура может быть определена как способ освоения времени. Важной чертой личности является способность тонко воспринимать, чувствовать время — не только своё, но и историческое, время как свободную форму разворачивания событий. ...Чувствовать время необходимо для того, чтобы правильно распорядиться им. В экологической культуре проблема времени занимает особое место. Она возникает здесь сегодня не как абстрактная философская, а как насущная жизненная проблема, от решения которой зависит будущее. Будет ли у человечества время, есть ли запас времени? Как распорядиться временем? (см.: *Глазачев С.Н., Козлова О.Н.* Указ. соч.).

- В результате становления экологической культуры возникают фрагменты нового мировоззрения, с позиций которого мир рассматривается как единая глобальная экосистема, все элементы которой соразмерны и взаимосвязаны. С точки зрения будущего общественная жизнь не должна засорять экосистему своими отходами, она должна стать безотходной во всех сферах — экономической, социально-политической, духовной, образовательной (см.: *Глазачев С.Н., Козлова О.Н.* Указ. соч.).

- Экологическая культура — это важнейшая часть общей культуры человека, проявляющаяся в его духовной жизни, поступках и быту; это особое качество личности понимать ценность природы, характеризующее совокупностью знаний по экологии, умений природопользовательской деятельности, гуманистическим отношением ко всему живому и к окружающей среде. В философском контексте экологическая культура выступает в качестве основания культуры как идеала, к которому нужно стремиться. Это новый тип культуры с переосмысленными ценностями, ориентированными на развитие гармонии взаимодействия личности и общества с природой (см.: *Пономарева И.Н.* Концептуальные подходы к развитию системы экологического образования в Санкт-Петербурге. СПб., 1998).

- По данным 1980 г., в мире 10% детей рождается с наследственными дефектами, среди них 3% — с наследственным слабоумием. Стоит вопрос о динамическом росте генетического груза под воздействием мутагенов, загрязняющих окружающую среду, и других факторов (см.: *Дубинин Н.П.* Генетика и будущее человечества. М., 1981).

- По материалам Американской академии наук, в нашем быту обращается 70 тыс. различных химических препаратов — синтетических веществ, не существующих в природе. Из них 400 обнаружены в человеческом организме. Некоторые ядовиты изначально. Большинство никак не испытывались, и действие их на наши органы неизвестно. Нам неизвестно также, в какой мере природа способна разлагать чуждые ей вещества. Никто, похоже, толком не представляет себе, что во всё большем количестве выбрасывается на рынок (см.: *Эдберг Р., Яблоков А.* Трудный путь к воскресению. М., 1988).

• Мы видим, что, как бы сильно человек ни жаждал материальных благ, они никогда не дадут ему полного удовлетворения. Следовательно, мы должны обеспечить более высокий жизненный уровень людей, не отчуждая их от культурного наследия и не лишая природу её красоты, свежести и чистоты, которые так необходимы для нашей жизни (см.: *Ганди Индира*. Статьи, речи, интервью. М., 1975).

• Мы, наконец, всё больше приходим к пониманию простой мысли: всё в мире взаимосвязано, и нельзя решать какую-то одну проблему, пренебрегая другой. Нужно делать это одновременно — и собирать единомышленников, людей, любящих природу и желающих её сохранить, и активно бороться против ядерной угрозы. Мы должны охранить эту маленькую песчинку во Вселенной, которой является наша Земля. Уберечь и от своего пагубного влияния, и от той глобальной опасности, какую сами породили. Следует всё время помнить, что мы лишь маленькая вспышка сознательной жизни, а это ко многому обязывает (см.: *Рерих С.Н.* Собеседник. М., 1984).

• Я человек, я посредине мира,
За мною мириады инфузорий,
Передо мною мириады звёзд.
Я между ними лёг во весь свой рост —
Два берега связующее море,
Два космоса соединивший мост.

(*Тарковский А.* Посредине мира. М., 1983.)

• Этика заключается в том, что я испытываю побуждение выказывать равное благоговение перед жизнью как по отношению к моей воле к жизни, так и по отношению к любой другой. В этом и состоит основной принцип нравственного. Добро — то, что служит сохранению и развитию жизни, зло есть то, что уничтожает жизнь или препятствует ей (см.: *Швейцер А.* Благоговение перед жизнью. М., 1992).

• Сфера действия этики простирается так же далеко, как и сфера действия гуманности, а это означает, что этика учитывает интересы жизни и счастья отдельного человека. Там, где кончается гуманность, начинается псевдоэтика. Тот день, когда эта граница будет всеми признана и для всех станет очевидной, явится самым значительным днём в истории человечества. С этого времени станет невозможным признавать действительной этикой ту этику, которая перестала уже быть этикой, станет невозможным одурачивать и обрекать на гибель людей (см.: *Швейцер А.* Указ. соч.).

• Единственно возможный основной принцип нравственного означает не только упорядочение и углубление существующих взглядов на добро и зло, но и их расширение. Поистине нравственен человек только тогда, когда он повинуется внутреннему побуждению помогать любой жизни, которой он может помочь, и удерживается от того, чтобы причинить живому какой-либо

вред. Он не спрашивает, насколько та или иная жизнь заслуживает его усилий, он не спрашивает также, может ли она и в какой степени ощутить его доброту. Для него священна жизнь как таковая. Он не сорвёт листочка с дерева, не сломает ни одного цветка и не раздавит ни одно насекомое. Когда летом он работает ночью при лампе, то предпочитает закрыть окно и сидеть в духоте, чтобы не увидеть ни одной бабочки, упавшей с обожжёнными крыльями на его стол. Если, идя после дождя по улице, он увидит червяка, ползущего по мостовой, то подумает, что червяк погибнет на солнце, если вовремя не доползет до земли, где может спрятаться в щель, и перенесёт его в траву. Если он проходит мимо насекомого, упавшего в лужу, то найдёт время бросить ему для спасения листок или соломинку. Он не боится, что будет осмеян за сентиментальность. Такова судьба любой истины, которая всегда является предметом насмешек до того, как её признают (см.: Швейцер А. Указ. соч.).

• Только в нашей борьбе за гуманность рождаются силы, способные действовать в направлении истинно разумного и целесообразного и одновременно оказывать благотворное влияние на существующие нравственные убеждения. Поэтому человек, поступающий по мотивам надличной ответственности, должен чувствовать свою ответственность не только за достигаемые цели, но и за создаваемые его действиями взгляды (см.: Швейцер А. Указ. соч.).

