

**Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение
высшего профессионального образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»**

БИОЛОГИЯ

краткий курс лекций

Направление
19.03.03. Продукты питания животного происхождения

Профиль подготовки
Технология мяса и мясных продуктов

Квалификация (степень) выпускника
Бакалавр

Саратов 2016

УДК 574
ББК 34
Г15

Рецензенты:

Доцент, к. б.н. института промышленной экологии
Искра Т.Д.
Доцент, к. б.н. ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ»
Кияшко В.В.

Г15 **Биология:** краткий курс лекций для бакалавров I курса специальности направления 19.03.03. «Продукты питания животного происхождения» (Технология мяса и мясных продуктов.) / Сост.: И.А. Ерофеева // ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2016.

Краткий курс лекций по дисциплине «Биология» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для бакалавров I курса направления 19.03.03. «Продукты питания животного происхождения». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам общей биологии. Рассмотрены вопросы: структура современной биологии связь биологии с другими науками, а также задачи биологии применительно к деятельности студента конкретного направления. Курс направлен на формирование у студентов знаний об основных биологических закономерностях, на применение этих знаний для понимания процессов, происходящих в природе, для решения биологических проблем.

УДК 574
ББК 34

© И.А.Ерофеева, 2016
© ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ», 2016

Введение

Краткий курс лекций по дисциплине «Биология» предназначен для студентов направления 260200.62 «Продукты питания животного происхождения (Технология мяса и мясных продуктов; Технология молока и молочных продуктов)». Дисциплина «Биология» относится к фундаментальным разделам биологии, т.к. предметом биологии как учебной дисциплины служит жизнь во всех ее проявлениях: строение, физиология, поведение, индивидуальное (онтогенез) и историческое (эволюция, филогенез) развитие организмов, их взаимоотношение друг с другом и с окружающей средой.

Изучение закономерностей, процессов и механизмов индивидуального развития организмов, наследственности и изменчивости, хранения, передачи и использования биологической информации, обеспечения жизненных процессов энергией является основой биологии. Для уяснения биологических основ развития, жизнедеятельности и экологии конкретных представителей животного и растительного мира неизбежно обращение к общим вопросам сущности жизни, уровням ее организации, механизмам существования жизни во времени и пространстве. Наиболее универсальные свойства и закономерности развития и существования организмов и их сообществ изучает общая биология.

Для уяснения содержания биологических основ жизнедеятельности и развития человека в их наиболее полном объеме материал излагается соответственно всеобщим уровням организации жизни: молекулярно-генетическому, клеточному, организменному, популяционно-видовому, экосистемному. Наличие перечисленных уровней отражает структуру и необходимые условия процесса исторического развития, в связи с чем присущие им закономерности проявляют себя более или менее типичным образом во всех без исключения живых формах.

Курс нацелен на формирование ключевых компетенций, необходимых для эффективного решения профессиональных задач и организации профессиональной деятельности на основе глубокого понимания биологических законов.

ЛЕКЦИЯ 1

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ И ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВЫХ СИСТЕМ

1.1. Основные свойства и уровни живых систем

В настоящее время можно представить себе следующие уровни организации живой материи:

1.Молекулярный — самый низкий уровень, на котором биологическая система проявляется в виде функционирования биологически активных крупных молекул — белков, нуклеиновых кислот, углеводов. С этого уровня наблюдаются свойства, характерные исключительно для живой материи: обмен веществ, протекающий при превращении лучистой и химической энергии, передача наследственных признаков с помощью кодированных структур (ДНК, РНК). Этому уровню свойственна устойчивость структур в поколениях.

2.Клеточный уровень, на котором биологически активные молекулы сочетаются в единой системе. В отношении клеточной организации все организмы подразделяются на одноклеточные и многоклеточные.

3.Тканевый уровень, на котором сочетание однородных клеток образует ткань. Это совокупность клеток, объединенных общностью происхождения и функций.

4.Органный уровень, на котором несколько типов тканей функционально взаимодействуют и образуют определенный орган.

5.Организменный уровень, на котором взаимодействие ряда органов сводится в единую систему индивидуального организма, представлена определёнными видами организмов.

6.Популяционно-видовой — уровень, где существует совокупность определенных однородных организмов, связанных единством происхождения, образом жизни и местом обитания. На этом уровне происходят элементарные эволюционные изменения в целом.

7.Биоценоз и биогеоценоз более высокий уровень организации живой материи, объединяющий разные по видовому составу организмы. В биогеоценозе они взаимодействуют друг с другом на определенном уровне земной поверхности с однородными абиотическими факторами (биотоп). Термин «биоценоз» был предложен в 1877г. немецким ботаником К.А. Мебиусом (1825-1908).

8.Биосферный уровень, на котором сформировалась природная система наиболее высокого ранга, охватывающая все проявления жизни в пределах нашей планеты. На этом уровне происходят все круговороты вещества в общепланетарном масштабе, связанные с жизнедеятельностью организмов.

Свойства живых организмов. Взаимодействие живых организмов, играющих выдающуюся роль в природных экосистемах, с внешней средой происходит путем обмена веществ с атмосферой, гидросферой, почвой и определяет динамику многих химических элементов в биосфере. Это взаимодействие естественно связано со свойствами живого вещества, которые кратко охарактеризованы ниже:

1. Живые организмы являются аккумуляторами и трансформаторами солнечной энергии — создают запасы свободной энергии в биосфере. Процессом накопления этой энергии является фотосинтез зеленых растений.

2. Живые организмы содержат вещества, которые не встречаются в минеральном царстве. Весь сложный комплекс этих веществ создает протоплазму, состоящую из углеводов, липидов (жиров), белков, нуклеиновых кислот и воды. Нигде за пределами живых организмов эти вещества не встречаются вместе.

3. Живые организмы характеризуются клеточным строением. Они бывают одноклеточными и многоклеточными.

4. Разнообразие живых организмов, выражаемое в существовании многочисленных их видов, определяется сочетанием относительно небольшого числа биологических молекул и биохимических реакций. Одни и те же атомные структуры существуют во всех организмах, но в разных комбинациях. В частности — все белки построены из двадцати аминокислот, все нуклеиновые кислоты из четырех нуклеотидов.

5. Биохимические процессы в клетках живых организмов происходят с участием органических катализаторов — ферментов и протекают с большой скоростью.

6. В организмах происходят сложные превращения энергии в условиях относительно постоянных температур. Зеленые растения используют энергию солнечной радиации при фотосинтезе, некоторые бактерии используют химическую энергию при фотосинтезе, гетеротрофы приобретают энергию путем окисления своих веществ кислородом атмосферы.

7. Живые организмы способны к размножению.

8. Живые организмы способны к изменчивости, что является их важнейшим биологическим свойством. При этом основной причиной возникновения новых признаков являются мутации — внезапные изменения генотипа организмов, охватывающие генетический аппарат и обеспечивающие передачу возникшего мутантного признака последующим поколениям.

9. Организмы имеют способность приспосабливаться к условиям внешней среды путем естественного отбора. Этот процесс совершается на уровне популяций и способствует формированию новых видов. Каждый вид состоит из различных индивидуумов, которые далеко не одинаково реагируют на изменения условий внешней среды.

10. К важнейшим свойствам живых организмов относится способность накапливать в своих тканях некоторые химические элементы в избыточном количестве, по сравнению с их концентрацией во внешней среде.

11. Живое вещество нашей планеты существует в виде огромного множества организмов со своими индивидуальными признаками, разнообразных форм и размеров. Среди живых организмов встречаются мельчайшие по форме микроорганизмы и многоклеточные животные и растения крупных размеров. Размеры колеблются от микрометров (малые бактерии, инфузории) до десятков метров. Гигантские деревья эвкалипты достигают высоты до 150 м. Гигантская морская водоросль *Microcystis* имеет в длину 300 м. Наиболее крупные синие киты имеют длину тела до 30 м. Масса такого кита достигает 150 т.

1.2 Жизнь, ее возникновение на Земле

Население биосферы в видовом и морфологическом отношении также чрезвычайно разнообразно. Подсчеты количества видов, населяющих нашу планету, проводились разными авторами и в целом дали противоречивые результаты. Поэтому результаты такого рода подсчетов следует рассматривать как приближенные.

Согласно современным оценкам, на Земле существует около 3 млн. видов организмов, из которых на долю растений приходится 500 тыс. видов, а на долю животных 2,5 млн. видов.

Весь мир живых существ в настоящее время подразделяют на две большие систематические группы: прокариоты и эукариоты. Самыми низкоорганизованными

живыми организмами являются те, у которых отсутствует истинное ядро у клетки, ДНК располагается в клетке свободно, не отделяясь от цитоплазмы ядерной мембраной. Эти организмы получили название **прокариоты** (Procarvota — доядерные). У всех остальных одноклеточных и многоклеточных организмов имеется настоящее ядро, окруженное мембраной и резко отграниченное от протоплазмы. Такие организмы названы **эукариоты** (Eucaryota — ядерные). Кроме дифференциации на ядро и цитоплазму, у них имеются также митохондрии, а у многих пластиды и сложные жгутики.

Прокариоты подразделяются на два подцарства — бактерий и синезеленых водорослей.

Бактерии более распространены в биосфере. Самые мелкие шаровидные бактерии имеют диаметр менее 0,1 мкм. Обычно же подавляющее большинство бактерий имеют формы прямых и изогнутых палочек толщиной в пределах 0,5 — 1 мкм и длиной 2 — 3 мкм. Среди бактерий встречаются как автотрофные, так и гетеротрофные представители. К фотосинтезирующим относятся цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии. Существуют также гетеротрофные бактерии, которые потребляют только органические вещества. Среди них выделяются бактерии сапрофиты, потребляющие органическое вещество мертвых тканей, и бактерии паразиты — развивающиеся в организмах и вызывающие заразные болезни.

Синезеленые водоросли (иногда они окрашены в черно - зеленый или оливково-зеленый цвет) обитают преимущественно в пресных водоемах, хотя некоторые виды хорошо приспособлены к жизни в морях.

Растения — чрезвычайно разнообразные по форме, величине и строению живые организмы биосферы. Выделяются как одноклеточные, так и многоклеточные формы. Как правило, они имеют автотрофное питание, связанное с фотосинтезом. Особую обширную группу растений составляют водоросли — низшие споровые растения, содержащие в своих клетках хлорофилл и обитающие преимущественно в воде. У водорослей отсутствует расчленение на стебли, листья и корни. В целом их тело обозначается как слоевище, или таллом. Водоросли — первые организмы нашей планеты, которые в процессе эволюции в массовом масштабе начали осуществлять фотосинтез с использованием воды и углекислоты. Кроме того, они способны усваивать азот, серу, фосфор, калий и другие химические элементы, необходимые для построения основных компонентов клетки.

Более высокоорганизованные группы растений - лишайники, мхи, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные — являются преимущественно обитателями суши. Наиболее распространены покрытосеменные — цветковые, насчитывающие около 250 тыс. видов. Они произрастают по всему земному шару.

Грибы — низшие организмы, лишённые хлорофилла, насчитывающие до 100 тыс. видов. По размерам варьируют от мелких микроскопических организмов до крупных дождевиков. Тело подавляющего большинства грибов состоит из тонких нитчатых образований — гиф. Сочетание их образует грибницу, или мицелий. У низших грибов, мицелий имеет неплотное строение, - у высших он многоклеточный. Все грибы относятся к гетеротрофным организмам Царства живых организмов» Относительно простые одноклеточные прокариоты привели к образованию сложных одноклеточных, от которых произошли три царства многоклеточных: растения, грибы и животные по способу питания разделяются на паразитов, сапрофитов и симбионтов. Около $\frac{2}{3}$ относятся к сапрофитам. Они питаются гниющими остатками растений. Грибы-симбионты помогают растениям усваивать труднодоступные вещества гумуса, способствуют минеральному питанию, помогают своими ферментами в углеродном обмене, активизируют ферменты высших растений, связывают свободный азот. Таким

образом, грибы - симбионты органически связаны с различными растениями, реже с животными

Животные — представляют собой царство гетеротрофных организмов и характеризуются большим разнообразием форм и размеров. Наиболее многочисленные по числу видов — это членистоногие, в частности насекомые.

Органический мир суши в видовом отношении более разнообразен, чем органический мир водной среды. Если число видов сухопутных животных составляет 93%, то водных только 7%. Среди растений мы встречаем аналогичное соотношение: 92% видов приходится на наземные флоры и 8% на водные. Приведенные данные определенно свидетельствуют о том, что возможности для видообразования на суше были более благоприятными, чем в водной среде.

Общая масса живого вещества на Земле была подсчитана В.И. Вернадским, который в 1927 г. представил приближенную величину 10^{21} т или же 10^{15} т. Однако эта величина оказалась завышенной. С тех пор разные исследователи производили свои оценки биомассы на Земле, которые приводили к различным величинам. Наиболее точные данные были получены в 1973 г. русскими учеными Н.И. Базилевич, Л.Е. Родиным и Н.Н. Розовым. Следует отметить, что со времени получения этих данных биомасса суши уменьшилась. Процесс уничтожения тропических лесов происходил в последнее время особенно интенсивно. Площадь уменьшения лесов достигала 1,7% в год в Центральной и Южной Америке и 0,9% в Африке. Тем не менее, полученные в 1973 г. величины биомассы могут быть использованы для выяснения некоторых общих закономерностей распределения живого вещества.

Масса живого вещества поверхности континентов в 800 раз превышает биомассу Мирового океана. На поверхности континентов растения резко преобладают по своей массе над животными. В океане мы наблюдаем обратное соотношение. 93,7% биомассы моря приходится на долю животных — гетеротрофных организмов. Это связано главным образом с тем, что в морской среде существуют наиболее благоприятные условия для питания животных. Мельчайшие растительные организмы, составляющие фитопланктон и обитающие в освещенной зоне морей и океанов, быстро поедаются морскими животными, и, таким образом, переход органических веществ из растительной формы в животную, резко сдвигает биомассу в сторону преобладания животных.

Различные формы жизни проникают в атмосферу нашей планеты. Мелкие микроорганизмы поднимаются вверх воздушными течениями до больших высот. Таким же образом переносятся споры различных растений. Активно и на большие расстояния во время перелетов перемещаются представители позвоночных животных — птицы. Известны многочисленные формы летающих крылатых насекомых, а обширные по масштабам перелеты саранчи вызывают бедствия в ряде тропических и субтропических районов.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные элементы, входящие в состав живого вещества.
2. Назовите уровни организации живой материи.
3. Назовите основные свойства живых организмов.
4. Дайте характеристику прокариотов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. — М.: Высшая школа, 2008. — 431 с.

2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов.– М.: Высшая школа, 2007.-655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А.Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов.– СПб.: Лань, 2011.- 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. /А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. /Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 2

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

2.1. Клеточная теория

Цитология (от греч. *kytos* – ячейка, клетка) – наука о клетке, в современном звучании – биологии клетки – наука довольно молодая. Из среды других биологических наук она выделилась почти сто лет назад. Впервые обобщенные сведения о строении клеток были собраны в книге Ж.-Б. Карнау «Биология клетки», вышедшей в 1884 г.

За последние 50 лет цитология из описательно-морфологической превратилась в экспериментальную науку, ставящую перед собой задачи изучения физиологии клетки, ее основных жизненных функций и свойств, ее биологии. Другими словами, современная цитология – это физиология клетки. Возможность такого переключения интересов исследователей возникла в связи с тем, что цитология тесно сопряжена с научными и методическими достижениями биохимии, биофизики, молекулярной биологии и генетики. В этой науке плодотворно сочетаются как морфологические, так и молекулярно-биологические подходы, что позволяет в настоящее время считать, что термины цитология и биология клетки совпадают, т.к. их предметом изучения является клетка, имеющая свои собственные закономерности организации и функционирования.

Предмет цитологии составляют клетки многоклеточных животных и растений, а также одноклеточных организмов (бактерии, простейшие и одноклеточные водоросли).

На современном этапе развития цитология изучает:

- строение и функционирование клеточных структур;
- химический состав клеток;
- способы проникновения веществ в клетку и выведения их из нее, роль мембран в этих процессах;
- реакции клеток на нервные и гуморальные стимулы макроорганизма, и на стимулы окружающей среды;
- реакции клеток на повреждающие воздействия;
- адаптации клеток к факторам среды и повреждающим агентам;
- репродукцию клеток и клеточных структур;
- взаимоотношения клеток с вирусами;
- превращения нормальных клеток в раковые.

