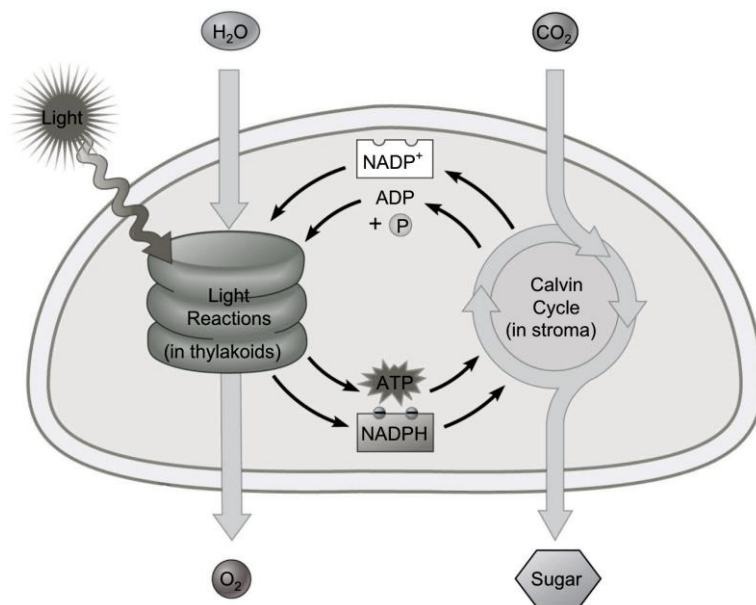


Дрождина Е.П., Февралёва М.А, Курносова Н.А., Михеева Н.А.

## Общая биология

Пособие для поступающих в вузы



УДК  
ББК

Печатается по решению Ученого совета  
Института медицины, экологии и физической культуры  
Ульяновского государственного университета

**Рецензенты:**

д.м.н., зав. кафедрой морфологии Института медицины, экологии и  
физической культуры Ульяновского государственного университета

*Е.В. Слесарева*

к.б.н., доцент кафедры педагогики Ульяновского государственного  
педагогического университета им. И.Н. Ульянова

*Л.А. Казакова*

## Содержание

Биология как наука. Свойства живых систем .....	5
Строение клетки.....	5
Химический состав клетки.....	5
Сравнительная характеристика клеток прокариот и эукариот.....	12
Сравнительная характеристика растительных и животных клеток.....	13
Клеточная теория.....	14
Плазматическая мембрана. Транспорт веществ через мембрану.....	14
Мембранные органоиды клетки.....	16
Немембранные органоиды клетки.....	19
Ядро.....	20
Уровни упаковки ДНК. Строение хромосом.....	22
Метаболизм.....	23
Синтез белка.....	24
Фотосинтез.....	26
Энергетический обмен.....	29
Жизненный цикл клетки.....	31
Интерфаза.....	31
Митоз.....	33
Мейоз.....	34
Размножение.....	35
Периодизация онтогенеза.....	37
Доэмбриональный период. Гаметогенез. Оплодотворение.....	37
Эмбриональный период.....	38
Постэмбриональный период.....	41
Генетика.....	42
Основные понятия генетики.....	42
Методы генетики.....	43
Законы наследственности Г. Менделя.....	44
Взаимодействие генов.....	45
Типы наследования.....	46
Хромосомная теория Т. Моргана. Сцепленное наследование.....	49
Генетика пола.....	50
Изменчивость.....	50
Эволюция.....	54
Доказательства эволюции.....	54

Додарвиновский период развития эволюционного учения.....	57
Учение Ч. Дарвина.....	57
Синтетическая теория эволюции.....	59
Элементарные факторы эволюции.....	59
Вид. Критерии биологического вида.....	62
Способы видообразования.....	63
Адаптации как результат эволюции.....	64
Главные направления биологической эволюции.....	65
Пути достижения биологического прогресса.....	66
Основные гипотезы и теории возникновения жизни на земле.....	67
Антропогенез.....	67
Экология.....	71
Экологические факторы.....	71
Основные среды жизни.....	76
Популяции.....	77
Природные сообщества.....	78
Биосфера.....	81
Литература.....	83

## Биология как наука. Свойства живых систем

Биология (греч. *bio* – жизнь, *logos* - учение) – наука о жизни, ее формах и закономерностях развития.

Различают несколько уровней организации жизни: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический (или экосистемный), биосферный.

К основным свойствам живых систем относят:

1. Обмен веществ и энергии. Живые организмы являются открытыми системами, т.е. постоянно обмениваются с окружающей средой веществом и энергией.

2. Самовоспроизведение.

3. Наследственность – способность живых организмов передавать свои признаки потомкам.

4. Изменчивость – способность живых организмов изменяться, приобретать признаки, которые отсутствовали у родителей.

5. Саморегуляция. Живые организмы способны к поддержанию гомеостаза – постоянства внутренней среды.

6. Рост и развитие. Индивидуальное развитие – онтогенез, историческое развитие – филогенез.

7. Раздражимость – способность реагировать на внешнее воздействие.