Подведите итог.

Что вы узнали о молекулярном уровне жизни?

Проверьте себя

1. Какие химические вещества представлены биологическими молекулами в клетке?
2. Что собой представляют углеводы? Какие вы знаете углеводы?
3. Чем характеризуются молекулы белка?
4. В чём отличие ДНК от РНК?
5. В чём различие между иРНК, рРНК и тРНК?
6. Как осуществляется биосинтез белка?
7. Как осуществляется биосинтез углеводов?
8. В чём отличие биосинтеза белка от фотосинтеза?
9. В чём принципиальное отличие трансляции от транскрипции в биосинтезе белка?
10. Как осуществляется биологическое окисление? Какую роль оно играет в процессах жизнедеятельности?
11. В каких случаях осуществляется гликолиз?
12. Что означает выражение «полное расщепление»?
13. В чём отличие биологического окисления от горения?
14. Почему искусственные органические соединения обусловили загрязнение окружающей среды?

Выскажите свою точку зрения

1. В каждом наборе терминов три имеют тесную смысловую связь между собой, а один к ним не относится. Назовите общие термины и «лишний», который к ним не относится.
 - Молекула, реактив, реакция, фермент.
 - Белок, аминокислота, макромолекула, энергия.
 - Биосинтез, фотосинтез, трансляция, транскрипция.
 - Углеводы, белки, жиры, углерод.
 - Репликация, ДНК, РНК, ген.
2. Попробуйте как можно короче выразить суть явлений.
 - Назовите два важных различия между физическими и химическими свойствами органических молекул.
 - В чём различие между фототрофом и автотрофом?
 - Назовите две самые важные функции углеводов в процессах жизни.

Проблема для обсуждения

В книге «Замыкающийся круг» Б. Коммонер формулирует четыре закона экологии.

Первый закон — всё связано со всем.
Второй закон — всё должно куда-то деваться.
Третий закон — природа знает лучше.
Четвёртый закон — ничто не даётся даром.

Подумайте, о каком уровне организации живой материи идёт речь в этих законах. Поясните своё понимание этих законов. Дополните ваши суждения конкретными примерами.

Основные понятия

Макромолекула, биополимер, биосинтез, фотосинтез, репликация, транскрипция, трансляция, гликолиз, фермент, витамин, гормон, молекулярный структурный уровень организации живой материи.

§ 35

Заключение: структурные уровни организации живой природы

Знакомство с процессами жизни, протекающими на разных уровнях её организации, помогло представить процесс эволюции живой материи: от элементарных первичных организмов на голой Земле до богатой и разнообразной жизни, воплощённой в биосистемах разных уровней сложности.

Изучение структурных уровней организации живого по отдельности позволяет представить в интегрированном виде, как протекали и протекают сейчас на Земле процессы жизни, её развитие и эволюция от простых дискретных структур — элементарных биохимических биосистем к биосистемам организмов, а от них к биосистемам популяций и видов и, наконец, к надвидовым биосистемам биогеоценозов и биосферы.

Жизнь на Земле возникла и может существовать только в виде живых систем (биосистем). Фундаментальным признаком биосистем является их способность к самовоспроизведению. Причём воспроизводятся не только «клетка от клетки», как постулировали Р. Вирхов, Л. Пастер и другие биологи, но и организм от организма, популяция от популяции, вид от вида, хотя и не совсем идентично, но и биогеоценоз от биогеоценоза. В этом свойстве живого проявляются непрерывность и преемственность, бесконечное самоподдержание жизни в её развитии и многообразии.

История Земли и многообразие условий на планете определили уникальнейшее свойство материи — жизнь, а процессы эволюции и естественный отбор создали огромнейшее по размаху биологическое разнообразие живой материи: видовое (систематическое), генетическое (биохимическое), эколо-

гическое, географическое, социально-этологическое (греч. *ethos* — «характер», «нрав», «поведение») и структурно-уровневое.

Видовое биоразнообразие, называемое также таксономическим, или систематическим, отражает родственный характер жизни. Это богатство живой природы, классифицированное наукой систематикой в разные группы в виде надцарств, царств, типов, семейств, родов и видов с популяциями, свидетельствует о непрерывности живого населения планеты (благодаря размножению), о дискретности множества живого и о развитии его в процессе эволюции от простого к сложному. *Генетическое биоразнообразие* представляет природное разнообразие живого, возникшего естественным путём, а также созданного человеком в виде культурной флоры и фауны.

Экологическое биоразнообразие, отражающее многообразие живого в разных средах обитания и различное функциональное участие в природе, — это жизненные формы, экологические и трофические группы организмов, экологические ниши, гидробионты, аэробии, эндобионты, автотрофы, гетеротрофы и др.

Географическое биоразнообразие выражает закономерности распределения живых форм по земному шару в соответствии с зональными и геоморфологическими особенностями планеты.

Социально-этологическое биоразнообразие отражает образ жизни организмов, их поведение при совместной жизни.

Структурно-уровневое биоразнообразие являет природу в виде разных уровней организации жизни.

Структурно-уровневое биоразнообразие представлено биосистемами, качественно отличающимися между собой по степени (уровню) сложности.

Понятие «уровень» предполагает, что есть положение неких «высоких» ступеней относительно «низких» в развитии природных объектов. Подчиненность менее высоких более высоким ступеням организованности часто выражают термином «иерархичность». Вместе с тем понятие «уровень» служит для выражения специфических законов, свойственных различным системам, качественно отличающимся друг от друга. Разные структурные уровни различают и среди систем неживой природы.

Согласно теории структурных уровней организации природы, материя в процессе эволюции последовательно проходит всё более высокие порядки (уровни) сложности и интеграции систем. При этом каждый уровень отличается целостностью, своеобразием свойств и явлений, особой структурой этой целостности, величиной охвата элементов, особым функционированием в природе.

Свойства и явления систем отдельных уровней возникают как результат слияния и взаимодействия, как следствие свойств частей систем предыдущих уровней. Системное объединение таких уровней (как элементов) формирует новые структурно-функциональные особенности этих более сложных систем.