В зависимости от задач, объектов и методов исследований в цитологии выделяют ряд разделов. Это кариосистематика, цитогенетика, цитопатология, радиационная и онкологическая цитология, иммуноцитология и др. Так *кариосистематика* – раздел цитологии, изучающий структуры клеточного ядра у различных групп организмов. *Цитогенетика* изучает закономерности наследственности и изменчивости на уровне клетки и субклеточных структур (главным образом хромосом).

Клеточная теория была сформулирована в 1839 г. немецким зоологом и физиологом Т. Шванном. Согласно этой теории, *всем организмам присуще клеточное строение*. Клеточная теория утверждала единство животного и растительного мира, наличие единого элемента тела живого организма — клетки. Как и всякое крупное научное обобщение, клеточная теория не возникла внезапно: ей предшествовали отдельные открытия различных исследователей.

Открытие клетки принадлежит английскому естествоиспытателю Р. Гуку, который в 1665 г. впервые рассмотрел тонкий срез пробки под микроскопом. На срезе было видно, что пробка имеет ячеистое строение, подобно пчелиным сотам. Эти ячейки Р. Гук назвал клетками. Вслед за Гуком клеточное строение растений подтвердили итальянский биолог и врач М. Мальпиги (1675) и английский ботаник Н. Грю (1682). Их внимание привлекли форма клеток и строение их оболочек. В результате было дано

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

Значительный вклад в изучение клетки внес голландский натуралист, один из основоположников научной микроскопии, А. Левенгук, открывший в 1674 г. одноклеточные организмы — инфузории, амебы, бактерии. Он также впервые наблюдал животные клетки — эритроциты крови и сперматозоиды.

Дальнейшее усовершенствование микроскопа и интенсивные микроскопические исследования привели к установлению французским ученым Ш. Бриссо-Мирбе (1802, 1808) того факта, что все растительные организмы образованы тканями, которые состоят из клеток. Еще дальше в обобщениях пошел Ж. Б. Ламарк (1809), который распространил идею Бриссо-Мирбе о клеточном строении и на животные организмы.

Многочисленные наблюдения относительно строения клетки, обобщение накопленных данных позволили Т. Шванну в 1839 г. сделать ряд выводов, которые впоследствии назвали клеточной теорией. Ученый показал, что все живые организмы состоят из клеток, что клетки растений и животных принципиально схожи между собой.

Клеточная теория получила дальнейшее развитие в работах ученого Р. Вирхова (1858), который предположил, что клетки образуются из предшествующих материнских клеток. В 1874 г. русским ботаником И. Д. Чистяковым, а в 1875 г. польским ботаником Э. Страсбургером было открыто деление клетки — митоз, и, таким образом, подтвердилось предположение Р. Вирхова.

Основные положения клеточной теории сохранили свое значение и на сегодняшний день, хотя более чем за сто пятьдесят лет были получены новые сведения о структуре, жизнедеятельности и развитии клеток. Клеточная теория является одной из наиболее важных биологических концепций. Основными положениями современной клеточной теории являются:

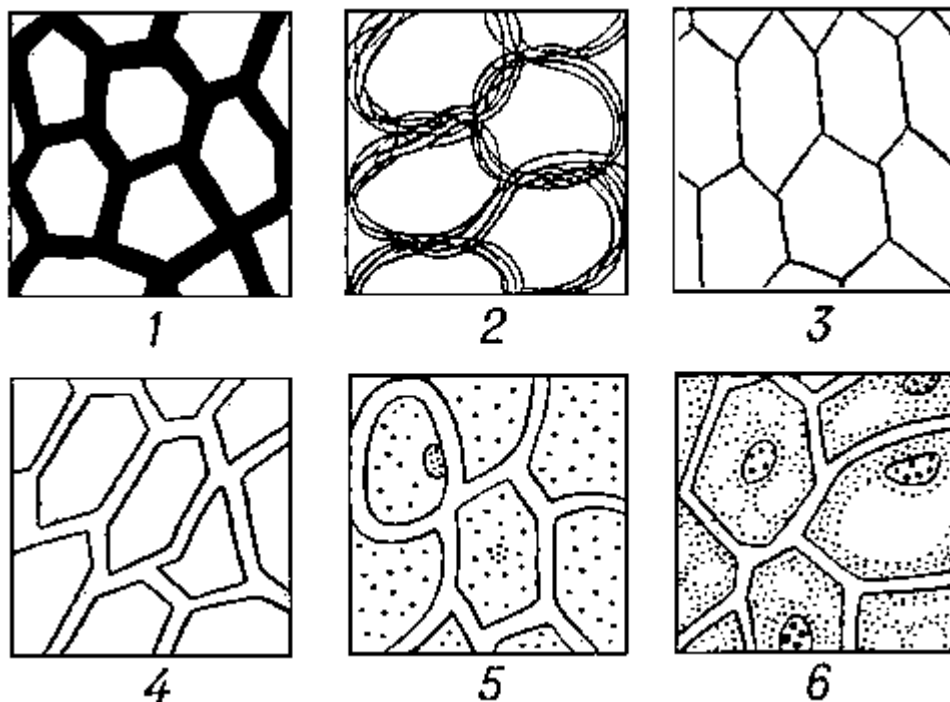
- Клетка - наименьшая единица живого, основная единица строения и развития всех живых организмов.
- Клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны по строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.
- Каждая новая клетка образуется в результате деления материнской исходной клетки.
- Клетки в многоклеточных организмах специализированы, выполняют различные функции и образуют ткани, из которых состоят органы.
- Клетки многоклеточных организмов тотипотентны, т. е.:
 - а) равнозначны по объему генетической информации и обладают всеми возможностями данного вида организмов;
 - б) отличаются друг от друга разной экспрессией (активностью) генов.

Клеточная теория – это обобщенные представления о строении клеток как единиц живого, об их размножении и роли в формировании многоклеточных организмов.

Появлению и формулированию отдельных положений клеточной теории предшествовал довольно длительный (более трехсот лет) период накопления наблюдений над строением различных одноклеточных и многоклеточных организмов растений и животных. Этот период был связан с развитием применения и усовершенствования различных оптических методов исследований.

Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства живой природы. Клеточная теория оказала значительное влияние на развитие биологии как науки, послужила фундаментом для развития таких дисциплин, как эмбриология, гистология и физиология. Она позволила создать основы для понимания жизни, индивидуального развития организмов, для объяснения эволюционной связи между ними. Основные положения клеточной теории

сохранили свое значение и сегодня, хотя более чем за сто пятьдесят лет были получены новые сведения о структуре, жизнедеятельности и развитии клетки.



Развитие представлений о клеточном строении растений: 1 — клетки-пустоты в непрерывном растительном веществе (Р. Гук, 1665); 2 — стенки клеток или пузырьков построены из переплетённых волокон, образующих ткань (Н. Грю, 1682); 3 — клетки-камеры, имеющие общую стенку (начало 19 в.); 4 — каждая клетка имеет собственную оболочку (Г. Линк, И. Мольденхавер, 1812); 5 — образователь клетки — ядро («цитобласт»), исчезающее в процессе клеткообразования (М. Шлейден, 1838); 6 — клетки, состоящие из протоплазмы и ядра (Х. Моль, 1844).

В природе существует значительное разнообразие клеток, различающихся по размерам, форме, химическим особенностям. Число же главных типов клеточной организации ограничено двумя. Выделяют прокариотический и эукариотический типы с подразделением второго на подтип, характерный для простейших организмов, и подтип, характерный для многоклеточных. *Клеткам прокариотического типа* свойственны малые размеры (не более 0,5—3,0 мкм в диаметре или по длине), отсутствие обособленного ядра, так что генетический материал в виде ДНК не отграничен от цитоплазмы оболочкой. В клетке отсутствует развитая система мембран. Генетический аппарат представлен ДНК единственной кольцевой хромосомы, которая лишена основных белков — гистонов (гистоны являются белками клеточных ядер). Благодаря значительному количеству диаминокислот аргинина и лизина гистоны имеют щелочной характер. Различия прокариотических и эукариотических клеток по наличию гистонов указывают на разные механизмы регуляции функции генетического материала. В прокариотических клетках отсутствует клеточный центр. Не типичны внутриклеточные перемещения цитоплазмы и амебоидное движение. Время, необходимое для образования двух дочерних клеток из материнской (время генерации), сравнительно мало и исчисляется десятками минут. К прокариотическому типу клеток относятся бактерии и сине-зеленые водоросли.

2.2. Типы клеточной организации

В природе существует значительное разнообразие клеток, различающихся по размерам, форме, химическим особенностям. Число же главных типов клеточной

организации ограничено двумя. Выделяют прокариотический и эукариотический типы с подразделением второго на подтип, характерный для простейших организмов, и подтип, характерный для многоклеточных.

Клеткам прокариотического типа свойственны малые размеры (не более 0,5--3,0 мкм в диаметре или по длине), отсутствие обособленного ядра, так что генетический материал в виде ДНК не отграничен от цитоплазмы оболочкой. В клетке отсутствует развитая система мембран. Генетический аппарат представлен ДНК единственной кольцевой хромосомы, которая лишена основных белков - гистонов (гистоны являются белками клеточных ядер). Благодаря значительному количеству аминокислот аргинина и лизина гистоны имеют щелочной характер.

Различия прокариотических и эукариотических клеток по наличию гистонов указывают на разные механизмы регуляции функции генетического материала. В прокариотических клетках отсутствует клеточный центр. Не типичны внутриклеточные перемещения цитоплазмы и амeboидное движение. Время, необходимое для образования двух дочерних клеток из материнской (время генерации), сравнительно мало и исчисляется десятками минут. К прокариотическому типу клеток относятся бактерии и синезеленые водоросли.

Эукариотический тип клеточной организации представлен двумя подтипами. Особенностью организмов простейших является то, что они (исключая колониальные формы) соответствуют в структурном отношении уровню одной клетки, а в физиологическом - полноценной особи. В связи с этим одной из черт клеток части простейших является наличие в цитоплазме миниатюрных образований, выполняющих на клеточном уровне функции жизненно важных органов многоклеточного организма. Таковы (например, у инфузорий) цитостом, цитофарингс и порошица, аналогичные пищеварительной системе, и сократительные вакуоли, аналогичные выделительной системе.

В традиционном изложении клетку растительного или животного организма описывают как объект, отграниченный оболочкой, в котором выделяют ядро и цитоплазму. В ядре наряду с оболочкой и ядерным соком обнаруживаются ядрышко и хроматин. Цитоплазма представлена ее основным веществом (матриксом, гиалоплазмой), в котором распределены включения и органеллы.

Высокая упорядоченность внутреннего содержимого эукариотической клетки достигается путем компартментации ее объема - подразделения на «ячейки», отличающиеся деталями химического (ферментного) состава. Компартментация способствует пространственному разделению веществ и процессов в клетке. Отдельный компартмент представлен органеллой (лизосома) или ее частью (пространство, отграниченное внутренней мембраной митохондрии).

Предложено несколько схем взаимоотношения в мембране основных химических компонентов - белков и липидов, а также веществ, размещаемых на мембранной поверхности. В настоящее время принята точка зрения, согласно которой мембрана составлена из бимолекулярного слоя липидов. Гидрофобные участки их молекул повернуты друг к другу, а гидрофильные - находятся на поверхности слоя. Разнообразные белковые молекулы встроены в этот слой или размещены на его поверхностях.

Благодаря компартментации клеточного объема в эукариотической клетке наблюдается разделение функций между разными структурами. Одновременно различные структуры закономерно взаимодействуют друг с другом.

Клетки многоклеточных организмов, как животных, так и растительных, обособлены от своего окружения оболочкой. Клеточная оболочка, или плазмалемма, животных клеток образована мембраной, покрытой снаружи слоем гликокаликса толщиной 10--20 нм.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные положения клеточной теории.
2. Эукариотический тип клеточной организации.
3. Прокариотический тип клеточной организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 3

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

3.1. Элементный состав

Клетки различных организмов подобны не только по своему строению и происхождению, но и по химическому составу. Клетки всех живых организмов содержат аналогичные вещества в близких концентрациях, что является еще одним доказательством в пользу единства происхождения всех клеток.

Химический состав живых организмов можно выразить в двух видах: атомный молекулярный. Атомный (элементный) состав характеризует соотношение атомов элементов, входящих в живые организмы. Молекулярный (вещественный) состав отражает соотношение молекул веществ.

В составе клеток обнаружены около 80 элементов, но достоверно известны функции только 27 из них. Существует предположение, что остальные 53 элемента не несут функциональной нагрузки, а просто попадают в организм с пищей, водой и воздухом. По концентрации в клетке все элементы принято делить на: макроэлементы, микроэлементы и ультрамикроэлементы.

Макроэлементы составляют 99% массы клетки, при этом 98% приходится на долю четырех элементов: водорода, азота, кислорода и углерода. Оставшиеся 2% это - калий, кальций, железо, магний, натрий, хлор, фосфор, сера.

Микроэлементы. К ним относят вещества, концентрация которых в клетке находится в пределах 0,001-0,000001%: цинк, ванадий, молибден, кобальт, медь, йод, бром, бор и другие. В основном они находятся в клетке в виде ионов и являются важной составляющей гормонов и ферментов.

Ультрамикроэлементы. К ним относятся элементы, которые находятся в клетке в концентрации менее чем 0,000001%. Это уран, радий, цезий, селен, бериллий, ртуть, золото и целый ряд других редких элементов. К настоящему времени их роль в клетке не установлена.

В окружающей среде и живых организмах присутствуют одни и те же элементы, но химический состав все же сильно отличается. Живые организмы способны избирательно накапливать определенные вещества. Например, некоторые водоросли активно накапливают йод, ракообразные и моллюски - кремний, животные - железо, бактерии - марганец и таких примеров множество.

Все химические элементы принимают участие в построении организма в виде различных соединений. Кислород, водород и углерод входят в состав жиров и углеводов, а при добавлении к ним азота и серы образуются белки; фосфор входит в состав нуклеиновых кислот; железо незаменимо при образовании молекулы гемоглобина; магний является центральным элементом хлорофилла; натрий и калий обеспечивают функции нервных клеток; йод содержится в гормоне щитовидной железы - тироксине; цинк входит в молекулу инсулина и т.д.

Химические элементы входят в состав клеток в виде ионов и молекул неорганических и органических веществ. Важнейшие неорганические вещества в клетке - вода и минеральные соли, важнейшие органические вещества - углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

Неорганические вещества. Вода - преобладающий компонент всех живых организмов. Она обладает уникальными свойствами благодаря особенностям строения: молекулы воды имеют форму диполя и между ними образуются водородные связи. Вода составляет около 70% массы клетки. У отдельных организмов, например медуз, содержание превышает 95%. Для водных организмов характерна чрезвычайная приспособленность к воде, поскольку высокая теплоемкость воды представляет собой

непрерывно действующий «тепловой» буфер, который обеспечивает постоянную температуру тела независимо от температуры воздуха. В случае растений очень прочное сцепление молекул воды способствует переносу растворенных питательных веществ из корней в листья при транспирации. Наконец, на молекулярном уровне у наземных и водных животных, равно как и у растений, вода определяет ряд важных свойств макромолекул.

Вода имеет исключительно важное значение для жизнедеятельности клеток, представляя собой среду, в которой осуществляются важнейшие реакции, лежащие в основе синтеза и распада веществ.

Вода является хорошим растворителем. Многие химические реакции в клетке являются ионными, поэтому протекают только в водной среде. Кроме того она является растворителем различных химических веществ. Вещества, хорошо растворимые в воде получили название гидрофильных (от греч. hydros — вода, phileo — люблю), плохо растворимые называют гидрофобными (от греч. hydros- вода, phobos — боязнь). В воде хорошо растворяются хлористый натрий, сахара, простые спирты, альдегиды, кетоны, плохо - жирные кислоты, целлюлоза. Под влиянием растворенных веществ вода может изменять свои свойства, в частности, могут изменяться температура замерзания, температура кипения, давление пара и осмотическое давление воды. Эта особенность воды имеет очень важное биологическое значение. Например, рыбы в пресной воде при температуре ее замерзания сохраняют свою активность, причем по той причине, что концентрация веществ, растворенных в крови рыб, является большей, чем в воде, и это исключает переохлаждение, а затем и замерзание их крови.