8. Единство химического состава. В состав живых организмов входят одинаковые химические элементы: 98% приходится на углерод, кислород, водород и азот.

9. Дискретность (лат. *discretus* – прерывистый, состоящий из отдельных частей). Любая живая система состоит из отдельных частей, которые взаимодействуют и образуют единое целое.

### Строение клетки

#### Химический состав клетки

Химические *элементы*, которые входят в состав клетки, можно разделить на три группы:

1. Макроэлементы. Составляют около 99% массы клетки. К ним относятся: углерод, кислород, водород, азот, а также калий, натрий, магний, кальций, железо, сера, фосфор и др.

2. Микроэлементы. Содержание в клетке – менее 0,001%. К ним относятся: цинк, медь, молибден, кобальт, ванадий, бром, йод и др.

3. Ультрамикроэлементы. Содержание в клетке – менее 0,000001%. К ним относятся: уран, радий, золото, ртуть, селен и др.

Химические *вещества*, которые входят в состав клетки, можно разделить на две группы:

**1. Неорганические вещества:** вода и минеральные соли.

Содержание воды в животной клетке составляет около 75%.

Вода выполняет функции:

- является универсальным растворителем в клетке;
- принимает участие в биохимических реакциях;
- принимает участие в терморегуляции.

По отношению к воде вещества разделяются:

- гидрофильные - растворимые в воде (например, многие минеральные соли, моносахариды);
- гидрофобные – нерастворимые в воде (например, липиды, полисахариды);
- амфифильные – вещества, которые имеют и гидрофильную и гидрофобную части (например, фосфолипиды мембран).

Минеральные соли находятся в клетке в виде ионов (ионы калия, натрия, магния, фосфаты, сульфаты и др.) или в твердом состоянии (например, карбонат кальция в костной ткани).

**2. Органические вещества:** белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты.

**Белки** - биополимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Аминокислоты объединяются пептидными связями. В состав белков входит 20 аминокислот, они называются биогенные или протеиногенные.

Различают несколько уровней структурной организации белков.

а) первичная структура белка – последовательность аминокислот, соединенных пептидными связями: ... - Гли – Вал – Тир – Глн – Сер – Ала –

б) вторичная структура – это упорядоченное расположение отдельных участков полипептида, стабилизированное водородными связями между кислородом карбонильной группы и водородом амидной группы разных аминокислот: C=O...H-N. К основным типам вторичной структуры относят:

- $\alpha$ -спираль;
- $\beta$ -структура или структура складчатого листа.

в) третичная структура – трехмерная структура белка, характеризующаяся определенной укладкой в пространстве всех звеньев

полипептидной цепи. Имеет вид глобулы (шара). Третичную структуру белка стабилизируют:

- ковалентные связи между остатками двух цистеинов (дисульфидные мостики);
- ионные взаимодействия возникают между противоположно заряженными аминокислотными остатками;
- водородные связи;
- гидрофобные взаимодействия образуются между неполярными радикалами в водной среде.

г) четвертичная структура характерна для белков, которые состоят из нескольких полипептидных цепей (например, гемоглобин). Четвертичная структура поддерживается слабыми связями: ионными, водородными и гидрофобными (рис.1).

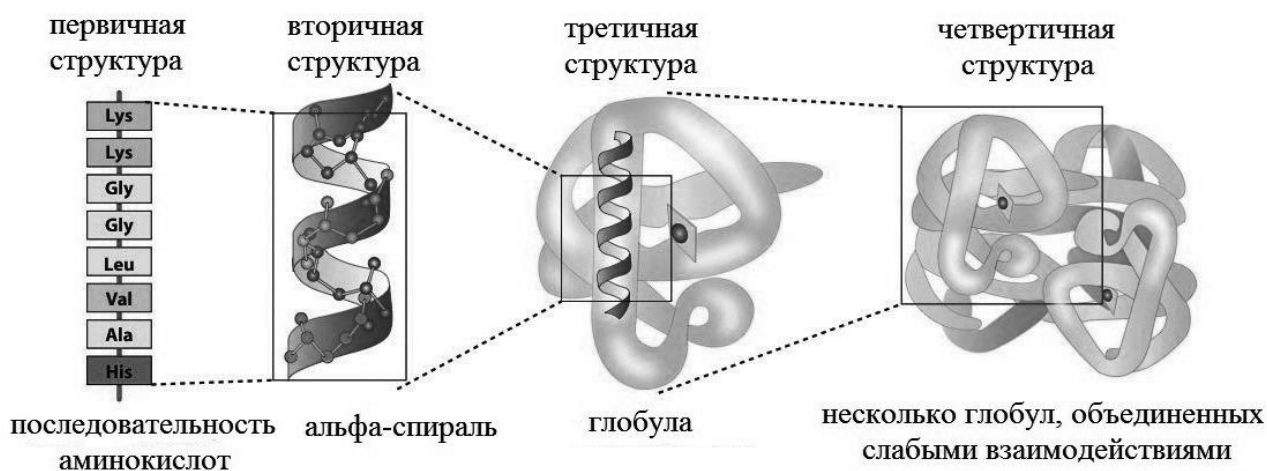


Рис. 1. Структурная организация белков

Разрушение пространственной структуры белка называется денатурацией. Она происходит под воздействием физических и химических факторов (например, температуры, радиации, сильных химических реагентов). Восстановление пространственной структуры называется ренатурация. Ренатурация возможна, если не нарушена первичная структура.