Притом каждая последующая ступень в организации системы, вбирая в себя типы связей и передачу влияний предыдущих уровней, видоизменяет их и, включая в свои связи, становится более сложной по структуре и по действию. То, что было раньше относительно самостоятельным *целым*, превращается в *части*, компоненты более высокого уровня. Отношения между ними создают новые свойства системы. Поэтому любой структурный уровень характеризуется как неделимое целое, а особенности и значение рассматриваются через призму этого целого. Всё сказанное относится и к живым системам — биосистемам.

! Все уровни живой материи как неделимые, целостные природные объекты представляют собой биосистемы разной степени сложности.

Все они возникли фактически одновременно с появлением первых живых организмов ещё в очень древние времена. С тех времён и в водной среде, и по выходу из неё организмов на суше разнообразие биосистем усложнилось, создав надорганизменные и многовидовые формы. С участием естественного отбора сложилась определённая иерархия биосистем, обеспечивающая взаимоотношенность, целостность и устойчивость органического мира.

Любой структурный уровень организации живой материи — это непрерывно развертывающийся в пространстве и во времени процесс протекания жизни. Распределение живой материи по определённым уровням организации является условным, хотя и отражает объективную реальность.

Рассмотрение предметов и явлений с позиции разных уровней организации природы — важнейшее естественнонаучное и философское обобщение XX в. Известно, что неоднозначность проявления жизни разной степени сложности отмечали и учитывали в своих исследованиях многие видные натуралисты ещё в XIX в. (Карл Францевич Рулье, 1850; Чарлз Дарвин, 1859; Карл Мёбиус, 1877 и др.). Однако философское обоснование своеобразия сущности отдельных уровней осуществлено лишь в середине XX в.

Одними из основателей концепции о структурных уровнях существования материи считаются американские философы, которые сформулировали понятие структурных уровней, характеризуя их как особые «классы сложности». В частности, Селларс в ряде статей писал, что материи свойственны особые образования — ступени, уровни (*levels*), каждый из которых характеризуется особыми качествами, своеобразными законами, особой степенью сложности, при этом предыдущий уровень относится к последующему как часть к целому.

Позднее эти идеи были развиты в теорию «интегрированных уровней организации материи». Её авторы — американские биологи и экологи Р. Джерард, А. Эмерсон, В. Олли, О. Парк (1942) и А.Б. Новиков (1945). Последний особенно чётко изложил сущность положений этой теории. С конца 50-х гг. в разработку теории основных структурных уровней развития биосистем большой вклад

внесли учёные нашей страны — В.И. Кремянский, М.Ф. Веденов, К.М. Завадский, В.Н. Сукачёв, И.И. Шмальгаузен, Б.М. Кедров, Е.М. Лавренко, Н.П. Наумов и многие другие.

Существенным отличием живых систем от неживых является их охваченность эволюционным процессом, непрерывно создающим новые формы живых существ. Многообразии форм жизни и их многофункциональность создают основу устойчивого круговорота веществ и направленных потоков энергии. В этом специфика живой материи и залог устойчивости биосферы как уникальной биосистемы планеты Земля.

1. Назовите основные уровни организации живой материи.
2. Обоснуйте, в чём сходство и различие между человеком и еловым лесом. По каким признакам вы их сравнивали?
3. Поясните, к каким биосистемам относятся следующие представители живой материи: лиса, дождевой червь, сад, пруд, бурый медведь с Камчатки, одуванчик лекарственный и зигота.

Напутствие

Итак, вы закончили изучение курса биологии. За все годы обучения в школе вы очень многое узнали о живой природе на нашей планете Земля. Своим содержанием биология ставила целью показать многообразие предметов и явлений в органическом мире и его зависимость от условий окружающей среды.

В разделе биологии о растениях вы узнали, какую роль на Земле выполняют эти организмы: все животные, грибы и человек, а также большинство бактерий существуют только благодаря жизнедеятельности зелёных растений. С помощью хлорофилла растения как неустанные космически значимые фабрики, бесперебойно работающие на протяжении многих миллионов лет, обеспечивают всё живое население планеты энергией, питательными веществами и кислородом для дыхания.

В разделах биологии о бактериях, грибах и животных вы узнали, сколь многообразен мир живых организмов, как он исторически возник, как его представители взаимодействуют между собой и с окружающей средой, какую роль они выполняют в природе и в жизни человека. В курсе биологии вы также многое узнали о своём собственном организме, о том, как устроено и как работает ваше тело, как сохранить своё здоровье, здоровье других людей, и о том, как укрепить свой организм.

Наконец, в курсе общей биологии на примере биосистем вы изучили в интегрированном виде основные свойства жизни на разных структурных уровнях её организации. С этих позиций вы изучили системные свойства живой природы, её многообразие, развитие, взаимозависимости и роль в существовании и истории планеты Земля. Вы убедились, что этот курс охватывает широкий круг вопросов из разных областей не только биологии, но и смежных с ней наук — экологии, физики, химии, географии, истории, ибо жизнь как природное явление очень сложна и требует многостороннего раскрытия её свойств.

Многие процессы жизни ещё ждут исследования. Появление жизни на Земле, развитие огромного разнообразия видов, в том числе уникального биосоциального вида *Homo sapiens*, исчезновение ряда крупных групп живых существ в истории планеты — эти и другие проблемы и сейчас оказываются не до конца решёнными в науке биологии. Требуют неотложного решения также многие вопросы, обусловленные экологическим неблагополучием окружа-

ющей среды, вызванным человеком, в том числе стремительное сокращение биологического разнообразия, разрушение местообитаний многих видов и резкое уничтожение биологических ресурсов на планете.

В решении этих проблем после окончания школы будете принимать участие и вы своим повседневным образом жизни и своей будущей профессиональной деятельностью. Для этого у вас есть необходимые знания законов жизни живой природы, её возможностей и тенденций развития. В содержание вашего биологического образования школа включала все важнейшие достижения науки биологии, всё самое существенное для понимания происходящих процессов и явлений в живом мире.

XX век для биологии как науки оказался чрезвычайно плодотворным. Были раскрыты многие существенные законы жизни, механизмы процесса эволюции, передачи наследственности и воспроизводства, фотосинтеза и дыхания, существования биосферы. Сделаны уникальные открытия в строении и свойствах клетки, выявлены структура и свойства нуклеиновых кислот, раскрыты молекулярные основы жизни, доказано происхождение человека от животных и установлены по фактам этапы антропогенеза. Созданы крупные теории: о происхождении жизни на Земле, о биосфере и ноосфере, о структурных уровнях организации живой материи, о биогеоценозах и экосистемах, о популяции, о наследственности и изменчивости, о роли человека в природе и о пределах возможности существования биосферы.