Вода участвует во многих химических реакциях: реакциях полимеризации, гидролиза, в процессе фотосинтеза. В воде под влиянием ферментов происходят реакции гидролиза (от греч. hydros — вода, lysis — расщепление) белков и других соединений. Вода принимает участие также в выведении из клеток продуктов обмена. Наконец, она поддерживает тепловой режим клетки.

Минеральные соли в водном растворе клетки диссоциируют на катионы и анионы. Наиболее важные катионы - K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , NH_4^+ , анионы - Cl^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , NO_3^- . Существенным является не только концентрация, но и соотношение отдельных ионов в клетке.

Функции минеральных веществ:

1. Поддержание кислотно-щелочного равновесия. Наиболее важные буферные системы млекопитающих - фосфатная и бикарбонатная. Фосфатная буферная система (HPO_4^{2-} - $H_2PO_4^-$) поддерживает pH внутриклеточной жидкости в пределах 6,9-7,4. Бикарбонатная система (HCO_3^- , H_2CO_3) сохраняет pH внеклеточной среды (плазмы крови) на уровне 7,4.

2. Участие в создании мембранных потенциалов клеток. Внутри клетки преобладают ионы K^+ и крупные органические ионы, а в околоклеточных жидкостях больше ионов Na^+ и Cl^- . В результате образуется разность зарядов (потенциалов) внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки. Разность потенциалов делает возможным передачу возбуждения по нерву или мышце.

3. Активация ферментов. Ионы Ca^{2+} Mg^{2+} и др. являются активаторами и компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов.

4. Создание осмотического давления в клетке. Более высокая концентрация ионов солей внутри клетки обеспечивает поступление в нее воды и создание тургорного давления.

5. Строительная (структурная). Соединения азота, фосфора, кальция и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма. Соли кальция и фосфора входят в состав костной ткани животных.

3.2. Органические соединения клетки

В составе клеток содержится множество органических соединений. Мы рассмотрим наиболее важные группы, которые определяют основные свойства клетки и организма в целом. К ним относятся белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты.

Многие органические соединения, входящие в состав клетки, характеризуются большим размером молекул и называются макромолекулами. Обычно они состоят из повторяющихся, сходных по структуре низкомолекулярных соединений, ковалентно связанных между собой – мономеров. Образованная мономерами макромолекула называется полимером. Большинство природных полимеров построены из одинаковых мономеров и называются регулярными (А-А-А-А-А), полимеры, в которых нет определенной последовательности мономеров называются нерегулярными (А-Б-В-Б-В).

Белки. Больше всего в клетке, после воды, содержится белков – 10-20%. Белки – нерегулярные полимеры, мономерами которых являются АК. Белки, по сравнению с обычными органическими соединениями, обладают рядом существенных особенностей: огромная молекулярная масса. Молекулярная масса одного из белков яйца равна 36000, а одного из мышечных белков достигает 1500000 кДа. В то время как молекулярная масса бензола 78, а этилового спирта – 46.

В составе белковых полимеров обнаружено 20 различных аминокислот, каждая из которых имеет особое строение, свойство и название. При этом, молекула каждой АК состоит из двух частей. Одна из которых одинаковая у всех аминокислот и в ее состав входит аминогруппа и кислотная карбоксильная группа, а другая – различна и называется радикалом. Через общую группировку происходит сцепление АК при образовании белкового полимера. Между соединившимися АК возникает связь –NH-CO-, называемая пептидной связью, а образовавшееся соединение – пептидом. Из двух АК образуется дипептид (димер), из трех – трипептид (тример), из многих – полипептид (полимер).

Выделяют несколько уровней организации белковой молекулы:

первичная структура белка представляющая собой полипептидную цепь, состоящую из цепи аминокислотных звеньев, связанных между собой пептидными связями;

вторичная структура белка, где белковая нить закручивается в виде спирали. Витки спирали располагаются тесно, и между атомами и аминокислотными радикалами, находящимися на соседних витках, возникает напряжение. В частности, между пептидными связями, расположенными на соседних витках, образуются водородные связи (между NH- и CO-группами). Водородные связи слабее ковалентных, но повторяясь многократно, они дают прочное сцепление. Такая структура является довольно устойчивой. Вторичная структура подвергается дальнейшей укладке;

третичная структура белка поддерживается еще более слабыми связями, чем водородные – гидрофобными. Несмотря на их слабость, в сумме они дают значительную энергию взаимодействия. Участие «слабых» связей в поддержание специфической структуры белковой макромолекулы обеспечивает ее достаточную устойчивость и высокую подвижность;

четвертичная структура белка образуется в результате соединения нескольких белковых макромолекул друг с другом, которые и являются мономерами макромолекулы белка. Крепление четвертичной структуры обусловлена наличием слабых связей и –S-S- связи.

Чем выше уровень организации белка, тем слабее поддерживающие его связи. Под влиянием различных физических и химических факторов – высокой температуры, действия химических веществ, лучистой энергии и др. – «слабые» связи рвутся, структура белка – четвертичная, третичная и вторичная – деформируются, разрушаются и свойства его изменяются. Нарушение природной уникальной структуры

белка называется денатурацией. Степень денатурации белка зависит от интенсивности воздействия на него различного фактора: чем интенсивнее воздействие, тем глубже денатурация. Белки отличаются друг от друга по легкости денатурации: яичный белок – 60-70 °С, сократительный белок мышц – 40-45 °С. Многие белки денатурируются от ничтожных концентраций химических веществ, а некоторые даже от незначительного механического воздействия.

Процесс денатурации обратим, т.е. денатурированный белок может перейти обратно в природный. Даже полностью развернутая молекула способна самопроизвольно восстановит свою структуру. Отсюда следует, что все особенности строения макромолекулы природного белка определяются первичной структурой, т.е. составом АК и порядком их следования в цепи.

Функции белков. Прежде всего, белки – строительный материал. Они участвуют в образовании оболочки, органоидов и мембран клетки. У высших животных из белков построены кровеносные сосуды, сухожилия, волосы и т.д.

Большое значение имеет каталитическая роль белков. Скорость химических реакций зависит от свойств реагирующих веществ и от их концентрации. Чем вещества активнее, чем концентрация их больше, тем скорость реакции выше. Химическая активность клеточных веществ, как правило, невелика. Концентрация их в клетке большей частью незначительна. Т.о. реакции в клетке должны протекать очень медленно. А между тем известно, что химические реакции внутри клетки протекают со значительной скоростью. Это достигается благодаря наличию в клетке катализаторов. Все клеточные катализаторы – белки. Их называют биокатализаторами, а чаще – ферментами. По химической структуре катализаторы – белки состоят из обычных АК, обладают вторичной и третичной структурами. В большинстве случаев ферменты катализируют превращение веществ, размеры молекул которых по сравнению с макромолекулами ферментов очень малы. Почти каждая химическая реакция в клетке катализируется своим собственным ферментом.

Кроме каталитической роли очень важна двигательная функция белков. Все виды движений, к которым способны клетки и организмы, - сокращение мышц у высших животных, мерцание ресничек у простейших, движение жгутиков, двигательные реакции у растений – выполняют особые сократительные белки.

Еще одна функция белков – транспортная. Белок крови гемоглобин присоединяя к себе кислород, разносит его по всему организму.

При введении в организм чужеродных веществ или клеток в нем происходит выработка особых белков, называемых антителами, которые связывают и обезвреживают чужеродные тела. В этом случае белки выполняют защитную роль.

Наконец, существенная значительна роль белков как источника энергии. Белки распадаются в клетке до АК. Часть их расходуется на синтез белков, а часть подвергается глубокому расщеплению, в ходе которого освобождается энергия. При полном распаде 1 г белка освобождается 17,6 кДж (4,2 ккал).

Углеводы. В животной клетке углеводы содержатся в небольшом количестве – 0,2-2%. В клетках печени и мышцах содержание их более высокое – до 5 %. Наиболее богаты углеводами растительные клетки. В высушенных листьях, семенах, плодах, клубнях картофеля их почти 90%.

Углеводы – органические вещества, в состав которых входят углерод, кислород и водород. Все углеводы разделяются на две группы: моносахариды и полисахариды. Несколько молекул моносахаридов, соединяясь между собой с выделением воды, образуют молекулы полисахарида. Полисахариды – полимеры, в которых роль мономеров играют моносахариды.

Моносахариды. Эти углеводы называются простыми сахарами. Они состоят из одной молекулы и представляют собой бесцветные, твердые кристаллические вещества, сладкие на вкус. В зависимости от числа углеродных атомов, входящих в

состав молекулы углевода, различают триозы – моносахариды, содержащие 3 атома углерода; тетраозы – 4 атома углерода; пентозы – 5 атомов углерода, гексозы – 6 атомов углерода.

Глюкоза в свободном состоянии встречается как в растениях, так и в животных организмах.

Глюкоза – первичный и главный источник энергии для клеток. Она обязательно находится в крови. Снижение ее количества в крови приводит к нарушению жизнедеятельности нервных и мышечных клеток, иногда сопровождается судорогами и обморочным состоянием.

Глюкоза является мономером таких полисахаридов как крахмал, гликоген, целлюлоза.

Фруктоза в большом количестве в свободном виде встречается в плодах, поэтому ее часто называют плодовым сахаром. Особенно много фруктозы в меде, сахарной свекле, фруктах. Путь распада короче, чем у глюкозы, что имеет большое значение при питании больного диабетом, когда глюкоза очень слабо усваивается клетками.

Полисахариды. Из двух моносахаров образуются дисахариды, из трех – трисахариды, из многих – полисахариды. Ди- и трисахариды, подобно моносахаридам, хорошо растворимы в воде, обладают сладким вкусом. С увеличением числа мономерных звеньев растворимость полисахаридов уменьшается, сладкий вкус исчезает.

Сахароза состоит из остатков сахарозы и фруктозы. Чрезвычайно широко распространена в растениях. Играет большую роль в питании многих животных и человека. Хорошо растворяется в воде. Главный источник получения ее в пищевой промышленности – сахарная свекла и сахарный тростник.

Лактоза – молочный сахар, имеет в составе глюкозу и галактозу. Этот дисахарид находится в молоке и является основным источником энергии для детенышей млекопитающего. Используется в микробиологии для приготовления питательных сред.

Мальтоза состоит из двух молекул глюкозы. Мальтоза – основной структурный элемент крахмала и гликогена.

Лактоза – молочный сахар, имеет в составе глюкозу и галактозу. Этот дисахарид находится в молоке и является основным источником энергии для детенышей млекопитающего. Используется в микробиологии для приготовления питательных сред.

Крахмал – резервный полисахарид растений; содержится в большом количестве в клетках клубней картофеля, плодов и семян. Находится в виде зернышек слоистого строения, нерастворимых в холодной воде. В горячей воде крахмал образует коллоидный раствор.

Гликоген – полисахарид, содержащийся в клетках животных и человека, а также в грибах, в т.ч. и дрожжах. Он играет важную роль в обмене углеводов в организме. В значительных количествах накапливается в клетках печени, мышцах, сердце. Является поставщиком глюкозы в кровь.

Функции углеводов. Энергетическая функция, т.к. углеводы служат основным источником энергии для организма, для осуществления любой формы клеточной активности. Углеводы подвергаются в клетке глубокому окислению и расщеплению до простейших продуктов: CO_2 и H_2O . В ходе этого процесса освобождается энергия. При полном расщеплении и окислении 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж (4,2 ккал) энергии.

Структурная функция. Во всех без исключения клетках обнаружены углеводы и их производные, которые входят в состав клеточных оболочек, принимают участие в синтезе многих важнейших веществ. В растениях полисахариды выполняют опорную функцию. Так целлюлоза входит в состав клеточной стенки бактерий и растительных

клеток, хитин образует клеточные стенки грибов и хитиновый покров тела членистоногих. Углеводы обеспечивают процесс узнавания клетками друг друга. Благодаря этому происходит опознание сперматозоидами яйцеклетки своего биологического вида, клетки одного типа удерживаются вместе с образованием тканей, отторгаются несовместимые организмы и трансплантаты.

Запасание питательных веществ. В клетках углеводы накапливаются в виде крахмала у растений и гликогена у животных и грибов. Эти вещества представляют собой запасную форму углеводов и расходуются по мере возникновения потребности в энергии. В печени при полноценном питании может накапливаться до 10% гликогена, а при голодании его содержание может снижаться до 0,2% массы печени.

Защитная функция. Вязкие секреты (слизи), выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными, в частности гликопротеидами. Они предохраняют стенки полых органов (пищевода, кишечника, желудка, бронхов) от механических повреждений, проникновения вредных бактерий и вирусов. Углеводы запускают сложные каскады иммунных реакций

Углеводы входят в состав носителей генетической информации – нуклеиновых кислот: рибоза – РНК, дезоксирибоза – ДНК; рибоза входит в состав основного носителя энергии клетки – АТФ, акцепторов водорода – ФАД, НАД, НАДФ.

Липиды. Под термином липиды объединяют жиры и жироподобные вещества. Липиды – органические соединения с различной структурой, но общими свойствами. Они нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях: эфире, бензине, хлороформе. Липиды очень широко представлены в живой природе и играют чрезвычайно важную роль в клетке. Содержание жира в клетках составляет от 5-15% от сухой массы. Однако существуют клетки с содержанием жира, в которых достигает почти 90% от сухой массы – клетки жировой ткани. Жир содержится в молоке всех млекопитающих животных, причем самок дельфинов содержание жира в молоке достигает 40%. У некоторых растений большое количество жира сосредоточено в семенах и плодах (подсолнечника, грецкого ореха)

По химической структуре жиры представляют собой соединения глицерина (трехатомного спирта) с высокомолекулярными органическими кислотами. Из них чаще всего встречается пальмитиновая, стеариновая, олеиновая жирные кислоты.

Кроме жира, в клетке обычно присутствует довольно большое количество веществ, обладающих, как и жиры, сильно гидрофобными свойствами – липоиды, которые по химической структуре сходны с жирами. Особенно много их содержится в желтке яйца, в клетках мозговой ткани.

Функции липидов. Энергетическая: жиры, как и углеводы, способны расщепляться в клетке до простых продуктов (CO_2 и H_2O), и в ходе этого процесса освобождается 38,9 кДж на 1 г жира (9,3 ккал), что в два раза больше по сравнению с углеводами и белками.

Структурная функция. Двойной слой фосфолипидов является основой клеточной мембраны. Липиды принимают участие в образовании многих биологически важных соединений: холестерина (желчные кислоты), зрительного пурпура глаза (липопротеины); необходимы для нормального функционирования нервной ткани (фосфолипиды).

Функция запасаания питательных веществ. Жиры являются своего рода энергетическими консервантами. Жировыми депо могут быть и капли жира внутри клетки, и «жировое тело» у насекомых, и подкожная клетчатка. Жиры являются основным источником энергии для синтеза АТФ, источником метаболической воды (т.е. воды, образующейся в ходе обмена веществ), которая образуется в ходе окисления жира и очень важна для обитателей пустыни. Поэтому жир в горбе верблюда служит в первую очередь источником воды.

Функция терморегуляции. Жиры плохо проводят тепло. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных огромные скопления. Например, у кита слой подкожного жира достигает 1 м. Это позволяет теплокровному животному жить в холодной воде полярного океана.

У многих млекопитающих существует специальная жировая ткань, играющая в основном роль терморегулятора, своеобразного биологического обогревателя. Это ткань называют бурым жиром, т.к. она имеет бурый цвет, т.к. богата митохондриями красно-бурой окраски из-за находящихся в ней железосодержащих белков. В этой ткани производится тепловая энергия, имеющая важное значение для млекопитающих в условиях жизни при низких температурах.

Защитная функция. Гликолипиды участвуют в распознавании и связывании токсинов возбудителей опасных болезней – столбняка, холеры, дифтерии. Воски являются водоотталкивающим покрытием? У растений восковой налет есть на листьях, плодах, семенах, у животных воски входят в состав соединений, покрывающих кожу, шерсть, перья.

Регуляторная функция. Многие гормоны являются производными холестерина: половые (тестостерон у мужчин и прогестерон у женщин). Жирорастворимые витамины (А, D, Е, К) необходимы для роста и развития организма. Терпенами являются душистые вещества растений, привлекающие насекомых-опылителей, гиббереллины – регуляторы роста растений.