Функции белков:

- *Каталитическая.* Белки-ферменты ускоряют химические реакции в клетке.
- *Структурная.* Белки входят в состав биологических мембран, мембранных и немембранных органоидов клетки, образуют волокна соединительных тканей.

- *Защитная.* Иммуноглобулины (антитела) позвоночных являются белками. Фибриноген и тромбин участвуют в свертывании крови.
- *Регуляторная.* Некоторые гормоны являются белками (например, инсулин, соматотропный гормон).
- *Сократительная и двигательная.* Белки обеспечивают сокращение, движение или изменение формы клетки (актин и миозин мышечных клеток, тубулин микротрубочек).
- *Транспортная.* Белки-переносчики обеспечивают транспорт веществ через мембрану клетки.
- *Энергетическая.* В экстремальных условиях белки могут распадаться с освобождением энергии (1 г белка - 17,6 кДж).

**Углеводы** – органические соединения с общей формулой  $(\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O})_n$ . Углеводы подразделяются на три основные группы: моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

*а) моносахариды* (простые углеводы) по числу атомов углерода подразделяют:

- триозы (в молекуле – три атома углерода) – например, производные глицерина, молочной и пировиноградной кислот;
- тетрозы (четыре атома углерода) – например, эритроза – промежуточный продукт фотосинтеза;
- пентозы (пять атомов углерода) – например, рибоза и дезоксирибоза;
- гексозы (шесть атомов углерода) – например, глюкоза, фруктоза.

*Дисахариды* состоят из двух остатков моносахаридов. Например, лактоза, сахароза, мальтоза.

*Полисахариды* – это биополимеры, которые состоят из многих остатков моносахаридов (чаще всего гексоз). Например: гликоген (запасное вещество в клетках животных), крахмал (запасное вещество в клетках растений), целлюлоза (входит в состав клеточных стенок у растений), хитин (входит в состав клеточных стенок у грибов).

#### Функции углеводов

- *Энергетическая.* При окислении 1 г углеводов образуется 17,6 кДж энергии.
- *Запасающая.* Крахмал и гликоген – запасные вещества у растений и животных.
- *Структурная.* Входят в состав клеточных стенок растений, грибов.



**Липиды** – органические вещества, которые не растворяются в воде и других полярных растворителях. Растворяются в неполярных растворителях: бензине, хлороформе, ацетоне.

Липиды подразделяются:

1. Простые липиды состоят из двух компонентов. К ним относятся:
  - жиры – сложные эфиры глицерина и жирных кислот;
  - воски - сложные эфиры многоатомных спиртов и жирных кислот;
  - стериды - сложные эфиры полициклических спиртов (стеролов) и жирных кислот.
2. Сложные липиды состоят из многих компонентов. Например, фосфолипиды, гликолипиды.

Функции липидов:

- *Запасающая и энергетическая.* При окислении 1 г жира образуется 38,9 кДж энергии.
- *Структурная.* Липиды входят в состав биологических мембран.
- *Регуляторная.* Некоторые гормоны являются липидами (половые гормоны, гормоны коры надпочечников).
- *Источник эндогенной воды.*

**Нуклеиновые кислоты** – биополимеры, мономером которых являются нуклеотиды. К ним относятся дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК).

**ДНК** - правильная спираль, которая образована двумя полинуклеотидными цепями. Полинуклеотидные цепи антипараллельны, т. е. разнонаправлены. Каждая полинуклеотидная цепь – линейная последовательность нуклеотидов. Нуклеотид ДНК включает три компонента:

- азотистое основание: пуриновое (аденин или гуанин) или пиримидиновое (цитозин или тимин);
- пятиуглеродный сахар – дезоксирибозу;
- фосфатный остаток.

Нуклеотиды соединены 3',5'-фосфодиэфирными связями. Обе полинуклеотидные цепи соединены друг с другом водородными связями, которые образуются между азотистыми основаниями внутри спирали. При этом аденин соединяется с тиминном, а гуанин – с цитозином. Пространственное соответствие азотистых оснований называется комплементарностью. В результате у любого организма сумма пуриновых азотистых оснований равна сумме пиримидиновых оснований ( $A+G=T+C$ ). Эта

закономерность называется «правило Чаргаффа». Структуру молекулы ДНК описали в 1953г. Дж. Уотсон и Ф. Крик (рис.2).