В XX в. биология перешла из разряда натурфилософских областей знаний в разряд фундаментальных наук, заняв лидирующее место, формируя ценностное представление о природе и роли в ней человека, о существовании живого мира, зависимостях и развитии живой природы во взаимодействии с обществом, с человеком и окружающей средой.

Этот огромный прорыв в области научных и практических знаний по биологии, осуществлённый в XX в., авторы стремились отразить в содержании данного учебника. Внимание авторов было также направлено на перспективы развития науки биологии в XXI в., поэтому в содержании курса общей биологии нашли освещение прикладные естественнонаучные и культурологические аспекты.

В XXI в. биология будет развиваться особенно активно в направлении внедрения фундаментальных достижений науки в культуру, в практику применения в быту с целью обеспечения устойчивого развития природы и общества. Поэтому, безусловно, многие из вас после окончания школы в том или ином качестве будут участвовать в этой весьма важной, социально значимой работе. Хочется надеяться, что знания, приобретённые вами при изучении общей биологии, как и в целом всех предметов курса школьной биологии, помогут не только сориентироваться в выборе будущей профессии, но и общаться и взаимодействовать с живым миром и природой в целом, не нарушая их законов.

В заключение следует подчеркнуть, что биология изучает жизнь, её зависимости и свойства. Осознание человеком этих процессов необходимо для дальнейшего существования жизни на нашей планете, построения общества в гармонии с природой и устойчивого развития цивилизации. Незнание законов биологии приводит к печальным последствиям и для природы, и для самого человека. История природопользования уже доказала, что безопасность жизнедеятельности природы и человека непосредственно связана с грамотностью людей в области биологии.

От поступков каждого из нас в природе – в часы отдыха или в процессе работы – зависят сохранность и разнообразие живого мира, так необходимого и ныне живущим, и будущим поколениям.

Лабораторные работы

Лабораторная работа № 1 (к § 10 учебника)

Решение элементарных задач по генетике

Цель работы: развитие умений пользоваться решёткой Пеннета, определять тип гамет и генотипы потомства.

Оборудование: карточки с заданиями для учащихся, сборники задач по генетике для школьников.

Ход работы

1. Упражнение по использованию решётки Пеннета для обозначения типа гамет и генотипов.
2. Решение задач по моногибридному скрещиванию.
3. Решение задач по дигибридному скрещиванию.
4. Решение задач по анализирующему скрещиванию.

Лабораторная работа № 2 (к § 23 учебника)

Исследование фаз митоза на микропрепарате клеток кончика корня

Цель работы: рассмотрение микропрепаратов с делящимися клетками растения.

Оборудование: микроскоп, готовые микропрепараты с делящимися клетками кончика корня; проросшие семена гороха (фасоли, тыквы).

Ход работы

1. Рассмотрите проросшее семя. Найдите кончик корня у проростка. Рассмотрите чехлик, защищающий зону деления у корня. Отметьте размеры зоны деления корня. Микропрепарат изготовлен из этой части корня.

2. Рассмотрите препарат вначале при малом увеличении, затем при большом.

3. Найдите на микропрепарате делящиеся клетки. Определите, какие фазы деления клеток зафиксированы на препарате.

4. Сосчитайте (не сдвигая микропрепарат под микроскопом) количество делящихся и неделящихся клеток, которые находятся в поле зрения. Определите соотношение делящихся и неделящихся клеток.

5. Опишите увиденную картину делящихся клеток по фазам деления.

Автотрофы (греч. *autos* — «сам»; *trophe* — «пища») — организмы, создающие органические вещества из неорганических с использованием энергии света в процессе фотосинтеза или энергии, образующейся в результате окисления различных неорганических соединений: зелёные растения, фото- и хемосинтезирующие бактерии.

Адаптация (лат. *adaptatio* — «прилаживаю», «приспособление») — процесс и результат приспособления организма к условиям обитания.

Аллель (греч. *allelon* — «взаимно», «иначе») — различные формы состояния гена, содержащие информацию о том или ином варианте развития контролируемого признака; в гомологичных хромосомах они расположены в одинаковых участках.

Анаболизм (греч. *anabole* — «подъём») — то же, что **Ассимиляция**.

Анафаза — стадия митоза или мейоза, во время которой хроматиды расходятся к противоположным полюсам веретена деления.

Анаэробы (греч. *an* — частица отрицания, *aer* — «воздух» и *bios* — «жизнь») — организмы, способные жить и развиваться при отсутствии в среде свободного кислорода.

Антеридий (греч. *antheros* — «цветущий») — мужской половой орган споровых растений (водоросли, моховидные, папоротниковидные) и грибов (оомицеты, аскомицеты).

Антикодон — участок молекулы тРНК, состоящий из трёх нуклеотидов и узнающий соответствующий ему кодон в молекуле иРНК.

Антропоцентризм (греч. *anthropos* — «человек») — мировоззрение и научный подход, рассматривающие все явления и отношения с позиции их значения для человека и его интересов; человек — в центре внимания (сравните: **Биоцентризм**).

Архегоний (греч. *arche* — «начало»; *gone* — «рождение», «материнская утроба») — женский половой орган мхов, плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных.

Ассимиляция (лат. *assimilatio* — «уподобление», «слияние», «усвоение») — эндотермический процесс уподобления веществом клетки соединений, которые поступают в клетку извне; созидательная часть метаболизма.

АТФ (аденозинтрифосфат) — нуклеотид, состоящий из аденозина и трёх фосфатных групп; в качестве переносчика энергии принимает участие во многих биохимических реакциях клетки.

Аэробы — организмы, способные к активной жизнедеятельности и завершению полного жизненного цикла в присутствии кислорода.

Биологическое разнообразие – разнообразие живых организмов, а также видов, экосистем и экологических процессов, звеньями которых они являются. На Конференции ООН по проблеме «Планета Земля и Повестка дня на XXI век» в Рио-де-Жанейро (июнь 1992 г.) была выдвинута Программа «Ценность биологического разнообразия», где обозначены типы биоразнообразия: генетическое, видовое и экосистемное.