Вопросы для самоконтроля

1. Уровни организации белковой молекулы.
2. Функции белков в организме.
3. Строение углеводов.
4. Функции углеводов в организме.
5. Строение липидов.
6. Функции липидов в организме.
7. Классификация элементов по концентрации в клетке.
8. Функции воды в клетках живых организмов.
9. Функции минеральных солей в клетках живых организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 4

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ

1.1 Типы деления клетки и их биологическая значимость

Один из постулатов клеточной теории гласит, что увеличение числа клеток, их размножение происходят путем деления исходной клетки. Обычно делению *клеток* предшествует редупликация их хромосомного аппарата, синтез ДНК. Это правило является общим для прокариотических и эукариотических клеток. Время существования клетки как таковой, от деления до деления или от деления до смерти, обычно называют клеточным циклом.

Во взрослом организме высших позвоночных клетки различных тканей и органов имеют неодинаковую способность к делению. Встречаются популяции клеток, полностью потерявшие свойство делиться. Это большей частью специализированные, дифференцированные клетки (например, зернистые лейкоциты крови). В организме есть постоянно обновляющиеся ткани — различные эпителии, кроветворные ткани. В таких тканях существует часть клеток, которые постоянно делятся, заменяя отработавшие или погибающие клеточные типы (например, клетки базального слоя кожного эпителия, клетки крипт кишечника, кроветворные клетки костного мозга).

Многие клетки, не размножающиеся в обычных условиях, приобретают вновь это свойство при процессах репаративной регенерации органов и тканей. Размножающиеся клетки обладают разным количеством ДНК в зависимости от стадии клеточного цикла. Это наблюдается при размножении как соматических, так и половых клеток.

Как известно, половые мужские и женские клетки несут единичный (гаплоидный) набор хромосом и, следовательно, содержат в 2 раза меньше ДНК, чем все остальные клетки организма. Такие половые клетки (сперматозоиды и овоциты) с единичным набором хромосом называют гаплоидными. Пloidность обозначают буквой n . Так, клетки с $1n$ гаплоидны, с $2n$ диплоидны, с $3n$ триплоидны и т. д. Соответственно количество ДНК на клетку зависит от ее ploидности: клетки с $2n$ числом хромосом содержат 2 c количества ДНК. При оплодотворении происходит слияние двух клеток, каждая из которых несет $1n$ набор хромосом, поэтому образуется исходная диплоидная ($2n$, $2c$) клетка зигота. В дальнейшем в результате деления диплоидной зиготы и последующего деления диплоидных клеток разовьется организм, клетки которого (кроме зрелых половых) будут диплоидными.

Весь клеточный цикл состоит из 4 отрезков времени: собственно митоза (M), пресинтетического (G_1), синтетического (S) и постсинтетического (G_2) периодов интерфазы. В G_1 -периоде, наступающем сразу после деления, клетки имеют диплоидное содержание ДНК на одно ядро ($2c$). После деления в период G_1 в дочерних клетках общее содержание белков и РНК вдвое меньше, чем в исходной родительской клетке. В период G_1 начинается рост клеток главным образом за счет накопления клеточных белков, что определяется увеличением количества РНК на клетку. В этот период начинается подготовка клетки к синтезу ДНК (S -период).

В следующем, S -периоде происходит удвоение количества ДНК на ядро и соответственно удваивается число хромосом. В разных клетках, находящихся в S -периоде, можно обнаружить разные количества ДНК — от 2 до 4 c . Это связано с тем, что исследованию подвергаются клетки на разных этапах синтеза ДНК (только приступившие к синтезу и уже завершившие его). S -период является узловым в клеточном цикле. Без прохождения синтеза ДНК неизвестно ни одного случая вступления клеток в митотическое деление.

Единственным исключением является второе деление созревания половых клеток в мейозе, когда между двумя делениями нет синтеза ДНК.

В S-периоде уровень синтеза РНК возрастает соответственно увеличению количества ДНК, достигая своего максимума в G₂-периоде.

Постсинтетическая (G₂) фаза еще называется премитотической. Последним термином подчеркивается ее большое значение для прохождения следующей стадии — стадии митотического деления. Выданной фазе происходит синтез иРНК, необходимый для прохождения митоза. Несколько ранее этого синтезируется рРНК рибосом, определяющих деление клетки. Среди синтезирующихся в это время белков особое место занимают тубулины — белки митотического веретена.

В конце G₂-периода или в митозе по мере конденсации митотических хромосом синтез РНК резко падает и полностью прекращается во время митоза. Синтез белка во время митоза понижается до 25% от исходного уровня и затем в последующих периодах достигает своего максимума в G₂-периоде, повторяя характер синтеза РНК.

В растущих тканях растений и животных всегда есть клетки, которые находятся как бы вне цикла. Такие клетки принято называть клетками G₀-периода. Именно эти клетки представляют собой так называемые покоящиеся, временно или окончательно переставшие размножаться клетки. В некоторых тканях такие клетки могут находиться длительное время, не изменяя особенно своих морфологических свойств: они сохраняют в принципе способность к делению, превращаясь в камбиальные, стволовые клетки (например, в кроветворной ткани). Чаще потеря (хотя бы и временная) способности делиться сопровождается появлением способности к специализации, дифференцировке. Такие дифференцирующиеся клетки выходят из цикла, но в особых условиях могут снова входить в цикл. Например, большинство клеток печени находится в G₀-периоде; они не участвуют в синтезе ДНК и не делятся. Однако при удалении части печени у экспериментальных животных, многие клетки начинают подготовку к митозу (G₁-период), переходят к синтезу ДНК и могут митотически делиться. В других случаях, например в эпидермисе кожи, после выхода из цикла размножения и дифференцировки клетки некоторое время функционируют, а затем погибают (ороговевающие клетки покровного эпителия).

Митоз, кариокинез, или не прямое деление, универсальный, широко распространенный способ деления клеток. При этом конденсированные и уже редулицированные хромосомы переходят в компактную форму митотических хромосом, образуется веретено деления, участвующее в сегрегации и переносе хромосом (ахроматиновый митотический аппарат), происходит расхождение хромосом к противоположным полюсам клетки и деление тела клетки (цитокинез, цитотомия).

Процесс непрямого деления клеток принято подразделять на несколько основных фаз: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Профаза. После окончания S-периода количество ДНК в интерфазном ядре равно 4 с, так как произошло удвоение хромосомного материала. Однако морфологически регистрировать удвоение числа хромосом в этой стадии не всегда удается. Собственно хромосомы как нитевидные плотные тела начинают обнаруживаться микроскопически в начале процесса деления клетки, а именно в профазе митотического деления клетки. Если попытаться подсчитать число хромосом в профазе, то их количество будет равно 2 n. Но это ложное впечатление, потому что в профазе каждая из хромосом двойная, что является результатом их редуликации в интерфазе. В профазе эти сестринские хромосомы тесно соприкасаются друг с другом, взаимно спирализуясь одна относительно другой, поэтому трудно увидеть двойственность всей структуры в целом. Позднее хромосомы в каждой такой паре начинают обособляться, раскручиваться. Двойственность хромосом в митозе наблюдается у живых клеток в конце профазы, когда видно, что общее их число в начинающей делиться клетке равно 4 n. Следовательно, уже в начале профазы хромосомы состояли из двух сестринских

хромосом, или, как их еще называют, хроматид. Число их ($4n$) в профазе точно соответствует количеству ДНК ($4c$).

Параллельно конденсации хромосом в профазе происходят исчезновение, дезинтеграция ядрышек в результате инактивации рибосомных генов в зоне ядрышковых организаторов.

Одновременно с этим в середине профазы начинается разрушение ядерной оболочки, исчезают ядерные поры, оболочка распадается сначала на фрагменты, а затем на мелкие мембранные пузырьки. Меняются в это время и структуры, связанные с синтезом белка. Происходит уменьшение количества гранулярного эндоплазматического ретикулума, он распадается на короткие цистерны и вакуоли, количество рибосом на его мембранах резко падает. Значительно (до 25%) редуцируется число полисом как на мембранах, так и в гиалоплазме, что является признаком общего падения уровня синтеза белка в делящихся клетках.

Второе важнейшее событие при митозе тоже происходит во время профазы — это образование веретена деления. В профазе уже репродуцировавшиеся в S-периоде центриоли начинают расходиться к противоположным концам клетки, где будут позднее формироваться полюса веретена. К каждому полюсу отходит по двойной центриоли, диплосоме. По мере расхождения диплосом начинают формироваться микротрубочки, отходящие от периферических участков одной из центриолей каждой диплосомы.

Сформированный аппарат деления в животных клетках имеет веретенovidную форму и состоит из нескольких зон: двух зон центросфер с центриолями внутри них и промежуточной между ними зоны волокон веретена. Во всех этих зонах имеется большое число микротрубочек. Микротрубочки в центральной части этого аппарата, в собственном веретене деления, так же как микротрубочки центросфер, возникают в результате полимеризации тубулинов в зоне центриолей и около специальных структур — кинетохоров, расположенных в области центромерных перетяжек хромосом. В веретене деления принято различать два типа волокон: идущие от полюса к центру веретена и хромосомные, соединяющие хромосомы с одним из полюсов.

В индукции роста микротрубочек веретена в зоне полюса деления принимает участие одна из центриолей диплосомы, а именно материнская. Такое новообразование и рост нитей (пучков микротрубочек) веретена происходят в профазе митоза.

В то же время видны появляющиеся на хромосомах в местах первичных перетяжек пластинчатые *кинетохоры*, около которых позднее также появляются микротрубочки, идущие в направлении полюсов деления. Таким образом, у животных клеток Центриоли и хромосомные кинетохоры являются центрами организации микротрубочек веретена деления.

Метафаза занимает около трети времени всего митоза. Во время метафазы заканчивается образование веретена деления, а хромосомы выстраиваются в экваториальной *плоскости* веретена, образуя так называемую метафазную пластинку хромосом, или материнскую звезду. К концу метафазы завершается процесс обособления друг от друга сестринских хроматид. Их плечи лежат параллельно друг другу, между ними хорошо видна разделяющая их щель. Последним местом, где контакт между хроматидами сохраняется, является центромера.

Анафаза. Хромосомы все одновременно теряют связь друг с другом в области центромер и синхронно начинают удаляться друг от друга по направлению к противоположным полюсам клетки. Скорость движения хромосом равномерная, она может достигать 0,2—0,5 мкм/мин. Анафаза — самая короткая стадия митоза (несколько процентов от всего времени), но за это время происходит ряд событий. Главным из них является обособление двух идентичных наборов хромосом и перемещение их в противоположные концы клетки.

Движение хромосом складывается из двух процессов, расхождения их по направлению к полюсам и дополнительного расхождения самих полюсов.

Телофаза начинается с остановки разошедшихся диплоидных ($2n$) наборов хромосом (ранняя телофаза) и кончается началом реконструкции нового интерфазного ядра (поздняя телофаза, ранний G1-период) и разделением исходной клетки на две дочерние (цитокinesis, цитотомия). В ранней телофазе хромосомы, не меняя своей ориентации (центромерные участки — к полюсу, теломерные — к центру веретена), начинают деконденсироваться и увеличиваться в объеме. В местах их контактов с мембранными пузырьками цитоплазмы образуется новая ядерная оболочка. После замыкания ядерной оболочки начинается формирование новых ядрышек. Клетка переходит в новый G1-период.

Важное событие телофазы — разделение клеточного тела, цитотомия, или цитокinesis, который происходит у клеток животных путем образования перетяжки в результате впячивания плазматической мембраны внутрь клетки. При этом в кортикальном, подмембранном слое цитоплазмы располагаются сократимые элементы типа актиновых фибрилл, ориентированные циркулярно в зоне экватора клетки. Сокращение такого/кольца приведет к впячиванию плазматической мембраны в области этого кольца, что завершается разделением клетки перетяжкой на две.

При повреждении митотического аппарата (действие холода или агентов, вызывающих деполимеризацию тубулинов) может произойти или задержка митоза в метафазе, или рассеивание хромосом. При нарушениях репродукции центриолей могут возникать многополюсные и асимметричные митозы и т. д. Нарушения цитотомии приводят к появлению гигантских ядер или многоядерных клеток.

Взаимодействие этих компонентов хромосом друг с другом и их взаимная агрегация приводят к конечной компактизации хроматина в виде митотической хромосомы.

Морфологию митотических хромосом лучше всего изучать в момент их наибольшей конденсации, в метафазе и в начале анафазы. Хромосомы в этом состоянии представляют собой палочковидные структуры разной длины с довольно постоянной толщиной. У большинства хромосом удастся легко найти зону *первичной перетяжки* (центромеры), которая делит хромосому на два плеча. Хромосомы с равными или почти равными плечами называют *метацентрическими*, с плечами неодинаковой длины — *субметацентрическими*. Палочковидные хромосомы с очень коротким, почти незаметным вторым плечом называют *acroцентрическими*. В области первичной перетяжки расположен *кинетохор*. От этой зоны во время митоза отходят микротрубочки клеточного веретена, связанные с перемещением хромосом при делении клетки. Некоторые хромосомы имеют, кроме того, *вторичные перетяжки*, располагающиеся вблизи одного из концов хромосомы и отделяющие маленький участок — *спутник хромосомы*. Вторичные перетяжки называют, кроме того, *ядрышковыми организаторами*, так как именно на этих участках хромосом в интерфазе происходит образование ядрышка. В этих местах локализована ДНК, ответственная за синтез рибосомных РНК.

Плечи хромосом оканчиваются *теломерами* — конечными участками. Размеры хромосом, как и их число, у разных организмов варьируют в широких пределах.

Совокупность числа, размеров и особенностей строения хромосом называется *кариотипом* данного вида.

В печени взрослых млекопитающих встречаются, кроме диплоидных, тетра- и октаплоидные ($8n$) клетки, а также двуждерные клетки разной степени плоидности. Процесс полиплоидизации этих клеток происходит следующим образом. После S-периода клетки, обладающие 4 с количеством ДНК, вступают в митотическое деление, проходят все его стадии, включая телофазу, но не приступают к цитотомии. Таким образом, образуется двуждерная клетка ($2 \times 2n$). Если она снова проходит 5-период, то оба ядра в такой клетке будут содержать по 4 с ДНК и $4n$ хромосом. Такая двуждерная

клетка входит в митоз, на стадии метафазы происходит объединение хромосомных наборов (общее число хромосом равно $8n$), а затем — нормальное деление, в результате которого образуются две тетраплоидные клетки.

Вопросы для самоконтроля

1. Фазы клеточного цикла.
2. Характеристика митотического цикла.
3. Строение митотических хромосом.
4. Как называется процесс образования клеток, с увеличенным содержанием ДНК?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. — М.: Высшая школа, 2008. — 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. — М.: МИА, 2016. — 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. — М.: Высшая школа, 2007. — 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. — М. СпецЛит, 2015. — 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. — СПб.: Лань, 2011. — 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. — М.: Колос С, 2009. — 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор — М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. — М.: Дрофа, 2004. — 480 с.

ЛЕКЦИЯ 5

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

1.1. Особенности ДНК и РНК

Были открыты во второй половине 19 века Фридрихом Мишером, который выделил из ядер гноя сперматозоидов лосося вещество, которое назвал нуклеин. Позже это вещество было очищено от белков и было выяснено, что это фосфоорганическая кислота. С точки зрения строения нуклеиновые кислоты представлены биополимерами, мономерами, которых являются нуклеотиды. Т.е. нуклеиновые кислоты это полинуклеотиды. **Нуклеотиды** – это сложные органические соединения, состоящие из трех компонентов: азотистое основание, пентоза, фосфатный остаток в количестве от 1 до 3, с точки зрения строения нуклеотиды являются фосфорилированными нуклеозидами. **Нуклеозиды** – это соединения пентозы со сложным гетероциклическим соединением - азотистым основанием.

В составе нуклеозидов встречаются два вида азотистых оснований, которые являются производными двух типов гетероциклов: пуринов и пиримидинов. Наиболее просто устроены пиримидиновые основания:

1. урацил (У, U)
2. тимин (Т).
3. цитозин (С, Ц).

Все пиримидиновые основания могут образовывать водородные связи с водой, т.к. они имеют электроотрицательные атомы, которые способны сдвигать электронную плотность на себя.

пиримидиновые азотистые основания образуются за счет присоединения к пиримидину O_2 , CH_3 и NH_2 групп.

Пуриновые основания являются производными пурина, которое состоит из 2 гетероциклов.