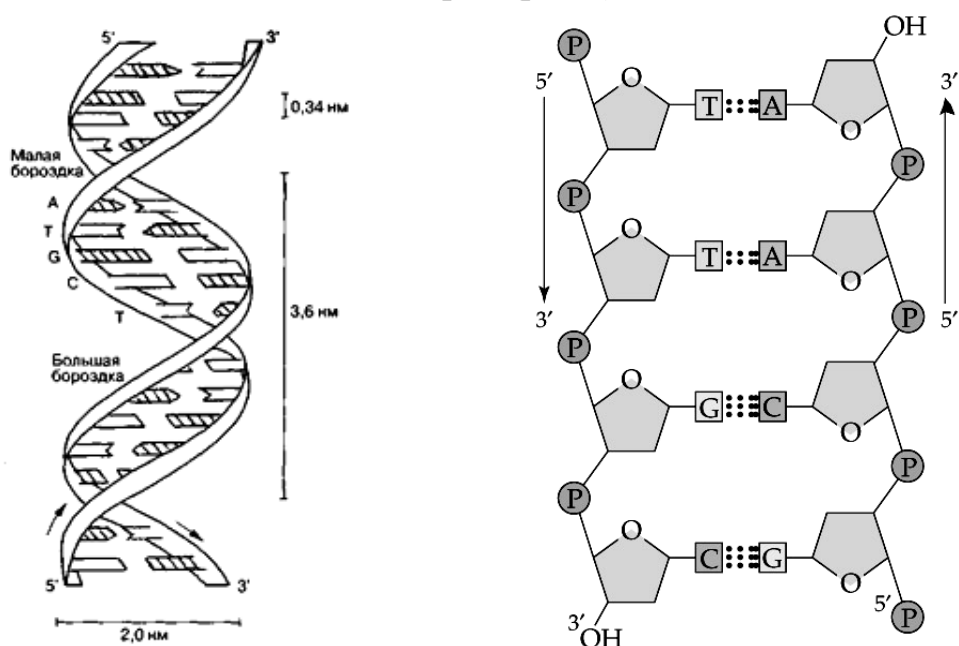


Рис. 2. Структура ДНК

#### Функции ДНК:

- хранение наследственной информации;
- передача наследственной информации;
- реализация наследственной информации.

**РНК** – одноцепочечный линейный полинуклеотид. Мономером РНК является нуклеотид, который включает три компонента:

- азотистое основание: пуриновое (аденин или гуанин), или пиримидиновое (цитозин или урацил);
- пятиуглеродный сахар – рибозу;
- фосфатный остаток.

Нуклеотиды связаны в цепь с помощью 3',5'-фосфодиэфирных связей.

#### Различают три вида РНК:

- *информационная или матричная РНК* (иРНК, мРНК). Переносит генетическую информацию из ядра в цитоплазму.
- *рибосомная РНК* (рРНК). Формирует рибосомы.
- *транспортная РНК* (тРНК). Переносит аминокислоты к месту синтеза белка, т.е. к рибосоме.

#### Дополнительные функции РНК:

- у РНК-содержащих вирусов выполняет функции хранения и передачи наследственной информации;

- участвует в репликации ДНК, выступая в роли затравок (праймеров), необходимых для инициации синтеза комплементарных цепей ДНК.

Для РНК характерны первичная, вторичная и третичная структуры. Первичная структура РНК – это одноцепочечная полинуклеотидная цепь. Вторичная структура РНК – образование петель, или «шпилек», с двухцепочечной структурой. Эта структура стабилизирована водородными связями, возникающими в парах А-У, Г-Ц. Третичная структура РНК – это пространственная структура, возникает за счет взаимодействия элементов вторичной структуры. Характерна для транспортной РНК (рис.3).



Рис. 3. Вторичная и третичная структура тРНК

**АТФ** (аденозинтрифосфорная кислота) – органическое вещество, универсальный источник энергии в клетке. Состоит из азотистого основания аденина, пятиуглеродного сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты (рис.4). Связи между остатками фосфорной кислоты макроэргические, т.е. энергоемкие. У эукариот большая часть АТФ синтезируется в митохондриях.

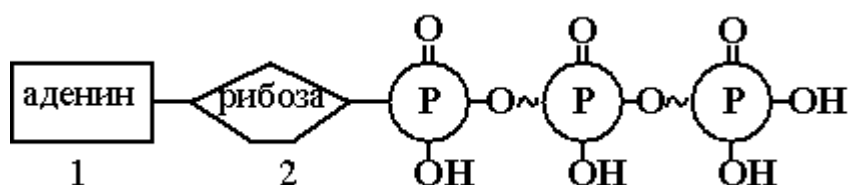


Рис. 4. Строение молекулы АТФ

## Сравнительная характеристика клеток прокариот и эукариот

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты
Наличие ядра	Нет оформленного ядра. Зона цитоплазмы, где расположена ДНК называется нуклеоид.	Есть ядро, ограниченное оболочкой
ДНК	Кольцевая, не связана с белками-гистонами, большинство генов активны. Характерно наличие «внехромосомных» ДНК – плазмид.	ДНК линейная, в виде двойной спирали. ДНК связана с белками-гистонами, большинство генов не активны
Мембранные органоиды	Нет. Их функцию выполняют «впячивания» плазматической мембраны – мезосомы.	Есть
Немембранные органоиды	Рибосомы 70S	Рибосомы 80S, клеточный центр, цитоскелет
Цитоплазматическая мембрана	Есть	Есть
Клеточная стенка	Состоит из муреина	У растений состоит из целлюлозы, у грибов – хитина, у животных отсутствует
Эндоцитоз (фагоцитоз и пиноцитоз)	Нет	Характерен для животных клеток, отсутствуют у растений и грибов
Жгутики	Простое строение, состоят из белка флагеллина	Имеют структуру $(9 \times 2) + 2$ , состоят из белка тубулина
Движение цитоплазмы	Нет	Есть
Дыхание	У аэробных бактерий – в мезосомах. Есть анаэробные формы.	У аэробов – в митохондриях. Есть анаэробные организмы.
Фотосинтез	Есть у цианобактерий	Есть у растений
Размножение	Деление надвое	Митоз, мейоз
Спорообразование	Споры служат для перенесения неблагоприятных условий	Споры служат для размножения (растения, грибы)