Биосистема – система как целостность, содержащая живые компоненты.

Биосфера – одна из оболочек (сфер) Земли, состав, строение и энергетика которой в существенных своих чертах определены совокупной деятельностью живых организмов.

Биополимеры – молекулярные природные соединения (белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды), молекулы которых состоят из большого числа разнообразных мономеров.

Биоцентризм – научный подход в природоохранном деле, ставящий превыше всего интересы живой природы (какими они представляются человеку) (сравните: **Антропоцентризм**).

Бластула (греч. *blastos* – «зачаток», «росток») – многоклеточный однослойный зародыш, имеющий бластодерму и бластоцель; возникает в ходе бластуляции – заключительной фазы дробления зиготы многоклеточного организма.

Вегетативное размножение – форма бесполого размножения, при которой начало новому организму дают вегетативные органы или телесные клетки материнского организма.

Вирион – вирусная частица (особь), внеклеточная форма организмов; покоящаяся форма вируса.

Вирус (лат. *virus* – «яд») – неклеточная форма жизни, способная проникать в живые клетки организма-хозяина и размножаться только внутри этих клеток за счёт их клеточных материалов.

Гамета (греч. *gametes* – «муж»; *gamete* – «жена») – половые клетки (яйцеклетки, спермии и сперматозоиды), которые обеспечивают передачу наследственной информации от родителей к потомкам.

Гаметангий (греч. *gametes* – «муж»; *angeion* – «сосуд») – половой орган у растений; одно- и многоклеточноеместилище мужских и женских половых клеток – гамет.

Гаметогенез – процесс созревания половых клеток – гамет.

Гаплоидный набор хромосом – набор хромосом, содержащий одну копию каждой хромосомы.

Ген (греч. *genos* – «род», «происхождение») – участок ДНК, контролирующей определённый наследственный признак организма, обычно соответствующий молекуле белка («один ген – один белок»).

Генеративные органы (лат. *generare* — «порождать») — органы у растений, выполняющие функцию полового размножения.

Генетический код — единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов; определяет соответствие триплета нуклеотидов (кодон) ДНК или РНК той или иной аминокислоте белка.

Геном — совокупность генетической информации организма, содержащаяся в молекулах ДНК гаплоидного набора хромосомом определённого вида организмов. Представляет собой характеристику вида, а не особи.

Генотип (греч. *genos* — «род»; *typos* — «отпечаток») — совокупность всех наследственных задатков (генов) данной клетки или организма.

Генофонд (греч. *genos* — «род»; *fond* — «основание») — совокупность всех генов, которые содержатся у всех особей данной популяции вида. Важнейшая особенность единого генофонда — его глубокая дифференцированность и неоднородность.

Гетерозигота (греч. *heteros* — «другой»; *zygote* — «соединённая в пару») — особь, у которой парные хромосомы несут разные формы (аллели) того или иного гена.

Гетерозис (греч. *heteroiosis* — «изменение», «превращение») — повышенная жизнеспособность и плодовитость гибридов первого поколения (F_1) по сравнению с родительскими формами.

Гетеротрофы (греч. *heteros* — «другой»; *trophe* — «пища») — бактерии, грибы, животные и некоторые растения (паразитические, насекомоядные), питающиеся готовыми органическими веществами.

Гистоны — группа основных белков, богатых аргинином и лизином, которые принимают участие в упаковке ДНК у эукариот.

Гликокаликс — слой полисахаридов, покрывающий плазматическую мембрану снаружи; связан с мембранными белками или липидами.

Гликолиз — универсальный путь обмена веществ, происходящий в цитоплазме, при котором расщепление сахаров с образованием АТФ идёт в отсутствие кислорода.

Гомеостаз (греч. *homoios* — «подобный», «одинаковый»; *stasis* — «состояние», «неподвижность») — состояние внутреннего динамического равновесия природной системы, поддерживаемое регулярным возобновлением её основных структур и вещественно-энергетического состава, а также постоянной функциональной саморегуляцией её компонентов.

Гомозигота (греч. *homos* — «равный»; *zygote* — «соединённая в пару») — особь, у которой парные хромосомы несут одинаковые формы (аллели) того или иного гена.

Гомологичные хромосомы — хромосомы, содержащие одинаковый набор морфологически сходных генов; конъюгируют в профазе I мейоза.

Граны — стопки из многих тилакоидов различного размера в хлоропластах высших растений.

Диктиосома — стопка цистерн аппарата Гольджи.

Диссимиляция (лат. *dissimilis* — «непохожий») — экзотермический процесс распада органических веществ в организме.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — полинуклеотидная молекула, образованная двумя антипараллельными цепочками дезоксирибонуклеотидов, содержащая наследственную информацию организма.

ДНК-полимераза — фермент, катализирующий синтез ДНК.

Доминант (лат. *dominantis* — «господствующий») — вид, количественно преобладающий в данном сообществе.

ДНП (дезоксирибонуклеопротеид) — комплекс ДНК и белков (то же, что **Хроматин**).

Жгутики и ворсинки — двигательные структуры клетки.

Жидкостно-мозаичная модель мембраны — модель строения мембраны, в которой белки погружены в жидкий фосфолипидный слой; создана в 1972 г. американскими учёными Г. Николсоном и С. Сингером для эукариотической клетки.

Зигота (греч. *zygote* — «соединенная в пару») — клетка, образующаяся при слиянии двух гамет при оплодотворении. Содержит диплоидный (двойной — $2n$) набор хромосом от обоих родителей.

Зооспора — подвижная жгутиковая форма клетки, осуществляющая бесполое размножение.

Инбридинг (англ. *in* — «внутри»; *breeding* — «разведение») — близкородственное скрещивание.

Интеграция (лат. *integratio* — «восстановление», «воссоздание») — объединение и координация действий различных компонентов биологических систем (сравните: дезинтеграция — нарушение целостности системы).

Интерфаза — стадия в жизненном цикле эукариотной клетки между митозами, во время которой идёт активный белковый синтез, хроматин деспирализован для активного считывания генетической информации.

Кариотип — совокупность признаков хромосомного набора (в метафазе) того или иного вида.

Катаболизм (греч. *katabole* — «сбрасывание», «разрушение») — то же, что **Диссимиляция**.