1. аденин (А)
2. гуанин (Г, G).

Поскольку в азотистых основаниях присутствуют электроотрицательные атомы, то происходит смещение электронной плотности, в результате чего они могут реагировать с водой и образовывать водородные связи, а также реагировать друг с другом. Устойчивые соединения образуют пиримидиновые основания с пуриновыми. Специфичным взаимодействием между определенными пуринами и пиримидинами получило название правило комплементарности, по этому правилу аденин соединяется с тимином или урацилом двумя водородными связями, а гуанин с цитозином – тремя связями. Правило комплементарности является ведущим правилом в матричных процессах. Азотистые основания выполняет в клетке метаболическую функцию, т.е. входят в состав нуклеозидов.

Нуклеотиды образуются из нуклеозидов за счет образования фосфоэфирной связи между фосфатным остатком и 5' гидроксильной группы. К нуклеозиду может присоединиться от 1 до 3 фосфатных остатков. Фосфатные связи в нуклеотидах богаты энергией, при расщеплении одной фосфатной группы выделяется 36,36 кДж энергии. Легче всего отщепляется третий фосфатный остаток, а труднее первый. В качестве энергии можно использовать только две связи.

Функции:

1. Метаболическая – нуклеотиды входят в состав нуклеиновых кислот.
2. Энергетическая – в качестве источника энергии используются НТФ и в частности АТФ и ГТФ, т.к. они содержат макроэргические связи.
3. Регуляторная:

а) нуклеозид трифосфат является донором фосфатной группы и с помощью специальных ферментов, например фосфокиназы можно переносить фосфатную группу на молекулу и тем самым изменять ее конформацию и активировать их. Это особенно важно в синтезе биополимеров. Фосфорилирования необходимо, для того чтобы проходили реакции полимеризации.

б) некоторые ферменты обладают АТФ-азной активностью и способны расщеплять молекулы АТФ и ГТФ и вследствие чего изменять свою конформации, а значит активность.

в) АТФ и ГТФ могут связываться с ферментами без гидролиза и белки меняют свою конформацию и свою активность. Такие белки называются АТФ-связывающими и ГТФ-связывающими белками. АТФ-связывающим белком является актин, ГТФ-связывающим белком является тубулин.

г) регуляторную функцию могут выполнять циклические НМФ, которые образуются за счет действия определенных ферментов. цАМФ образуется за счет действия аденилатциклазы, цГМФ образуется за счет действия гуанилатциклазы, которые отрывают два фосфатных остатка и в результате чего через фосфатную группу образуется цикл.

д) некоторые пурины могут служить сигнальными молекулами и выполнять функции нейромедиаторов в нервных синапсах.

С точки зрения строения нуклеиновые кислоты можно разделить на следующие группы:

1. Динуклеотиды;
2. Олигонуклеотиды;
3. Полинуклеотиды.

Из динуклеотидов биологическое значение имеют НАД и ФАД (никотинамидадениндинуклеотид, флавинадениндинуклеотид), эти нуклеотиды вступают роли коферментов оксидоредуктаз. Полинуклеиновые кислоты ДНК и РНК. Модель строения ДНК была предложена в 1953 Уотсоном и Криком. Они предположили, что молекула имеет форму двучепочечной спирали, причем спирали в этой молекуле связаны водородными связями через азотистые основания по правилу комплиментарности. Т.е. азотистые основания занимают центральную часть, а сахарофосфатный остов лежит на периферии молекулы. В спирали цепочки антипараллельны, т.е. разнонаправлены.

Модель была предложена на основе работ Чаргофа, который, впервые выяснил, что количество пуринов в молекуле ДНК равно количеству пиримидинов. Уотсон и Крик предположили, что взаимодействуют только пурин с пиримидином, в таком случае расстояние между цепочками равно трем гетероциклам. Принципиальным отличием ДНК и РНК является то, что, как правило, в ДНК содержится дезоксирибоза, а в РНК рибоза, в ДНК содержится азотистые основания: тимин, аденин, гуанин, цитозин, а в РНК: аденин, цитозин, урацил, гуанин. ДНК, как правило, представлено двучепочечной молекулой, а РНК, как правило, одноцепочечной, исключения составляют вирусы.

ДНК – обеспечивает хранение, воспроизведение и начальные этапы реализации генетической информации, исключение вирусы.

РНК – участвует только в реализации генетической информации.

Хранение генетической информации основано на том, что в молекуле ДНК есть определенная нуклеотидная последовательность, которая называется геном. Гены отвечают за определенную структуру или функции в клетке, они несут информацию о структуре РНК, а так же информацию о связывании с определенными белковыми факторами.

Воспроизведение генетической информации основано на самоудвоении ДНК или репликации. В результате репликации образуется две дочерние молекулы ДНК

идентичные друг другу и материнской по генетической информации. Процесс проходит перед делением клетки.

Процесс реализации генетической информации, которая проходит на молекуле ДНК заключается в считывание определенной молекулы РНК. Этот процесс получил название биосинтез РНК или транскрипция. РНК участвует в процессе реализации генетической информации, т.к. входит в состав белоксинтезирующего аппарата клетки.

Выделяют три типа РНК:

Информационные РНК или **матричные РНК** - эта молекула несет информацию о первичной структуре полипептидной цепи. Кроме того, в молекуле есть участки, которые позволяют ей связываться с рибосомами.

Рибосомальные РНК связываются с белками, образуя рибонуклеопротеиновый комплекс или РНП. Образует субъединицу рибосом.

Транспортные РНК её функция заключается в том, что она переводит «язык» нуклеотидной последовательности на «язык» аминокислот. Кроме того, тРНК могут взаимодействовать с активным центром рибосом и связываться с аминокислотами. Кроме этих видов РНК существует **малая ядерная РНК**. Она локализована только в ядре клетки и связана с белками и выполняют функцию рибозимов.

Для РНК-содержащих вирусов характерно то, что хранение, воспроизведение и реализацию генетической информации выполняют молекулы РНК. С эволюционной точки зрения считается. Что первыми возникли молекулы РНК, а затем часть функций они передали молекулам ДНК. Молекулы ДНК стабильнее, потому что они представлены двуцепочечными молекулами, и их водородные связи спрятаны и, кроме того, дезоксирибонуклеотиды стабильнее рибонуклеотидов.

Биосинтез белка — одно из наиболее важных и характерных свойств живой клетки. Первичная структура белка, как уже отмечалось, предопределяется генетическим кодом, заложенным в молекуле ДНК, причем различные ее участки кодируют синтез разных белков.

Следовательно, одна молекула ДНК хранит информацию о структуре многих белков. Свойства белка зависят от последовательности расположения аминокислот в полипептидной цепи. В свою очередь чередование аминокислот определяется последовательностью нуклеотидов в ДНК. В иРНК каждой аминокислоте соответствует определенный триплет — группа, состоящая из трех нуклеотидов, называемая кодоном.

Биосинтез белка начинается в ядре со списывания информации о структуре белковой молекулы с ДНК на иРНК по принципу комплементарности. Данный процесс протекает как реакция матричного синтеза и называется **транскрипцией**. Образующаяся при этом иРНК поступает в цитоплазму, где на нее нанизываются рибосомы. Одновременно в цитоплазме с помощью ферментов активизируется тРНК, молекула тРНК напоминает по структуре лист клевера, на вершине которого находится триплет нуклеотидов, соответствующий по коду определенной аминокислоте (антикодон), а основание («черешок») служит местом присоединения этой аминокислоты. Транспортная РНК доставляет аминокислоты к рибосомам.

По принципу комплементарности антикодон связывается со своим кодоном, причем аминокислота располагается у активного центра рибосомы и с помощью ферментов соединяется с ранее поступившими аминокислотами. Затем тРНК освобождается от аминокислоты, а молекула иРНК продвигается вперед на один триплет, и процесс повторяется. Так постепенно наращивается белковая цепочка, в которой аминокислоты располагаются в строгом соответствии с локализацией кодирующих их триплетов в молекуле

иРНК. Синтез полипептидных цепей белков по матрице иРНК называется **трансляцией**.

В клетках растительных и животных организмов белки непрерывно обновляются. Интенсивность синтеза тех или иных специфических белков определяется активностью

соответствующих генов, с которых «считывается» иРНК. Следует отметить, что не все гены функционируют одновременно: активность проявляют лишь те, которые кодируют информацию о структуре белков, необходимых для жизнедеятельности организма в данный момент.

Биосинтез белка зависит также от активности ферментов, катализирующих процессы транскрипции и трансляции, от наличия свободной энергии в виде АТФ, аминокислот и других факторов.

Вопросы для самоконтроля

1. Нуклеотиды и нуклеозиды. Краткая характеристика.
2. Охарактеризуйте группы нуклеиновых кислот.
3. Биосинтез белка. Основные этапы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 6

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ И ПЛАСТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Метаболизм - совокупность всех химических реакций, протекающих в живом организме. Значение метаболизма состоит в создании необходимых организму веществ и обеспечении его энергией.

Выделяют две составные части метаболизма - катаболизм и анаболизм.

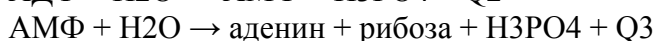
Катаболизм (или энергетический обмен, или диссимиляция) - совокупность химических реакций, приводящих к образованию простых веществ из более сложных (гидролиз полимеров до мономеров и расщепление последних до низкомолекулярных соединений углекислого газа, воды, аммиака и др. веществ). Катаболические реакции идут обычно с высвобождением энергии.

Анаболизм (или пластический обмен, или ассимиляция) - понятие, противоположное катаболизму - совокупность химических реакций синтеза сложных веществ из более простых (образование углеводов из углекислого газа и воды в процессе фотосинтеза, реакции матричного синтеза). Для протекания анаболических реакций требуются затраты энергии.

Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические) процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакций диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

АТФ и ее роль в метаболизме. Энергия, высвобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме высокоэнергетических соединений, как правило, в форме аденозинтрифосфата (АТФ).

АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) - мононуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты, соединяющихся между собой макроэргическими связями. В этих связях запасена энергия, которая высвобождается при их разрыве:



где АТФ - аденозинтрифосфорная кислота; АДФ - аденозиндифосфорная кислота; АМФ - аденозинмонофосфорная кислота; $\text{Q}_1 = \text{Q}_2 = 30,6 \text{ кДж}$; $\text{Q}_3 = 13,8 \text{ кДж}$.

Запас АТФ в клетке ограничен и пополняется благодаря процессу фосфорилирования. Фосфорилирование - присоединения остатка фосфорной кислоты к АДФ ($\text{АДФ} + \text{Ф} \rightarrow \text{АТФ}$). Энергия, накопленная в молекулах АТФ, используется организмом в анаболических реакциях (реакциях биосинтеза). Молекула АТФ является универсальным хранителем и переносчиком энергии для всех живых существ.

Энергетический обмен. Энергию, необходимую для жизнедеятельности, большинство организмов получают в результате процессов окисления органических веществ, то есть в результате катаболических реакций. Важнейшим соединением, выступающим в роли топлива, является глюкоза.

По отношению к свободному кислороду организмы делятся на три группы.

Аэробы (облигатные аэробы) - организмы, способные жить только в кислородной среде (животные, растения, некоторые бактерии и грибы).

Анаэробы (облигатные анаэробы) - организмы, неспособные жить в кислородной среде (некоторые бактерии).

Факультативные формы (факультативные анаэробы) - организмы, способные жить как в присутствии кислорода, так и без него (некоторые бактерии и грибы).

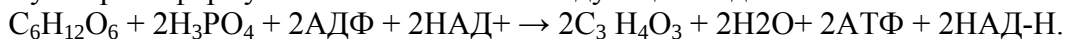
У облигатных аэробов и факультативных анаэробов в присутствии кислорода катаболизм протекает в три этапа: подготовительный, бескислородный и кислородный. В результате органические вещества распадаются до неорганических соединений. У облигатных анаэробов и факультативных анаэробов при недостатке кислорода катаболизм протекает в два первых этапа: подготовительный и бескислородный. В результате образуются промежуточные органические соединения еще богатые энергией. Этапы катаболизма:

1. Первый этап - подготовительный - заключается в ферментативном расщеплении сложных органических соединений на более простые. Белки расщепляются до аминокислот, жиры до глицерина и жирных кислот, полисахариды до моносахаридов, нуклеиновые кислоты до нуклеотидов. У многоклеточных организмов это происходит в желудочно-кишечном тракте, у одноклеточных - в лизосомах под действием гидролитических ферментов. Высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде теплоты. Образовавшиеся органические соединения либо подвергаются дальнейшему окислению, либо используются клеткой для синтеза собственных органических соединений.

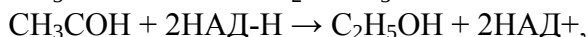
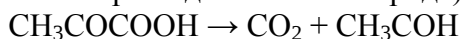
2. Второй этап - неполное окисление (бескислородный) - заключается в дальнейшем расщеплении органических веществ, осуществляется в цитоплазме клетки без участия кислорода.

Бескислородное, неполное окисление глюкозы называется гликолизом. В результате гликолиза одной молекулы глюкозы образуется по две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК, пируват) CH_3COCOON , АТФ и воды, а также атомы водорода, которые связываются молекулой-переносчиком НАД⁺ и запасаются в виде НАД-Н.

Суммарная формула гликолиза имеет следующий вид:



При отсутствии в среде кислорода продукты гликолиза (ПВК и НАД-Н) перерабатываются либо в этиловый спирт - спиртовое брожение (в клетках дрожжей и растений при недостатке кислорода)



либо в молочную кислоту - молочнокислое брожение (в клетках животных при недостатке кислорода)



При наличии в среде кислорода продукты гликолиза претерпевают дальнейшее расщепление до конечных продуктов.

3. Третий этап - полное окисление (дыхание) - заключается в окислении ПВК до углекислого газа и воды, осуществляется в митохондриях, при обязательном участии кислорода.

Он состоит из трех стадий:

А) образование ацетилкоэнзима А;

Б) окисление ацетилкоэнзима А в цикле Кребса;

В) окислительное фосфорилирование в электронотранспортной цепи.

А. На первой стадии ПВК переносится из цитоплазмы в митохондрии, где взаимодействует с ферментами матрикса и образует:

1) диоксид углерода, который выводится из клетки;

2) атомы водорода, которые молекулами-переносчиками доставляются к внутренней мембране митохондрии;

3) ацетилкофермент А (ацетил-КоА).

Б. На второй стадии происходит окисление ацетилкоэнзима А в цикле Кребса. Цикл Кребса (цикл трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты) - это цепь последовательных реакций, в ходе которых из одной молекулы ацетил-КоА

образуются: 1) две молекулы диоксид углерода, 2) молекула АТФ и 3) четыре пары атомов водорода, передаваемые на молекулы-переносчики - НАД и ФАД.

Таким образом, в результате гликолиза и цикла Кребса молекула глюкозы расщепляется до CO_2 , а высвободившаяся при этом энергия расходуется на синтез 4 АТФ и накапливается в 10НАД-Н и 4ФАД-Н₂.

В. На третьей стадии атомы водорода с НАД-Н и ФАД-Н₂ окисляются молекулярным кислородом O_2 с образованием воды. Один НАД-Н способен образовывать 3 АТФ, а один ФАД-Н₂ - 2 АТФ. Таким образом, выделяющаяся при этом энергия запасается в виде еще 34 АТФ.

Образование АТФ в митохондриях при участии кислорода называется окислительное фосфорилирование.

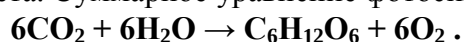
Таким образом, суммарное уравнение расщепления глюкозы в процессе клеточного дыхания имеет следующий вид:



Таким образом, в ходе гликолиза образуются 2 молекулы АТФ, в ходе клеточного дыхания - еще 36 АТФ, в целом при полном окислении глюкозы - 38 АТФ.

Пластический обмен, или ассимиляция,— это совокупность реакций синтеза, направленных на образование структурных частей клеток и тканей. К нему относятся биосинтез белка, фотосинтез, синтез жиров и углеводов.