## Сравнительная характеристика растительных и животных клеток

### Общие признаки

1. Общий план строения (ядро, цитоплазма, клеточная оболочка)
2. Универсальное строение мембран
3. Сходство процессов жизнедеятельности
4. Единство химического состава
5. Сходство процесса деления клетки

### Отличительные признаки

Характеристика	Растительная клетка	Животная клетка
Форма клеток	Постоянная	Разнообразная, может изменяться
Пластиды	Лейкопласты, хлоропласты, хромопласты	Отсутствуют
Клеточный центр	У высших растений отсутствует	Есть во всех клетках
Вакуоли	Есть крупные вакуоли, заполненные клеточным соком	Крупные вакуоли отсутствуют, могут встречаться мелкие вакуоли (сократительные, секреторные)
Клеточная стенка	Есть, состоит из целлюлозы	Нет
Цитоплазматическая мембрана, гликокаликс	Гликокаликс отсутствует	На наружной поверхности мембраны есть гликокаликс
Эндоцитоз, экзоцитоз	Отсутствуют	Есть
Промежуточные филаменты	Отсутствуют	Есть
Основное запасное вещество	Крахмал	Гликоген

## Клеточная теория

Сформулирована Шванном и Шлейденом в 1838-1839 годах.

Современная клеточная теория включает положения:

1. Все растительные и животные организмы состоят из клеток.
2. Клетки растений и животных сходны по происхождению и функциям.
3. Клеточное строение характеризует рост и развитие организмов.
4. Новые клетки образуются путем деления материнских клеток.
5. Многоклеточный организм представляет собой сложную систему взаимодействующих клеток, объединенных в ткани и органы.

### Плазматическая мембрана. Транспорт веществ через мембрану.

Современная модель строения мембраны называется жидкостно-мозаичной. Согласно этой модели, клеточные мембраны состоят из двойного слоя липидов, в который включены белки (рис.5).

Двойной липидный слой (бислоем) представлен тремя группами липидов: фосфолипиды, гликолипиды, холестерол.

По положению в мембране белки подразделяют:

- интегральные белки - полностью погружены в мембрану;
- полуинтегральные белки – частично погружены в мембрану;
- периферические белки – расположены на поверхности мембраны.

Функции мембраны

1. Барьерная – отделяет содержимое клетки от внешней среды или других клеток.
2. Транспортная – через мембрану осуществляется транспорт веществ в клетку и из нее.

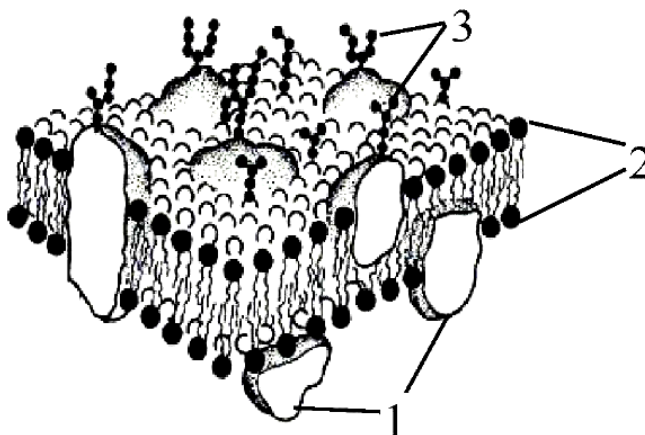


Рис. 5. Плазматическая мембрана:

1 – белки, 2 – липидный бислой, 3 - гликокаликс

*Транспорт веществ через мембрану* можно разделить на 2 типа: пассивный и активный транспорт.

Пассивный транспорт через мембрану – транспорт веществ по градиенту концентрации, без затраты энергии. Пример – простая и облегченная диффузия, осмос.

Простая диффузия – самопроизвольное перемещение вещества через полупроницаемую мембрану из области высокой концентрации в область низкой концентрации. Таким способом переносятся через мембрану низкомолекулярные гидрофобные органические соединения (например, жирные кислоты), а также небольшие нейтральные молекулы ( $O_2$ ,  $CO_2$ ).

Облегченная диффузия – перемещения вещества по градиенту концентрации, без затраты энергии, но с участием белков-переносчиков.

Осмос – это перемещение молекул растворителя (воды) из разбавленного раствора в концентрированный.