Кинетохор (центромера) — участок хромосомы, к которому прикрепляются микротрубочки митотического веретена во время митоза.

Клеточная стенка — плотные наружные волокнисто-поровые покровы, синтезируемые клеткой, обычно плотно прилегают к плазматической мембране растительных клеток.

Клеточный цикл — репродуктивный цикл клетки, состоящий из нескольких последовательных событий (например, интерфаза и митоз у эукариот), во время которых содержимое клетки удваивается и она делится на две дочерних.

Клон — совокупность потомков одной особи, полученных в результате бесполого размножения (митоз, деление надвое, почкование, вегетативное размножение) и обладающих одинаковым набором генов.

Коацерваты (лат. *coacervatio* — «накопление») — мелкие частицы, имеющие вид капелек, образованные из органических макромолекул; являются подобием первичных организмов.

Кодон — единица генетического кода; участок молекулы иРНК, состоящий из трёх нуклеотидов и соответствующий определённой аминокислоте.

Компактизация — поэтапная упаковка молекулы ДНК вместе с белками (хроматина) в хромосому.

Комплементарность (лат. *complementum* — «дополнение») — взаимное соответствие, обеспечивающее связь дополняющих друг друга структур.

Конъюгация — особый тип полового процесса, при котором особи образуют между собой цитоплазматические мостики для обмена генетическим материалом. Термин применяется и для обозначения обмена генетическим материалом хромосом при кроссинговере.

Кроссинговер (лат. *crossingover* — «перекрёст») — обмен гомологичными участками хромосом (во время мейоза), приводящий к перераспределению аллелей.

Лейкопласты — бесцветные пластиды в растительных клетках.

Лизосомы (греч. *lysis* — «распад»; *soma* — «тело») — мембранный органоид, расщепляющий вещества в клетке.

Липиды (греч. *lipos* — «жир») — разнообразные жиры.

Мейоз (лат. *meiosis* — «уменьшение», «редукция») — способ деления эукариотных клеток, сопровождающийся уменьшением вдвое (редукцией) числа хромосом; одна диплоидная клетка даёт начало четырём гаплоидным.

Мейоспора — спора, формирующаяся в результате мейоза.

Метаболизм (греч. *metabole* — «перемена», «превращение») — обмен веществ, совершающийся в клетке.

Метаморфоз (греч. *metamorphosis* — «превращение») — у животных: глубокое преобразование организма в онтогенезе, когда личинка превращается во взрослую особь; у растений: видоизменения основных органов, вызванные сменой функций и условий существования.

Метафаза — стадия митоза или мейоза, в которой хромосомы располагаются в одной плоскости между полюсами веретена деления ядра, обычно перпендикулярно оси веретена.

Митоз (греч. *mitos* — «нить») (**непрямое деление клетки**) — универсальный способ деления эукариотических клеток, при котором дочерние клетки получают генетический материал, идентичный исходной клетке.

Митохондрия (греч. *mitos* — «нить»; *chondrion* — «крупинка») — мембранный органоид, обеспечивающий клетку энергией.

Мутаген (греч. *mutatio* — «изменение»; *denos* — «род») — фактор, вызывающий мутацию.

Мутация (греч. *mutatio* — «изменение») — внезапно возникающее естественное или искусственное стойкое изменение наследственных структур, ответственных за хранение генетической информации и её передачу от клетки к клетке и от предка к потомству.

Ноосфера (греч. *noos* — «разум»; *sphaire* — «шар») — новая стадия биосферы, связанная с возникновением и развитием в ней человечества. Современное понятие введено В.И. Вернадским в 1931 г. для обозначения этапа эволюции биосферы, характеризующегося ведущей ролью разумной сознательной деятельности человеческого общества в её развитии.

Норма реакции — предсказуемое изменение состояния системы при определенном уровне внешнего воздействия.

Нуклеиновые кислоты — природные полимеры ДНК и РНК.

Нуклеоид — зона внутри прокариотной клетки или органоида, в которой сконцентрирована ДНК.

Образование экологическое — процесс и результат усвоения систематических знаний, умений и навыков в области воздействия на окружающую среду, воспитание экологической культуры и формирование природосообразной деятельности в процессе обучения.

Овогенез, или оогенез (лат. *ovum* — «яйцо»; *genesis* — «происхождение»), — процесс образования женских половых клеток — яйцеклеток.

Окислительное фосфорилирование — синтез молекул АТФ из АДФ и H_3PO_4 за счёт энергии окисления органических веществ в процессе клеточного дыхания.

Оплодотворение — слияние ядер мужской и женской половых клеток, в результате чего возникает зигота с ядром, содержащим двойной набор хромосом ($2n$).

Орган (греч. *organon* — «орудие», «инструмент») — часть живого организма, выполняющая определённую функцию в нём.

Органоид, органелла (греч. *organon* — «орудие», «инструмент»; *eidōs* — «вид») — клеточная структура, обеспечивающая выполнение специфических функций.

Ойкумена (греч. *oikeo* — «наделяю») — совокупность областей земного шара, заселённых, освоенных или иным образом вовлечённых в орбиту жизни человеческого общества.

Организм — целостная, замкнутая по структуре, иерархически организованная, неравновесная, самоорганизующаяся, открытая по обменам веществом и энергией живая система (биосистема); элемент всех экологических систем.

Пиноцитоз — поглощение жидкости клеткой при помощи формирования небольших впячиваний или тонких каналов плазмалеммы с последующим отделением в цитоплазму мелких пузырьков.

Пиреноид — часть хлоропласта, разная по форме и размеру, в которой происходит синтез запасных питательных веществ.

Плазмалемма — поверхностная мембрана клетки с прилегающим снаружи слоем гликокаликса.

Плазматическая мембрана, или **поверхностная мембрана**, или **клеточная мембрана** — биологическая мембрана, ограничивающая содержимое клетки; имеет бислойную структуру (состоит из белков и двойного слоя липидов).

Пластиды — различные мембранные органоиды эукариотной растительной клетки.

Полимеры (греч. *polymeres* — «состоящий из многих частей») — химические соединения с высокой молекулярной массой, молекулы которых состоят из большого числа повторяющихся звеньев — мономеров.

Полиплоидия (греч. *polyploos* — «многократный»; *eidos* — «вид») — наследственная изменчивость, заключающаяся в кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках организмов.