Фотосинтез - синтез органических соединений из неорганических за счет энергии света. Суммарное уравнение фотосинтеза:



В процессе фотосинтеза различают световую и темновую фазы. При освещении растений энергия света преобразуется в энергию химических связей АТФ и НАДФ*Н. Энергия этих соединений легко освобождается и используется внутри клетки растения для разных целей, в первую очередь для синтеза $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ и иных органических соединений. Поэтому такую начальную стадию фотосинтеза называют световой фазой. **Световая фаза фотосинтеза** протекает только на свету в мембране тилакоидов граны. К ней относятся: поглощение хлорофиллом квантов света, фотолиз воды и образование молекулы АТФ.

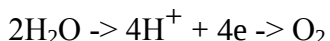
В составе хлоропластов содержатся две фотосистемы разного строения: фотосистема I и фотосистема II.

В фотосистеме I имеется реакционный центр - молекула хлорофилла в комплексе с особым белком. Этот комплекс поглощает красный свет длиной волны 700 нм. Под действием света электрон в этом реакционном центре переходит в возбужденное состояние, "перескакивая" на высокий энергетический уровень молекулы хлорофилла, и идя по цепи переносчиков электронов, электроны переносятся на НАДФ^+ , восстанавливая его в НАДФ*Н. В молекулах хлорофилла фотосистемы I остаются при этом "дыры", незаполненные места электронов, перешедших в НАДФ*Н. Эти "дыры" заполняются электронами, которые образуются в фотосистеме II.

В фотосистеме II также имеется реакционный центр - комплекс хлорофилла с белком, который поглощает свет с длиной волны 680 нм. Под действием света электрон хлорофилла в этом центре также переходит в возбужденное состояние и захватывается первым переносчиком длинной цепи, обозначаемым буквой Z. От этого акцептора электрон спускается по цепи переносчиков вниз и в конечном счете заполняет дыру, образовавшуюся в хлорофилле фотосистемы I. Но на этом пути энергия электронов опосредованно расходуется на "зарядку" универсального биологического аккумулятора: на фосфорилирование АДФ в богатую энергией АТФ. Таким образом, энергия света преобразуется и запасается в молекулах АТФ и расходуется далее на синтез углеводов, белков, нуклеиновых кислот и для иных жизненных процессов

растений, а через них и других живых организмов, населяющих нашу планету. Этой же цели (синтез углеводов) служит НАДФ*Н, образующийся в фотосистеме I.

Многочисленные исследования показали, что источником электронов в фотосистеме II является вода. Расщепление молекулы воды - фотолиз происходит благодаря энергии света. Катализирует этот процесс Mn - содержащий ферментный комплекс. При этом возникают электроны (e), протоны (h⁺) и в качестве побочного продукта кислород, который выделяется в атмосферу нашей планеты. Это тот O₂, которым мы дышим и который необходим всем аэробным организмам. Уравнение фотолиза выглядит так:



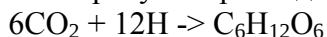
Таким образом, во время световой фазы фотосинтеза происходят три процесса: образование кислорода вследствие разложения воды, синтез АТФ и образование атомов водорода в форме НАДФ-Н₂. Кислород диффундирует в атмосферу, а АТФ и НАДФ-Н₂ участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза фотосинтеза протекает в матриксе хлоропласта как на свету, так и в темноте и представляет собой ряд последовательных преобразований CO₂, поступающего из воздуха.

В составе хлоропластов имеется фермент, который катализирует соединение молекулы CO₂ с производным пятиуглеродного сахара рибозы - рибулезодифосфатом при участии сложного фермента, который начинает превращение неорганического соединения CO₂ в органические соединения - углеводы. В результате присоединения одной молекулы CO₂ к углеродному рибулезодифосфату образуется шестиуглеродное промежуточное, коротко живущее соединение, которое вследствие гидролиза распадается на две трехуглеродные молекулы фосfogлицериновой кислоты.

Группа ферментов катализирует ступенчатое образование из двух таких трехуглеродных молекул одной молекулы шестиуглеродного сахара - фруктозо-6 фосфата, который далее превращается в глюкозу. В свою очередь, глюкоза может ферментативно полимеризоваться в клетках в крахмал, который служит энергетическим резервом. Глюкоза полимеризуется, образуя также молекулы опорных полисахаридов растений - целлюлозу.

1 молекула C₆H₁₂O₆ образуется из 6 молекул CO₂. При этом для синтеза молекулы гексозы требуется расходовать 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ*Н:



Фиксация CO₂ и включение углерода в углеводы носит циклический характер, так как часть промежуточных углеводов претерпевает процесс конденсации и перестроек до рибулезодифосфата - первичного акцептора CO₂, что обеспечивает непрерывную работу цикла.

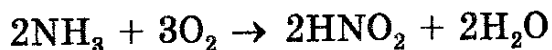
Впервые этот процесс подробно изучил американский биохимик М.Кальвин, в честь которого он и получил название - цикл Кальвина.

Значение фотосинтеза. Фотосинтез является основным источником биологической энергии, фотосинтезирующие автотрофы используют её для синтеза органических веществ из неорганических, гетеротрофы существуют за счёт энергии, запасённой автотрофами в виде химических связей. Фотосинтез является главным входом неорганического углерода в биологический цикл. Весь свободный кислород атмосферы — биогенного происхождения и является побочным продуктом фотосинтеза. Формирование окислительной атмосферы полностью изменило состояние земной поверхности, после образования озонового слоя позволило жизни существовать на суше.

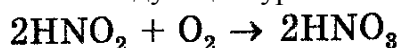
Хемосинтез (хемоавтотрофия) — это синтез органических веществ с помощью энергии, генерируемой окислением неорганических соединений, например, аммиака, оксида железа, сероводорода. К хемосинтезу способны только хемосинтезирующие

бактерии: нитрифицирующие, водородные, железобактерии, серобактерии и др. Они окисляют соединения азота, железа, серы и других элементов. Все хемосинтетики являются облигатными аэробами, так как используют кислород воздуха. Хемосинтез был открыт С. Н. Виноградским в 1889-1890 гг.

Нитрифицирующие бактерии являются обитателями почвы. Они получают энергию окислением аммиака, образующегося в почве в результате разложения белков (остатков животных и растений). Реакция окисления аммиака может быть описана следующим уравнением:

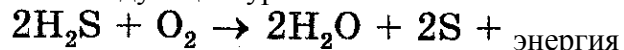


В этой реакции выделяется энергия в количестве 2 кДж. Образующаяся в ходе этой реакции азотистая кислота окисляется нитрифицирующими бактериями другого вида до азотной кислоты с выделением энергии в количестве 101 кДж. Эта реакция описывается следующим уравнением:

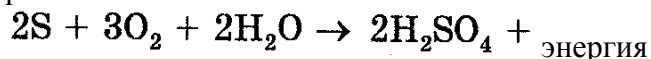


Энергия, освобождаемая в этих реакциях, используется для синтеза органических веществ.

Серобактерии получают энергию, окисляя сероводород. Этот процесс можно описать следующим уравнением:



Образующаяся в результате этой реакции свободная сера накапливается в цитоплазме серобактерий. Если недостает далее сероводорода, то происходит окисление свободной серы в бактериальной цитоплазме с дальнейшим освобождением энергии:



Высвобождающаяся в ходе реакций окисления энергия запасается бактериями в виде молекул АТФ и используется для синтеза органических соединений, который протекает сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза.

Вопросы для самоконтроля

1. Транскрипция.
2. Трансляция.
3. Световая фаза фотосинтеза.
4. Темновая фаза фотосинтеза.
5. Хемосинтез.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.

6. *Присный, А. В.* Общая биология: учебник. /А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. *Грин, Н.*, Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.

2. *Мамонтов, Е. Г.* Биология: учебное пособие. /Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ОНТОГЕНЕЗ КАК ПРОЦЕСС РЕАЛИЗАЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

7.1. Фенотип организма

Любой организм характеризуется наличием генотипа и фенотипа, что связано с двумя обстоятельствами, необходимыми для земной белково-нуклеиновой жизни.

Во-первых, существование живых форм возможно лишь в их взаимодействии со средой обитания — источником энергии и «строительных» (пластических) материалов.

Во-вторых, эволюционно отобранная видоспецифичная биологически целесообразная, то есть гарантирующая выживание и размножение, информация передается в ряду поколений. Это происходит в мире жизни обязательно, так как смена поколений — необходимое условие эволюции. Задача организации отношений со средой жизни в каждом поколении решается благодаря наличию фенотипа. Задача наработки новой, сохранения и передачи в ряду поколений видоспецифичной биологической (генетической) информации решается благодаря наличию генотипа.

Генотип эукариотического организма — это совокупность всех генов или, что в функционально-генетическом плане более точно, аллелей структурных (экспрессируемых, транскрибируемых и транслируемых, кодирующих аминокислотные последовательности полипептидов) генов, а также сайтов (нуклеотидных последовательностей) ДНК с другими функциями в диплоидном наборе хромосом.

Фенотип организма — совокупность признаков, свойств и качеств отдельно взятой особи конкретного биологического вида. Благодаря этим признакам, свойствам и качествам особь осуществляет необходимое для жизнедеятельности организмов данного вида взаимодействие со средой обитания.

В фенотипе биоинформация представлена в ее актуализированной, то есть участвующей в процессах жизнеобеспечения непосредственно форме — прежде всего в виде ферментов, транспортных, структурных и других функциональных разновидностей белков. Биоинформация, представленная в генотипе, в обеспечении процессов жизнедеятельности прямо не участвует. Перевод биоинформации из «потенциальной» в «действующую» форму связан с формированием на основе определенного генотипа соответствующего этому генотипу фенотипа. Этот процесс осуществляется при активном участии и модифицирующем влиянии среды в ее широком понимании.

7.2. Роль наследственности и среды в формировании фенотипа

Важная роль в развитии фенотипа принадлежит факторам среды. Наряду с факторами генотипической среды, о которых речь шла выше, свой вклад в оформление фенотипа вносят факторы внутренней среды и факторы внешней среды.

Все многообразие всего живого и его постоянное совершенствование были бы невозможны без изменчивости. Это связано с тем, что генотип последовательно реализуется в фенотип в ходе индивидуального развития организма и в определенных условиях среды обитания, факторы которой (колебания освещенности, температуры, влажности, условий питания, взаимоотношений с другими организмами и др.) часто оказывают определяющее значение на проявление и развитие того или иного признака и свойства. Поэтому организмы, имеющие одинаковые генотипы, могут заметно отличаться друг от друга по фенотипу. Приведем несколько примеров.

Если растения примулы, которые в обычных условиях имели красные цветки, перенести в оранжерею и содержать их там при температуре 30—35°C и высокой влажности, то через некоторое время все цветки у них оказываются белыми. Если эти же растения вновь поместить в обычные (комнатные) условия, то распустившиеся цветки будут красными.

Другим классическим примером, иллюстрирующим влияние внешней среды на проявление качественных признаков, служит изменение окраски шерсти у гималайского кролика. Обычно при 20°C у этого кролика шерсть белая, за исключением черных ушей, лап, хвоста и мордочки. При 30°C такие кролики вырастают полностью белыми. Если же у гималайского кролика сбрить шерсть на боку или спине и содержать его при температуре воздуха ниже +2°C, то вместо белой шерсти вырастет черная. Но если сбрить шерсть на ухе, то в обычных условиях там снова вырастет черная шерсть.

Эти наблюдения объясняют, почему гималайские кролики рождаются белыми, без участков черной шерсти: их эмбриональное развитие происходит в условиях высокой температуры.

Известно, что все признаки и свойства организма наследственно детерминированы, однако организмы наследуют не сами признаки и свойства, а лишь возможность их развития. Для проявления и развития признака необходимы соответствующие условия внешней среды.

Но даже в том случае, когда проявление и развитие того или иного признака происходит, степень его выраженности бывает разной в зависимости от условий внешней среды: при одних она усиливается, при других ослабляется. Пределы этих изменений определены возможностями, заложенными в генотипе.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма, начинается с момента образования зиготы и заканчивается смертью организма. У многоклеточных животных, размножающихся половым способом, онтогенез подразделяется на эмбриогенез (от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек) и постэмбриональное развитие (от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма).

Эмбриогенез. Эмбриональный период состоит из ряда стадий: дробление (бластуляция), гастрюляция, нейруляция и органогенез.

Дробление (бластуляция) – ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых огромный объем цитоплазмы яйца разделяется на многочисленные, содержащие ядра клетки меньшего размера. Зародыш, состоящий из группы клеток и напоминающий туговую ягоду, называется морулой. Клетки, которые образуются в результате дробления, называют *бластомерами*.

Отличительной особенностью дробления от обычного деления является то, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Таким образом, количество бластомеров постепенно увеличивается, а их общий объем практически не изменяется. Цитоплазма клеток при дроблении делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (борозды дробления).

Характер дробления определяется, прежде всего, строением яйцеклетки, главным образом, количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме. В этой связи по способу дробления выделяют два основных типа яиц: полностью дробящиеся; дробящиеся частично. Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры. Оно может быть: равномерным, при котором все образовавшиеся бластомеры имеют одинаковые размеры и форму (характерно для алецитальных и изолецитальных яйцеклеток) и неравномерным, при котором образуются неравные по размерам бластомеры (свойственно телолецитальным яйцеклеткам с умеренным содержанием желтка; мелкие бластомеры возникают у анимального полюса, крупные – в области вегетативного полюса зародыша).

Дробление у представителей разных групп животных имеет свои особенности, однако завершается оно образованием близкой по строению структуры – бластулы.

Бластула – однослойный зародыш. Она состоит из одного или нескольких слоев клеток – бластодермы, ограничивающих полость – бластоцель. Бластула формируется начиная с ранних этапов дробления, благодаря расхождению бластомеров. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью.

Гастрюляция. Гастроула. После того как сформировалась бластула, начинается следующий этап эмбриогенеза – гастрюляция (образование зародышевых листков). Для гастрюляции характерны интенсивные перемещения отдельных клеток и клеточных масс. В результате гастрюляции образуется двухслойный, а затем трехслойный зародыш (у большинства животных) – гастроула. Первоначально образуются наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма). Позже между экто- и энтодермой закладывается третий зародышевый листок – мезодерма. Зародышевые листки – отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам и системам органов. Зародышевые листки возникают не только в результате перемещения клеточных масс, но и в результате дифференциации сходных между собой сравнительно однородных клеток бластулы. В зависимости от типа бластулы и от особенностей перемещения клеток, различают следующие основные способы образования двухслойного зародыша, или способы гастрюляции: инвагинация, иммиграция, деламинация, эпиболия.

Инвагинация. При данном способе один из участков бластодермы начинает впячиваться внутрь бластоцеля (у ланцетника). При этом бластоцель практически полностью вытесняется. Образуется двухслойный мешок, наружная стенка которого является первичной эктодермой, а внутренняя – первичной энтодермой, выстилающей полость первичной кишки, или гастроцель. Отверстие, при помощи которого полость сообщается с окружающей средой, называется бластопором, или первичным ртом. **Иммиграция** – «выселение» части клеток бластодермы в полость бластоцеля (высшие позвоночные). Из этих клеток образуется энтодерма.

Деламинация встречается у животных, имеющих бластулу без бластоцеля (птицы). При таком способе гастрюляции клеточные перемещения минимальны или совсем отсутствуют, так как происходит расслоение – наружные клетки бластулы преобразуются в эктодерму, а внутренние формируют энтодерму.

Эпиболия происходит, когда более мелкие бластомеры анимального полюса дробятся быстрее и образуют более крупные бластомеры вегетативного полюса, образуя эктодерму (земноводные). Клетки вегетативного полюса дают начало внутреннему зародышевому листку – энтодерме.

Чаще всего клеточный материал мезодермы входит в состав энтодермы. Он впячивается в бластоцель в виде карманообразных выростов, которые затем отшнуровываются. При образовании мезодермы происходит образование вторичной полости тела, или целома.

Нейруляция и органогенез. Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют органогенезом. В органогенезе можно выделить две фазы: нейруляция – и построение остальных органов, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы).

Сначала на спинной стороне зародыша в области нейроэктодермы происходит уплощение клеточного пласта, что приводит к образованию нервной пластинки. Затем края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются, образуя нервные валики. В центре пластинки за счет перемещения клеток по средней линии возникает нервный желобок, разделяющий зародыш на будущие правую и левую половины. Нервная пластинка начинает складываться по средней линии. Края ее соприкасаются, а затем смыкаются. В результате этих процессов возникает нервная трубка с полостью –

невроцелем. Передний, расширенный отдел в дальнейшем образует головной мозг, остальная часть нервной трубки – спинной. В результате нервная пластинка превращается в нервную трубку, лежащую под эктодермой.