Активный транспорт – транспорт веществ против градиента концентрации, с затратой энергии. Например,  $Na/K$  – насос.

*Транспорт в мембранной упаковке (везикулярный перенос).*

1. Экзоцитоз – это выведение из клетки макромолекул.
2. Эндоцитоз – поглощение клеткой макромолекул.

Эндоцитоз формально подразделяется на:

а) *фагоцитоз* - захват и поглощение клеткой крупных, как правило твердых частиц (более 1 мкм, иногда клеток или их частей). Для фагоцитоза характерно появление на поверхности клетки выростов или складок, которые затем сливаются.

б) *пиноцитоз* – поглощение клеткой мелких частиц (0,3 мкм – 100 нм), как правило, жидкости и растворенных веществ. При этом образуются небольшие впячивания мембраны, инвагинации (рис.б).

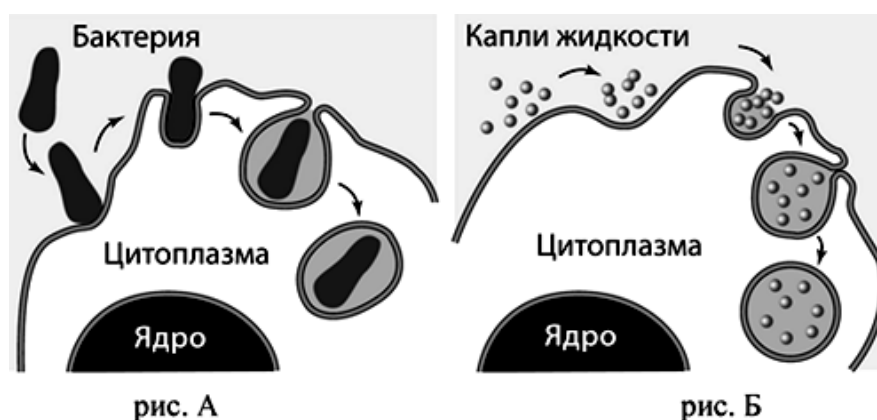


Рис. Эндоцитоз: А – фагоцитоз, Б - пиноцитоз

## Мембранные органоиды клетки

**1. Эндоплазматическая сеть (ЭПС).** ЭПС имеет вид узких каналов, которые пронизывают всю цитоплазму. Ширина каналов ЭПС зависит от функциональной активности клетки. Выделяют два типа ЭПС:

а) *Гранулярная (шероховатая) ЭПС.*

На поверхности мембраны гранулярной ЭПС расположены рибосомы. Они прикрепляются к мембранам большой субъединицей.

### Функции шЭПС:

- участвует в синтезе белков, которые выводятся из клетки;
- накопление, обособление, первичная модификация и транспорт синтезированных белков.

б) *Агранулярная (гладкая) ЭПС.* На мембранах гладкой ЭПС нет рибосом.

### Функции глЭПС

- синтез липидов;
- синтез углеводов;
- детоксикация вредных веществ;
- в поперечнополосатых мышцах ЭПС выполняет функцию накопления ионов кальция.

**2. Аппарат Гольджи** имеет вид стопки уплощенных цистерн, расположенной около клеточного ядра (рис.7). Отдельная зона скопления мембран аппарата Гольджи называется диктиосомой. Количество цистерн не больше 5-10. Кроме плоских цистерн в зоне аппарата Гольджи наблюдается множество вакуолей.

В зоне диктиосомы различают:

- проксимальный или формирующийся, цис-участок,
- дистальный или зрелый, транс-участок.

Между ними располагается средний или промежуточный участок аппарата Гольджи. Проксимальная часть обращена к цитоплазме и ядру, а дистальная - к поверхности клетки.

### Функции аппарата Гольджи:

- участвует в накоплении и отделении продуктов, которые синтезировались в ЭПС;
- участвует в модификации органических веществ, образовании сложных органических соединений, их сортировке;
- осуществляет выведение готовых секретов из клетки;
- образует лизосомы.





Рис. 7. Аппарат Гольджи

**3. Лизосомы** – одномембранные органоиды, выполняют функцию расщепления биополимеров. Содержат гидролитические ферменты, которые работают в кислой среде (при pH 5).

Выделяют три типа лизосом:

а) *Первичные* лизосомы - мелкие мембранные пузырьки, содержат неактивные ферменты. Образуются у транс-поверхности аппарата Гольджи.

б) *Вторичные* лизосомы образуются при слиянии первичных лизосом с фагосомой или пиносомой. Поглощенные вещества расщепляются активными ферментами до мономеров.

Разновидность вторичных лизосом – *аутолизосомы*. Они участвуют в переваривании органоидов клетки (митохондрий, элементов ЭПС, рибосом).

в) *Остаточные тельца (телолизосомы)*. Образуются, если расщепление органических веществ происходит не до конца. Содержат меньше гидролитических ферментов, в них происходит уплотнение содержимого. Здесь происходит отложение пигментных веществ.