Популяция (лат. *populus* — «народ», «население») — совокупность особей одного вида, обладающая общим генофондом, занимающая определённую территорию и способная на достаточном по длительности времени (в течение нескольких десятков поколений) через размножение устойчиво поддерживать своё существование.

Прокариоты, или **Доядерные** (лат. *pro* — «перед»; греч. *karion* — «ядро») — организмы, клетки которых не имеют оформленного ядра, ограниченного мембраной.

Протисты — гетерогенная группа эукариот, включающая простейших, водоросли и зооспоровые грибы; в настоящее время многие считают, что она не имеет таксономического статуса.

Протобионты (греч. *protos* — «первый»; *biontos* — «живущий») — первые примитивные организмы, появившиеся на Земле.

Профаза — начальная стадия митоза или мейоза, в которой у большинства эукариот происходит конденсация хромосом.

Рецессивность (лат. *recessus* — «отступление», «удаление») — отсутствие фенотипического проявления одного аллеля у гетеротрофной особи.

Рибосома — немембранный нуклеопротеидный органоид клетки, осуществляющий биосинтез белка; состоит из двух субъединиц — большой и малой.

Саморегуляция — свойство биологической системы в процессе её функционирования сохранять на определённом уровне типичное состояние, режимы, характеристики связей между её компонентами.

Сенсорная система (лат. *sensus* — «восприятие», «чувство», «ощущение») — система анализаторов или совокупность периферических и центральных нервных образований, воспринимающих и анализирующих информацию о действиях различных раздражителей на организм.

Сперматогенез (греч. *sperma* — «семя»; *genesis* — «происхождение») — процесс образования мужских половых клеток — сперматозоидов.

Сперматозоид — подвижная мужская половая клетка.

Споры — специализированные клетки грибов и растений, служащие для размножения и расселения; возникают путём митоза (митоспоры) у грибов и водорослей или мейоза (мейоспоры) у всех высших растений.

Стволовые клетки — родоначальные клетки в тканях организма. У животных обычно находятся в эмбрионе; в конце XX в. обнаружены и в тканях взрослых животных организмов, в том числе у человека. У растений — меристематические клетки (в конусе нарастания, в кончике корня и камбии).

Строма — жидкое содержимое (матрикс) органоидов; термин обычно применяется по отношению к хлоропласту.

Телофаза — завершающая стадия митоза или мейоза, при которой хромосомы находятся на противоположных концах митотического веретена.

Тилакоид — упрощённая цистерна, образованная впячиванием внутренней мембраны хлоропласта (плазмалеммы у цианобактерий), на которой идут реакции фотосинтеза.

Толерантность (лат. *tolerantia* — «терпение») — способность организма переносить неблагоприятное влияние того или иного фактора среды.

Транскрипция (лат. *transcriptio* — «переписывание») — процесс биосинтеза молекул иРНК на соответствующих участках ДНК при участии фермента РНК-полимеразы.

Трансляция (лат. *translatio* — «передача») — синтез полимерных цепей белков на матрице иРНК согласно генетическому коду.

Ультраструктура — тонкое строение клеток, наблюдаемое в электронный микроскоп.

Уровни организации живой материи — структурная организация биосистем, отражающая их уровневую иерархию в зависимости от степени (ступени, уровня) сложности. Различают 6 основных структурных уровней жизни: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический и биосферный.

Устойчивое развитие — развитие такой системы «общество — природа», которая обеспечивает удовлетворение потребностей общества без ущер-

ба основных параметров биосферы и одновременно не сокращает возможности будущим поколениям удовлетворять свои потребности.

Фагоцитоз – захват и заглатывание относительно крупных оформленных частиц пищи.

Фаза G_1 – фаза клеточного цикла между концом митоза и началом синтеза ДНК.

Фаза G_2 – фаза клеточного цикла между концом S-фазы и началом митоза.

Фаза S – фаза клеточного цикла, во время которой происходит репликация ДНК.

Фенотип (греч. *phaino* – «являю», «обнаруживаю»; *typos* – форма) – совокупность всех признаков организма.

Фотосинтез (греч. *photos* – «свет»; *sintesis* – «соединение») – процесс органического питания растений за счёт солнечной энергии. В процессе фотосинтеза образуются органические вещества (преимущественно глюкоза) и как побочный продукт выделяется свободный кислород.

Хемосинтез (греч. *chemeia* – «химия»; *sintesis* – «соединение») – питание организмов за счёт энергии химических связей.

Хлоропласт (греч. *chloros* – «зелёный»; *plastos* – «образующий», «лепящий») – мембранный органоид зелёных клеток, в которых находится зелёный пигмент – хлорофилл.

Хроматида – одна из двух идентичных копий хромосомы, образующихся в результате её репликации, соединённая с другой хроматидой посредством центромеры. При митозе хроматиды расходятся в дочерние ядра, становясь дочерними хромосомами.

Хроматин – находящийся в ядре комплекс ДНК, гистонов и других белков, который составляет хромосомы (то же, что **Дезоксирибонуклеопротеид**).

Хромонема – нить хроматина, из которой в процессе компактизации образуется хроматида хромосомы.

Хромопласты (греч. *chroma* – «цвет»; *plastos* – «образующий», «лепящий») – пластиды с жёлтой, оранжевой и красной окраской.

Целлюлоза – основной структурный компонент клеточной стенки, представляет собой линейный полимер молекул глюкозы; чрезвычайно трудно растворимое вещество, способное расщепляться только грибами и некоторыми бактериями.

Целом (греч. *koiloma* – «полость», «углубление») – вторичная полость тела в виде пространства между стенкой тела и внутренними органами у некоторых многоклеточных животных.

Цикл жизненный — период от рождения или от появления оплодотворённого яйца до смерти. У многоклеточных организмов он называется онтогенезом, у одноклеточных — клеточным циклом, который обозначает период от деления до деления клетки.

Цикл Кребса, или **цикл лимонной кислоты**, или **цикл трикарбоновых кислот**, — основной метаболический путь в клетках аэробных организмов, при котором происходит окисление ацетиловой группы (полученной из пищи) до CO_2 . У эукариот эти реакции локализованы в митохондриях.

Цитозоль — матрикс клетки, представляющий собой водный раствор крупных и мелких молекул и составляющий основу цитоплазмы.

Цитокинез — разделение клетки, завершающее митоз или мейоз.