В ходе нейруляции часть клеток нервной пластинки не входит в состав нервной трубки. Они образуют ганглиозную пластинку, или нервный гребень – скопление клеток вдоль нервной трубки. Позднее эти клетки мигрируют по всему зародышу, образуя клетки нервных узлов, мозгового вещества надпочечников, пигментные клетки и т.п. Зародыш на стадии нейруляции называется нейрулой.

Из материала эктодермы, помимо нервной трубки, развиваются: эпидермис и его производные (перо, волосы, ногти, когти, кожные железы), компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов. Практически одновременно с образованием нервной трубки происходят процессы закладки мезодермы и хорды. Вначале из боковых участков крыши первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы, или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отщипывается от основной массы энтодермы, превращаясь в хорду. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отщипываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно-расположенных замкнутых мешков, называемых также целомическими мешками. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или целом).

Из мезодермы развиваются: все виды соединительной ткани, дерма, скелет, поперечно-полосатая и гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая системы, половая система.

Из материала энтодермы развиваются: эпителий кишечника и желудка, клетки печени, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, секретирующие отделы передней и средней доли гипофиза, щитовидной и парашитовидной желез.

По теории зародышевых листков Карла Бэра, возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка – экто-, мезо- или энтодермы. Некоторые органы могут иметь смешанное происхождение, то есть они образованы при участии сразу несколько зародышевых листков. Например, мускулатура пищеварительного тракта является производным мезодермы, а его внутренняя выстилка – производное энтодермы. Однако, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками. Он располагается над зачатком хорды. Взаимодействие этих зачатков является одним из наиболее важных во всем развитии.

Постэмбриональный период развития начинается в момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до его смерти. Постэмбриональное развитие включает в себя: рост организма; установление окончательных пропорций тела; переход систем органов на режим взрослого организма (в частности, половое созревание).

Различают два основных типа постэмбрионального развития: прямое и с превращением. При прямом развитии из тела матери или яйцевых оболочек выходит особь, отличающаяся от взрослого организма только меньшим размером (птицы, млекопитающие). Различают: неличиночный (яйцекладный) тип, при котором зародыш развивается внутри яйца (рыбы, птицы); внутриутробный тип, при котором зародыш развивается внутри организма матери и связан с ним через плаценту (плацентарные млекопитающие).

При развитии с превращением (метаморфозом) из яйца выходит личинка, устроенная проще взрослого животного (иногда сильно отличающаяся от него); как

правило, она имеет специальные личиночные органы, часто ведет иной образ жизни, чем взрослое животное (насекомые, клещи, амфибии).

Вопросы для самоконтроля

1. Дробление.
2. Типы гастрюляции.
3. Нейруляция.
5. Понятие фенотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 8

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД И ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ, ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ

8.1. Законы Менделя

Наследование – это процесс передачи генетической информации в ряду поколений.

Наследуемые признаки могут быть качественными (моногенными) и количественными (полигенными). Качественные признаки представлены в популяции, как правило, небольшим числом взаимоисключающих вариантов. Например, желтый или зеленый цвет семян гороха, серый или черный цвет тела у мух дрозофил, светлый или темный цвет глаз у человека, нормальная свертываемость крови или гемофилия. Качественные признаки наследуются по законам Менделя (менделирующие признаки).

Количественные признаки представлены в популяции множеством альтернативных вариантов. К количественным относятся такие признаки, как рост, пигментация кожи, умственные способности у человека, яйценоскость у кур, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы и т.д. Наследование полигенных признаков в целом не подчиняется законам Менделя.

В зависимости от локализации гена в хромосоме и взаимодействия аллельных генов различают несколько вариантов моногенного наследования признаков.

1. Аутосомный тип наследования. Различают доминантный, рецессивный и кодоминантный аутосомный тип наследования.

2. Сцепленный с половыми хромосомами (с полом) тип наследования. Различают Х-сцепленное (доминантное либо рецессивное) наследование и Y-сцепленное наследование.

Мендель изучал наследование цвета семян гороха, скрещивая растения с желтыми и зелеными семенами, и сформулировал на основе своих наблюдений закономерности, названные впоследствии в его честь.

Первый закон Менделя

Закон единообразия гибридов первого поколения, или закон доминирования. Согласно этому закону, при моногибридном скрещивании гомозиготных по альтернативным признакам особей потомство первого гибридного поколения единообразно по генотипу и фенотипу.

Второй закон Менделя

Закон расщепления. Он гласит: после скрещивания потомков F1 двух гомозиготных родителей в поколении F2 наблюдалось расщепление потомства по фенотипу в отношении 3: 1 в случае полного доминирования и 1: 2: 1 при неполном доминировании.

Применяемые Менделем приемы легли в основу нового метода изучения наследования – гибридологического.

Гибридологический анализ – это постановка системы скрещиваний, позволяющих выявить закономерности наследования признаков.

Условия проведения гибридологического анализа:

- 1) родительские особи должны быть одного вида и размножаться половым способом (иначе скрещивание просто невозможно);
- 2) родительские особи должны быть гомозиготными по изучаемым признакам;
- 3) родительские особи должны различаться по изучаемым признакам;
- 4) родительские особи скрещивают между собой один раз для получения гибридов первого поколения F1, которые затем скрещивают между собой для получения гибридов второго поколения F2;

5) необходимо проведение строгого учета числа особей первого и второго поколения, имеющих изучаемый признак.

2. Ди- и полигибридное скрещивание. Независимое наследование

Дигибридное скрещивание – это скрещивание родительских особей, различающихся по двум парам альтернативных признаков и, соответственно, по двум парам аллельных генов.

Полигибридное скрещивание – это скрещивание особей, различающихся по нескольким парам альтернативных признаков и, соответственно, по нескольким парам аллельных генов.

Георг Мендель скрещивал растения гороха, отличающиеся по окраске семян (желтые и зеленые) и по характеру поверхности семян (гладкие и морщинистые). Скрещивая чистые линии гороха с желтыми гладкими семенами с чистыми линиями, имеющими зеленые морщинистые семена, он получил гибриды первого поколения с желтыми гладкими семенами (доминантные признаки). Затем Мендель скрестил гибриды первого поколения между собой и получил четыре фенотипических класса в соотношении 9: 3: 3: 1, т. е. в результате во втором поколении появилось два новых сочетания признаков: желтые морщинистые и зеленые гладкие. Для каждой пары признаков отмечалось отношение 3: 1, характерное для моногибридного скрещивания: во втором поколении получилось $\frac{3}{4}$ гладких и $\frac{1}{4}$ морщинистых семян и $\frac{3}{4}$ желтых и $\frac{1}{4}$ зеленых семян. Следовательно, две пары признаков объединяются у гибридов первого поколения, а затем разделяются и становятся независимыми друг от друга.

Третий закон Менделя

Закон о независимом наследовании: расщепление по каждой паре признаков идет независимо от других пар признаков. В чистом виде этот закон справедлив только для генов, локализованных в разных хромосомах, и частично соблюдается для генов, расположенных в одной хромосоме, но на значительном расстоянии друг от друга.

Успеху исследований Менделя способствовали следующие условия:

1. Удачный выбор объекта исследования – гороха. Когда Менделю предложили повторить свои наблюдения на ястре-бинке, этом вездесущем сорняке, он не смог этого сделать.

2. Проведение анализа наследования отдельных пар признаков в потомстве скрещиваемых растений, отличающихся по одной, двум или трем парам альтернативных признаков. Велся учет отдельно по каждой паре этих признаков после каждого скрещивания.

3. Мендель не только зафиксировал полученные результаты, но и провел их математический анализ.

Мендель сформулировал также закон чистоты гамет, согласно которому гамета чиста от второго аллельного гена (альтернативного признака), т. е. ген дискретен и не смешивается с другими генами.

При моногибридном скрещивании в случае полного доминирования у гетерозиготных гибридов первого поколения проявляется только доминантный аллель, однако рецессивный аллель не теряется и не смешивается с доминантным. Среди гибридов второго поколения и рецессивный, и доминантный аллель может проявиться в своем – чистом – виде, т.е. в гомозиготном состоянии. В итоге гаметы, образуемые такой гетерозиготой, являются чистыми, т.е. гамета А не содержит ничего от аллели а, гамета а – чиста от А.

На клеточном уровне основой дискретности аллелей является их локализация в разных хромосомах каждой гомологичной пары, а дискретности генов – их расположение в разных локусах хромосом.

Взаимодействия аллельных генов

При взаимодействии аллельных генов возможны разные варианты проявления признака. Если аллели находятся в гомозиготном состоянии, то развивается

соответствующий аллелю вариант признака. В случае гетерозиготности развитие признака будет зависеть от конкретного вида взаимодействия аллельных генов.

Полное доминирование

Это такой вид взаимодействия аллельных генов, при котором проявление одного из аллелей (А) не зависит от наличия в генотипе особи другого аллеля (А1) и гетерозиготы АА1 фенотипически не отличаются от гомозигот по данному аллелю (АА).

В гетерозиготном генотипе АА1 аллель А является доминантным. Присутствие аллеля А1 никак фенотипически не проявляется, поэтому он выступает как рецессивный.

Неполное доминирование

Отмечается в случаях, когда фенотип гетерозигот СС1 отличается от фенотипа гомозигот СС и С1С1 промежуточной степенью проявления признака, т.е. аллель, отвечающий за формирование нормального признака, находясь в двойной дозе у гомозиготы СС, проявляется сильнее, чем в одинарной дозе у гетерозиготы СС1. Возможные при этом генотипы различаются экспрессивностью, т.е. степенью выраженности признака.

Вопросы для самоконтроля

1. Сформулируйте 1-й закон Менделя.
2. Сформулируйте 2-й закон Менделя.
3. Сформулируйте 3-й закон Менделя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 9

ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТЕОРИИ Ч. ДАРВИНА

9.1. Эволюционная теория

Теория эволюции (эволюционное учение) - наука, изучающая историческое развитие жизни: причины, закономерности и механизмы. Различают микро- и макроэволюцию. Микроэволюция - эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов.

Макроэволюция - эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В их основе лежат одинаковые принципы и механизмы.

Карл Линней верил в сотворение природы богом; предложил систему растений и животных и ввел систему двойного наименования; допускал возможность возникновения видов путем скрещивания или под влиянием условий среды.

Жан-Батист Ламарк изложил эволюционные идеи; движущей силой эволюции считал стремление к совершенству; утверждал наследование приобретенных признаков.

Чарльз Дарвин создал эволюционную теорию, основанную на понятиях борьбы за существование и естественного отбора.

Учение Дарвина сводится к следующему:

1. Каждая особь того или иного вида обладает индивидуальностью (изменчивость);
2. Черты индивидуальности (хотя и не все) могут передаваться по наследству (наследственность);
3. Особи производят большее количество потомков, чем доживает до половой зрелости и начала размножения, то есть в природе существует борьба за существование;
4. Преимущество в борьбе за существование остается за наиболее приспособленными особями, которые имеют больше шансов оставить после себя потомство (естественный отбор);

Факторами эволюции по Ч. Дарвину являются: наследственность, изменчивость, борьба за существование, естественный отбор.

Наследственность - способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функции, развития).

Изменчивость - способность организмов приобретать новые признаки.

Борьба за существование - весь комплекс взаимоотношений организмов с условиями окружающей среды: с неживой природой (абиотическими факторами) и с другими организмами (биотическими факторами).

Борьба за существование не является «борьбой» в прямом смысле слова, фактически это стратегия выживания и способ существования организма.

Различают внутривидовую борьбу, межвидовую борьбу и борьбу с неблагоприятными абиотическими факторами окружающей среды. Внутривидовая борьба - борьба между особями одной популяции. Всегда идет очень напряженно, так как особи одного вида нуждаются в одних и тех же ресурсах. Межвидовая борьба - борьба между особями популяций разных видов. Идет, когда виды конкурируют за одни и те же ресурсы, либо когда они связаны отношениями типа «хищник-жертва». Борьба с неблагоприятными абиотическими факторами среды особенно проявляется при ухудшении условий среды; усиливает внутривидовую борьбу.

В борьбе за существование выявляются наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи. Борьба за существование ведет к естественному отбору.

Естественный отбор - процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.

В настоящее время наиболее общепризнанной является синтетическая теория эволюции (СТЭ).

Возникновение приспособлений. Каждое приспособление вырабатывается на основе наследственной изменчивости в процессе борьбы за существование и отбора в ряду поколений. Приспособленность организмов к среде не абсолютна, а относительна, так как условия среды обитания могут изменяться. Доказательством этого служат многие факты. Например, рыбы прекрасно приспособлены к водной среде обитания, но все эти адаптации совершенно непригодны для других сред обитания.

Микроэволюция. Вид и популяции. Вид - совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область - ареал.

Население вида, как правило, распадается на относительно изолированные группы особей - популяции. Популяция - совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида.

Главный фактор, определяющий единство популяции и ее относительную обособленность, - свободное скрещивание особей. Внутри популяции каждый организм одного пола имеет равную вероятность на образование брачной пары с любым организмом другого пола. Степень свободного скрещивания особей внутри популяции гораздо выше, чем между особями соседних популяций.

Популяция является структурной единицей вида и единицей эволюции. Эволюционируют не отдельные особи, а группы особей, объединенные в популяции. Эволюционные процессы в популяции происходят в результате изменения частот аллелей (генов) и генотипов.

Генетика популяций. Генетическая структура популяции - соотношение в популяции различных генотипов и аллелей. Совокупность генов всех особей популяции называют генофондом. Генофонд характеризуют частоты аллелей и генотипов. Частота аллеля - это его доля во всей совокупности аллелей данного гена. Сумма частот всех аллелей равна единице:

$$p + q = 1,$$

где p - доля доминантного аллеля (A); q - доля рецессивного аллеля (a).

Зная частоты аллелей, можно вычислить частоты генотипов в популяции:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p и q - частоты доминантного и рецессивного аллелей соответственно, p^2 - частота гомозиготного доминантного генотипа (AA), $2pq$ - частота гетерозиготного доминантного генотипа (Aa), q^2 - частота гомозиготного рецессивного генотипа (aa).

Закон Харди-Вайнберга: относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение. Закон Харди-Вайнберга справедлив, если соблюдаются следующие условия:

- 1) популяция велика;
- 2) в популяции осуществляется свободное скрещивание;
- 3) отсутствует отбор;
- 4) не возникает новых мутаций;
- 5) нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

Очевидно, что популяций, удовлетворяющих этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует. На популяции всегда действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Длительное и

направленное изменение генотипического состава популяции, ее генофонда получило название элементарного эволюционного процесса.

Элементарный эволюционный процесс - изменение частот аллелей и генотипов в популяции. Элементарные факторы эволюции - факторы, изменяющие частоту аллелей и генотипов в популяции (генетическую структуру популяции). Выделяют несколько основных элементарных факторов эволюции: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, отбор.

Мутационная и комбинативная изменчивость. Мутационный процесс приводит к возникновению новых аллелей (или генов) и их сочетаний в результате мутаций. В результате мутации возможен переход гена из одного аллельного состояния в другое ($A \rightarrow a$) или изменение гена вообще ($A \rightarrow C$). Мутационный процесс, в силу случайности мутаций, не обладает направленностью и без участия других факторов эволюции не может направлять изменение природной популяции. Он лишь поставляет элементарный эволюционный материал для естественного отбора.

Комбинативная изменчивость возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов, унаследованных от родителей. Источниками комбинативной изменчивости являются: перекрест хромосом (рекомбинация), случайное расхождение гомологичных хромосом в мейозе, случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Популяционные волны (волны жизни) - периодические и непериодические колебания численности популяции, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Причинами популяционных волн могут быть: периодические изменения экологических факторов среды (сезонные колебания температуры, влажности и т.д.), непериодические изменения (природные катастрофы), заселение видом новых территорий (сопровождается резкой вспышкой численности).

В качестве эволюционного фактора популяционные волны выступают в малочисленных популяциях, где возможно проявление дрейфа генов. Дрейф генов - случайное ненаправленное изменение частот аллелей и генотипов в популяциях. В малых популяциях действие случайных процессов приводит к заметным последствиям. Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической конституции могут оставить или не оставить потомство, вследствие этого частоты некоторых аллелей могут резко меняться за одно или несколько поколений. Так, при резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов, пожара и т.д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Если в дальнейшем численность восстановится за счет этих особей, то это приведет к случайному изменению частот аллелей в генофонде популяции.