**4. Митохондрии** – двумембранные органоиды, выполняют функцию синтеза АТФ. Наружная мембрана ровная, не образует складок. Внутренняя мембрана образует многочисленные складки – кристы (от лат. *crista* — гребень). Количество и степень развития крист зависит от функциональной активности клетки. Наружную мембрану от внутренней отделяет межмембранное пространство (рис.8). Наружная и внутренняя мембраны митохондрий различаются по составу и по проницаемости: наружная мембрана более проницаема, чем внутренняя.

Внутренняя мембрана ограничивает внутреннее содержимое митохондрии - матрикс. В матриксе митохондрий находятся кольцевая ДНК, рибосомы 70S, ферменты, гранулы солей магния и кальция. ДНК митохондрии человека содержит 37 генов. Большая часть белков

митохондрий находится под генетическим контролем ядра и синтезируется вне митохондрий.

Новые митохондрии образуются в клетке путем деления материнской митохондрии, или путем почкования.

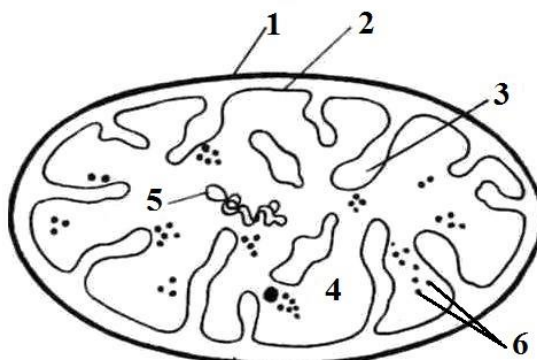


Рис. 8. Митохондрия: 1 – наружная мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – криста, 4 – матрикс, 5 – кольцевая ДНК, 6 - рибосомы

**5. Пластиды** – это двумембранные органоиды растительных клеток. Строение пластид сходно со строением митохондрий. Пластиды окружены двумя мембранами – наружной и внутренней. Внутренняя образует длинные складки – ламеллы. На ламеллах расположены тилакоиды гран, которые имеют вид дисковидных вакуолей (рис.9). Содержимое пластиды называется строма. В строме содержится кольцевая ДНК, рибосомы 70S, ферменты. ДНК пластид включает до 150 генов. Основная часть белков пластид находится под контролем ядерной ДНК.

Различают 3 вида пластид: хлоропласт, лейкопласт, хромопласт.

- *Хлоропласты* – зеленые пластиды. Содержат пигмент хлорофилл. Выполняют функцию фотосинтеза. На внутренних мембранах осуществляется световая фаза фотосинтеза, в строме хлоропласта – темновая фаза.
- *Лейкопласты* – бесцветные пластиды. Отличаются от хлоропластов отсутствием развитой мембранной системы. Выполняют запасную функцию.
- *Хромопласты* – окрашенные пластиды. Содержат пигменты каротины и ксантофиллы. Представляют стареющие формы пластид, в которых внутренняя система мембран постепенно разрушается.

Пластиды и митохондрии относят к полуавтономным органоидам клетки, т.к. они имеют собственную систему синтеза белка и способны к самостоятельному делению.

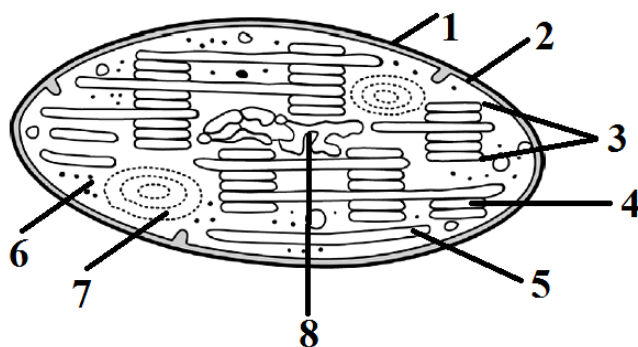


Рис. 9. Хлоропласт: 1 – наружная мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – грана, 4 – тилакоид граны, 5 – тилакоид стромы (ламелла), 6 – строма, 7 – крахмальное зерно, 8 – кольцевая ДНК

### Немембранные органоиды клетки

**1. Рибосомы** – немембранные органоиды клетки, выполняют функцию синтеза белка. Рибосомы образованы рибосомной РНК и белками в соотношении 1:1. Рибосома состоит из большой и малой субъединиц. Различают единичные рибосомы и комплексы рибосом, которые объединены с одной иРНК (полисомы). Рибосомы прокариот и эукариот сходны по строению, но отличаются по размерам и молекулярным характеристикам (80S у эукариот и 70S у прокариот). У эукариот рибосомы образуются в ядрышке.

**2. Клеточный центр** (центросома) располагается в центре клетки. Клеточный центр состоит из 2 центриолей – диплосомы, и связанных с ними микротрубочек — центросферы. В диплосоме центриоли располагаются под прямым углом по отношению друг к другу (рис.10). Из двух центриолей различают материнскую и дочернюю.

Основой строения центриолей являются расположенные по окружности 9 триплетов микротрубочек, образующих полый цилиндр. Систему микротрубочек центриоли можно описать формулой:  $(9 \times 3) + 0$ .