Цитоплазма — внутренняя жидкая среда любой клетки.

Цитоскелет — скелет клетки, который может быть образован разными структурами, чаще всего — белковыми структурами в цитоплазме эукариотной клетки (актиновыми филаментами, микротрубочками), поддерживающими её форму и участвующими в движении.

Чистая линия — генотипически однородное потомство, получаемое при оплодотворении.

Эволюция (лат. *evolutio* — «развёртывание») — необратимый процесс исторического изменения живого.

Эмерджентность (англ. *emergence* — «добавочность», «возникновение нового») — появление качественно новых свойств системы, которые нельзя предсказать, исходя из свойств её компонентов; возникает при взаимодействии двух или нескольких свойств (объектов, явлений), не являющихся простой суммой исходных и не присущих частям системы, а появляющихся от взаимопроникновения и взаимодействия этих частей.

Эндобионты (греч. *endon* — «внутри»; *bion* — «живущий») — организмы, обитающие внутри живого организма другого вида. Среди эндобионтов различают симбионтов, комменсалов и паразитов.

ЭПС (эндоплазматическая сеть) — лабиринтоподобные, ограниченные внутренней мембраной полости в цитоплазме эукариотной клетки; местами переходят непосредственно в наружную ядерную мембрану. Различают гладкую ЭПС (участвует в синтезе липидов, а также в накоплении и выведении из клетки ядовитых веществ) и шероховатую ЭПС (имеет рибосомы на мембранах, которые синтезируют белок).

Эукариоты (греч. *eu* — «хорошо», «полностью»; *carion* — «ядро»), или **ядерные**, — организмы, клетки которых имеют хорошо оформленное ядро, отделённое ядерной оболочкой от цитоплазмы.

Эухроматин — деспирализованный хроматин интерфазного ядра, в котором активно идёт транскрипция (списывание) генетической информации.

Ядро – важнейшая часть эукариотической клетки, регулирующая всю её активность; несёт в себе наследственную информацию в макромолекулах ДНК.

Ядрышко – РНК-содержащая зона в ядре, в которой идёт процесс транскрипции.

Яйцеклетка – женская половая клетка.

Оглавление

Предисловие

3

Глава 1. Организменный уровень жизни

§ 1.	Организменный уровень жизни и его роль в природе	4
§ 2.	Организм как биосистема	6
	Процессы жизнедеятельности одноклеточных организмов	10
§ 3.	Процессы жизнедеятельности многоклеточных организмов	14
	Типы питания и способы добывания пищи	17
§ 4.	Размножение организмов	21
§ 5.	Оплодотворение и его значение	25
§ 6.	Развитие организма от зарождения до смерти (онтогенез)	28
§ 7.	Из истории развития генетики	33
§ 8.	Изменчивость признаков организма и её типы	37
§ 9.	Генетические закономерности, открытые Г. Менделем	41
§ 10.	Дигибридное скрещивание	45
	Взаимодействие генов	48
§ 11.	Генетические основы селекции. Вклад Н.И. Вавилова в развитие селекции	52
§ 12.	Генетика пола и наследование, сцепленное с полом	56
§ 13.	Наследственные болезни человека Мутагены. Их влияние на живую природу и человека	59
§ 14.	Этические аспекты медицинской генетики	63
§ 15.	Достижения биотехнологии и этические аспекты её исследований	66
	Факторы, определяющие здоровье человека	70
§ 16.	Творчество в жизни человека и общества. <i>Семинарское занятие</i>	73
	Царство Вирусы: разнообразие и значение	77
§ 17.	Вирусные заболевания	83
	Вирусология – наука о вирусах	89
		92

Глава 2. Клеточный уровень жизни

§ 18.	Клеточный уровень организации живой материи и его роль в природе	97
§ 19.	Клетка как этап эволюции живого в истории Земли Многообразие клеток. Ткани	100
§ 20.	Строение клетки	103
§ 21.	Органоиды как структурные компоненты цитоплазмы	106
		111

	Особенности клеток прокариот и эукариот	116
§ 22.	Клеточный цикл	120
§ 23.	Деление клетки – митоз и мейоз	123
	Особенности образования половых клеток	128
§ 24.	Структура и функции хромосом	132
	Многообразие прокариот	135
	Роль бактерий в природе	140
	Многообразие одноклеточных эукариот	144
	Микробиология на службе человека	155
§ 25.	История развития науки о клетке	158
	Дискуссионные проблемы цитологии	162
§ 26.	Гармония и целесообразность в живой природе. <i>Семинарское занятие</i>	166

Глава 3. Молекулярный уровень жизни

§ 27.	Молекулярный уровень жизни: значение и роль в природе	173
§ 28.	Основные химические соединения живой материи	176
§ 29.	Структура и функции нуклеиновых кислот	179
§ 30.	Процессы синтеза в живых клетках	184
§ 31.	Процессы биосинтеза белка	187
§ 32.	Молекулярные процессы расщепления	192
	Регуляторы биомолекулярных процессов	197
	Химические элементы в оболочках Земли и молекулах живых систем	201
§ 33.	Химическое загрязнение окружающей среды как глобальная экологическая проблема	204
§ 34.	Время экологической культуры. <i>Семинарское занятие</i>	208
§ 35.	Заключение: структурные уровни организации живой природы	216
	Напутствие	220
	Приложение	223
	Словарь основных понятий	225

Учебное издание

Пономарёва Ирина Николаевна
Корнилова Ольга Анатольевна
Лоцилина Татьяна Евгеньевна
Ижевский Павел Владимирович

Биология

11 класс

Базовый уровень

Учебник для учащихся
общеобразовательных учреждений

Редактор *И.С. Козлова*

Внешнее оформление *Е.В. Чайко*

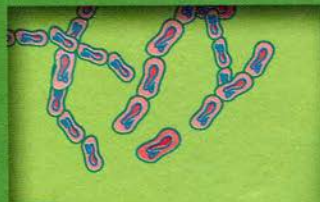
Художники *Е. Горякина, А. Юдин*

Художественный редактор *Ю.Н. Маркаров*

Компьютерная вёрстка *Н.П. Горловой*

Технический редактор *Л.В. Коновалова*

Корректоры *А.С. Цибулина, Е.Б. Барановская, Н.А. Шарт*



ISBN 978-5-360-04266-2



9 785360 042662