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных факторов, препятствующих свободному скрещиванию. Между образовавшимися популяциями прекращается обмен генетической информацией, в результате чего начальные различия генофондов этих популяций увеличиваются и закрепляются. Изолированные популяции могут подвергаться различным эволюционным изменениям, постепенно превращаться в разные виды.

Различают пространственную и биологическую изоляцию. Пространственная (географическая) изоляция связана с географическими препятствиями (водные преграды, горы, пустыни и др.). Биологическая изоляция обусловлена невозможностью спаривания и оплодотворения (в связи с изменением сроков размножения, строения или других факторов, препятствующих скрещиванию), гибелью зигот (вследствие биохимических различий гамет), стерильностью потомства (в результате нарушения конъюгации хромосом при гаметогенезе).

Эволюционное значение изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

Естественный отбор - процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными для популяции свойствами. Отбор действует в популяциях, его объектами являются фенотипы отдельных особей. Однако отбор по фенотипам является отбором генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а гены. В результате в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определенным свойством или качеством. Таким образом, естественный отбор - это процесс дифференциального (выборочного) воспроизводства генотипов.

Различают три основные формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий и разрывающий.

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к меньшей изменчивости средней величины признака. Действует при относительно постоянных условиях окружающей среды, то есть пока сохраняются условия, повлекшие образование того или иного признака или свойства. Например, сохранение у насекомоопыляемых растений размеров и формы цветка, так как цветки должны соответствовать размерам тела насекомого-опылителя.

Движущий отбор направлен на сохранение мутаций, изменяющих среднюю величину признака. Возникает при изменении условий окружающей среды. Особи популяции имеют некоторые отличия по генотипу и фенотипу, и при длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от средней нормы. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования. Например, возникновение у насекомых и грызунов устойчивости к ядохимикатам, у микроорганизмов - к антибиотикам.

Разрывающий (дизруптивный) отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к наибольшему отклонению от средней величины признака. Разрывающий отбор проявляется в том случае, если условия среды изменяются так, что преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от средней нормы. В результате разрывающего отбора формируется полиморфизм популяции, то есть наличие нескольких, различающихся по какому-либо признаку групп. Например, при частых сильных ветрах на океанических островах сохраняются насекомые либо с хорошо развитыми крыльями, либо с рудиментарными.

Видообразование. Между особями разных популяций внутри вида возможен процесс скрещивания и образования плодовитого потомства. Однако в результате изоляции популяций скрещивание между ними прекращается, обмена наследственной информацией не происходит, и популяции становятся самостоятельными генетическими системами. В ходе видообразования осуществляются в основном два процесса: возникновение адаптаций в ответ на изменение условий среды и обособление на основе изоляции новых видов. Различают два основных пути видообразования: аллопатрическое и симпатрическое.

Аллопатрическое (географическое) видообразование связано с пространственной изоляцией популяций. Пространственная изоляция происходит либо в результате миграции группы особей за пределы ареала исходного вида, либо при расчленении ареала какими-либо преградами (реками, горами и т.п.). В обоих случаях происходит нарушение панмиксии (свободного скрещивания) между группами и разобщение генофондов. С течением времени различия между популяциями увеличиваются и они превращаются в самостоятельные виды.

Симпатрическое видообразование связано с биологической изоляцией популяций. Оно осуществляется в пределах ареала исходного вида из популяций с перекрывающимися или совпадающими ареалами. Можно выделить несколько способов симпатрического видообразования: путем полиплоидии (в роде табака

исходное число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами); путем гибридизации с последующим удвоением хромосом (межвидовые гибриды растений, например, рябино-кизильник, некоторые виды малины и др.); путем сезонной изоляции (форель оз. Севан по срокам размножения образует озимую и яровую расы).

Вопросы для самоконтроля

1. Факторы эволюции по Ч. Дарвину.
2. Закон Харди-Вайнберга.
3. Элементарные факторы эволюции.
4. Формы естественного отбора.
5. Формы видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

ЛЕКЦИЯ 10

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ И ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ

Макроэволюция - эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В ее основе лежат те же эволюционные факторы, что и в основе микроэволюции. Важными процессами макроэволюции являются дивергенция и конвергенция.

Дивергенция - расхождение признаков в ходе эволюции у родственных групп, развивающихся в разнородных условиях. Она приводит к разделению вида на популяции, род на виды, семейство на роды и т.д. Дивергенция увеличивает разнообразие форм жизни. В результате дивергенции формируются гомологичные органы. Гомологичными называют органы, имеющие единое происхождение независимо от выполняемых функций (конечности позвоночных, видоизменения корня, стебля и листьев у растений).

Конвергенция - схождение признаков в ходе эволюции у неродственных групп, развивающихся в схожих условиях. Например, акулы, ихтиозавры и дельфины имеют внешнее сходство, но принадлежат к разным систематическим группам: рыбам, пресмыкающимся и млекопитающим соответственно. В результате конвергенции образуются аналогичные органы. Аналогичными называются органы, выполняющие одинаковые функции и имеющие внешнее сходство, но различные по происхождению (жабры рака и рыбы, крыло птицы и бабочки, роющие конечности крота и медведки).

Главные направления эволюции

Отечественные ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен установили главные направления эволюции (биологический прогресс и биологический регресс) и главные пути эволюции (ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации). Ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации относят к биологическому прогрессу.

Биологический прогресс - увеличение численности особей данной систематической группы, расширение ареала, расширение видового разнообразия внутри группы (популяций и подвидов внутри вида, видов в роде и т.п.). Биологический прогресс означает победу вида или другой систематической группы в борьбе за существование. Биологический прогресс является следствием хорошей приспособленности организмов к условиям окружающей среды. В настоящее время прогрессируют многие группы насекомых, костистых рыб, цветковых растений и др.

Биологический регресс - уменьшение численности особей данной систематической группы, сужение ареала, сокращение видового разнообразия внутри группы, биологический регресс означает отставание вида или другой систематической группы в темпах эволюции от скорости изменений условий окружающей среды. Биологический регресс может привести к вымиранию группы. Исчезли древовидные плауны и хвощи, древние папоротники, большинство древних земноводных и пресмыкающихся. Регрессирующим является род выхухолей, семейство гинкговых и др.

Деятельность человека является мощным фактором биологического прогресса одних видов (одомашненных животных, культурных растений, сорняков, вредителей и паразитов, болезнетворных микробов), и биологического регресса других видов (сокращается численность и сужается ареал соболя, на грани вымирания находится уссурийский тигр). Причина их вымирания заключается в том, что под влиянием хозяйственной деятельности человека среда обитания живых существ изменяется значительно быстрее, чем формируются приспособления.

Главные пути эволюции. Существуют три основных пути биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация и общая дегенерация.

Ароморфозы (арогенез) - крупные эволюционные изменения, ведущие к подъему уровня биологической организации, увеличению интенсивности процессов жизнедеятельности. Ароморфоз не является узким приспособлением к конкретным условиям среды. Это развитие у группы организмов принципиально новых признаков и свойств, позволяющих ей перейти в другую адаптивную зону. Примеры ароморфозов: появление автотрофного питания, аэробного дыхания, эукариотических клеток, полового размножения и т.д.

Идиоадаптации (аллогенез) - мелкие эволюционные изменения, приспособления к определенным условиям среды обитания без подъема уровня биологической организации. Например, возникновение цветка является ароморфозом, количество лепестков и их окраска — идиоадаптации. Идиоадаптации к узким, ограниченным условиям среды приводят к специализации группы (термофильные бактерии, живущие в горячих источниках; специализация некоторых растений к определенным опылителям и др.).

Общая дегенерация (катагенез) - эволюционные изменения, ведущие к упрощению организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования. Дегенерации, как правило, происходят при переходе к сидячему или паразитическому образу жизни, когда органы, потерявшие биологическое значение, исчезают (у ленточных червей утрачены некоторые органы чувств, пищеварительная система; у повилики - атрофия корней и листьев). В процессе филогенеза происходит смена одного пути эволюции другим. Новые, более высокоорганизованные группы живых организмов возникают путем ароморфоза и при этом часто переходят в новую среду обитания (выход животных на сушу). Далее эволюция продолжается путем идиоадаптации, иногда дегенерации. Ароморфозы происходят значительно реже, чем идиоадаптации.

Доказательства эволюции органического мира:

1. Сравнительно-анатомические. Данные сравнительной анатомии, такие как гомологичные органы, рудименты и атавизмы, переходные формы, нередко, позволяют воссоздать историю происхождения видов, установить степень родства между организмами.

2. Эмбриологические. К эмбриологическим доказательствам единства органического мира относятся: сходство гаметогенеза, наличие в развитии одноклеточной стадии - зиготы, сходство зародышей на ранних этапах развития, связь между онтогенезом и филогенезом. Зародыши организмов многих систематических групп сходны между собой, причем, чем ближе организмы, тем до более поздней стадии развития зародыша сохраняется это сходство. На основе этих наблюдений Э. Геккель и Ф. Мюллер сформулировали биогенетический закон — каждая особь на ранних стадиях онтогенеза повторяет некоторые основные черты строения своих предков. Онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое повторение филогенеза (эволюционного развития).

3. Палеонтологические. К палеонтологическим доказательствам эволюции относятся ископаемые переходные формы или установленные филогенетические ряды между многими систематическими группами. Переходные формы, зверозубые рептилии (переходная форма между пресмыкающимися и млекопитающими), археоптерикс (переходная форма между пресмыкающимися и птицами). Филогенетические ряды - последовательность предков (например, обнаружены останки эволюционного ряда лошади).

Вопросы для самоконтроля

1. Основные процессы макроэволюции.
2. Главные пути эволюции.

3. Доказательства эволюции органического мира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Лысов, П. К. Биология с основами экологии. Учебник. / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
4. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А. Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
5. Пехов, А. П. Биология с основами экологии. Учебник. / А. П. Пехов. – СПб.: Лань, 2011. – 688 с.
6. Присный, А. В. Общая биология: учебник. / А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.

Дополнительная

1. Грин, Н., Биология. Т 1-3. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993.
2. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. / Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Биология: в 2-х к.: учебник. кн. 1. Жизнь, ген, клетка, онтогенез, человек / В. Н. Ярыгин, В. И. Васильева, И. Н. Волков. – М.: Высшая школа, 2008. – 431 с.
2. Биология. / под ред. Н. В. Чебышева. – М.: МИА, 2016. – 640 с.
3. Будыко, М.И. Глобальная экология / М. И. Будыко – М.: Мысль, 1977. – 327 с.
4. Вальтер, Г. Растительность земного шара. / Г. Вальтер. - М.: Прогресс, 1974 - 1975. 423 и 428 с.
5. Вахненко, Д.В., Биология с основами экологии. Учебник для вузов / Д.В. Вахненко, Т.С. Гарнизоненко, С.И. Колесников. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2008. – 448 с.
6. Вернадский, В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. /В. И. Вернадский - М.: Наука, 1965. 374 с.
7. Вернадский, В.И. Избранные сочинения / В. И. Вернадский, Т. V. – М.: АН СССР, 1960. – 422 с.
8. Вермель, Е.М. История учения о клетке / Е. М. Вермель - М.: Наука, 1970. - 259 с.
9. Войткевич, Г.В. Основы учения о биосфере. Учебное пособие для студентов вузов / Г.В. Войткевич, В.А. Вранский. - Ростов-на-Дону, Издательство «Феникс», 1996.- 480 с.
10. Вронский, В. А. Живое вещество планеты: биомасса суши // Биология в школе. 1989 а. № 5. С. 5 - 10.
11. Дедю, И.И. Экологический энциклопедический словарь / Дедю, И.И. – Кишинев: МСЭ, 1990. – 408 с.
12. Джеральд, М. Молекулярная биология клетки / М. Джеральд - М.: Издательство Бином, 2006. - 256 с.
13. Дювиньо, П., Тант, М. Биосфера и место в ней человека / П. Дювиньо, М. Тант – М.: Прогресс, 1968. – 254 с.
14. Долговых, С.В. Курс лекций по биологии с основами экологии/ С.В. Долговых – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2009.
15. Ерёмченко, О.З. Учение о биосфере/О.З. Еремченко.- М.: Академия, 2006.
16. Заварзин, А.А. Основы общей цитологии: Учебное пособие / А. А. Заварзин, А. Д. Харазова - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. - 240 с.
17. Николайкин, Н.И. и др. Экология / Николайкин, Н.И. и др. – М.: Дрофа, 2006. – 622 с.
18. Никитин, А. Ф. Биология клетки. Уч. пособие. / А.Ф. Никитин, Е. Я. Адоева, Ю. Ф. Захаркин. – М. СпецЛит, 2015. – 166 с.
19. Мамонтов, Е. Г. Биология: учебное пособие. /Е. Г. Мамонтов. – М.: Дрофа, 2004. – 480 с.
20. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. В 2-х томах. – М.: Мир, 1986. – 328 с. + 376 с.
21. Пехов, А.П. Биология с основами экологии. Учебное пособие для вузов с грифом МО / А.П. Пехов. – СПб.: Изд-во «Лань», 2011. – 688 с.
22. Присный, А. В. Общая биология: учебник. /А. В. Присный. – М.: Колос С, 2009. – 351 с.
23. Соколов, В.И., Чумасов, Е.И. Цитология, гистология, эмбриология / Соколов, В.И., Чумасов, Е.И. – М.: «КолосС», 2008. – 351 с.
24. Сытник, К.М. Биосфера, экология, охрана природы. Справочное пособие / К. М. Сытник и др. – Киев: Наукова Думка, 1987. – 523 с.
25. Трошин, А.С. Цитология / А. С. Трошин. - М.: Просвещение, 1970. - 304 с.
26. Лысов, П.К. Биология с основами экологии: Учебник/П. К .Лысов, А. П. Акифьев, Н. А. Добротина - М.: Высшая школа., 2007.- 655 с.
27. Ленинджер, А. Л. Основы биохимии / А.Л. Ленинджер. В 3 т. - М.: Мир, 1985. - 1056 с.
28. Кемп, П. Введение в биологию / П. Кемп, К. Армс. - М., 1998, 672с.

29. Харрис, Г. Ядро и цитоплазма / Г. Харрис. - М.: Мир, 1973. - 192 с.
30. Шипунов, Ф.Я. Организованность биосферы / Ф. Я. Шипунов. – М.: Наука, 1980. – 291 с.
31. Ченцов, Ю. С. Общая цитология / Ю. С. Ченцов. - М.: МГУ, 1978. - 344 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Лекция 1. Уровни организации живой материи и основные свойства живых систем	4
1.1. Основные свойства и уровни живых систем	4
1.2. Жизнь, ее возникновение на Земле	5
Вопросы для самоконтроля	7
Список литературы	7
Лекция 2. Основы цитологии	8
2.1. Клеточная теория	8
2.2. Типы клеточной организации	11
Вопросы для самоконтроля	12
Список литературы	12
Лекция 3. Химическая организация клетки	13
3.1. Элементный состав	13
3.2. Органические соединения клетки	15
Вопросы для самоконтроля	20
Список литературы	20
Лекция 4. Воспроизведение и жизненный цикл клетки	21
4.1. Типы деления клетки и их биологическая значимость	21
Вопросы для самоконтроля	25
Список литературы	25
Лекция 5. Нуклеиновые кислоты	27
1.1. Особенности ДНК и РНК	27
Вопросы для самоконтроля	29
Список литературы	29
Лекция 6. Энергетический и пластический обмен веществ	30
Вопросы для самоконтроля	34
Список литературы	34
Лекция 7. Онтогенез как процесс реализации наследственной информации	35
7.1. Фенотип организма	37
7.2. Роль наследственности и среды в формировании фенотипа	37
Вопросы для самоконтроля	41
Список литературы	41
Лекция 8. Гибридологический метод и закономерности наследования.	42
8.1. Законы Менделя	42
Вопросы для самоконтроля	44
Список литературы	44
Лекция 9. Предпосылки возникновения теории Ч. Дарвина	45
9.1. Эволюционная теория	45
Вопросы для самоконтроля	49
Список литературы	49
Лекция 10. Современные представления о механизмах и закономерностях эволюции	50
Вопросы для самоконтроля	52
Список литературы	52
Библиографический список	53
Содержание	55