*Функции клеточного центра.*

1. Является центром организации интерфазных микротрубочек.
2. Образует нити веретена деления.
3. Регулирует транспорт веществ и перемещение органелл внутри клетки.

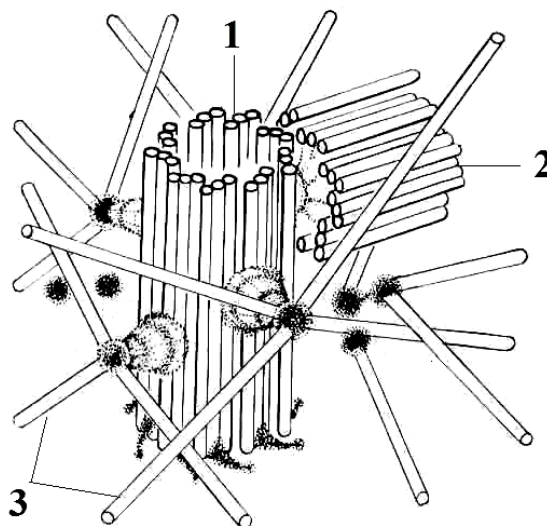


Рис. 10. Клеточный центр: 1 – материнская центриоль, 2 – дочерняя центриоль, 3 – микротрубочки центросферы

**3. Цитоскелет.** Элементы цитоскелета представлены тонкими нитями - филаментами. Существуют три системы филаментов:

- микрофиламенты - тонкие нити, диаметр составляет около 7 нм, состоят в основном из белка актина. Особенно много микрофиламентов в мышечных волокнах и клетках. Микрофиламенты входят в состав микроворсинок, в подвижных клетках животных располагаются под плазматической мембраной в кортикальном слое цитоплазмы.
- микротрубочки имеют диаметр 25 нм и состоят из белка тубулина. Встречаются в цитоплазме интерфазных клеток, входят в состав центриолей, образуют реснички и жгутики. При делении клетки микротрубочки формируют веретено деления.
- промежуточные филаменты имеют диаметр около 10 нм, образуются из разных белков (кератин, десмин, виментин и др). Они расположены главным образом около ядра и под плазматической мембраной. Служат опорной системой в клетках, которые подвергаются значительным физическим нагрузкам: клетки эпидермиса, нервные отростки, мышечные клетки.

Основная функция цитоскелета – опорная.

### Ядро

Ядро состоит из 4-х компонентов:

- кариоплазмы (ядерного сока)
- хроматина

- ядрышка
- кариолеммы (ядерной оболочки).

1) *Кариоплазма* – это жидкий компонент ядра, состоит из воды и растворённых в ней веществ (ферменты, ионы). Обеспечивает нормальное функционирование хроматина и ядрышка.

2) *Хроматин* – комплекс ДНК и белков. Это интерфазное состояние хромосом. Выделяют две разновидности хроматина:

- а) эухроматин – деспирализованный хроматин, активно участвует в транскрипции;
- б) гетерохроматин – спирализованный, плотно упакованный хроматин, не участвует в транскрипции. Располагается по периферии ядра, а также вокруг ядрышек.

Гетерохроматин, который постоянно находится в спирализованном состоянии, называют конститутивным гетерохроматином. Такой хроматин генетически не активен. Гетерохроматин, способный переходить в эухроматин, называют факультативным гетерохроматином.

3) *Ядрышко* – часть хроматина, где синтезируется рРНК и образуются субъединицы рибосом. Ядрышко формируется участками молекул ДНК, кодирующих рибосомную РНК. Такие участки ДНК названы «ядрышковыми организаторами».

Ядрышки состоят из двух компонентов: гранулярного и фибриллярного. Фибриллярный компонент представлен ядрышковым организатором, а также уже синтезированными рРНК. Гранулярный компонент представлен белками и субъединицами рибосом. Максимальное число ядрышек в клетках определяется числом ядрышковых организаторов. У человека ядрышковые организаторы расположены в коротких плечах 13, 14, 15, 21 и 22 хромосом (10 на диплоидный набор). Однако, чаще в клетках количество ядрышек меньше (1-2).

4) *Ядерная оболочка* образована наружной и внутренней мембранами, которые разделены перинуклеарным пространством. Наружная мембрана кариолеммы несет на своей поверхности рибосомы и является продолжением гранулярной ЭПС. Внутренняя мембрана кариолеммы рибосом на своей поверхности не имеет, связана с ядерной пластиной (ламиной). Ламина образована промежуточными филаментами. Кариолемма пронизана ядерными порами. Они обеспечивают избирательный транспорт веществ из ядра в цитоплазму и обратно. С возрастанием активности клетки количество ядерных пор увеличивается.

*Функции ядра:* хранение, передача и реализация наследственной информации.

### **Уровни упаковки ДНК. Строение хромосом**

Упаковка ДНК включает несколько уровней (рис.11).

1) *Первый* уровень заключается в образовании нуклеосомной нити. Нуклеосома состоит из октамера белков-гистонов, обвитого 2 витками ДНК. Октамер (*греч. octo – восемь, meros - часть*) состоит из 8 глобулярных белков-гистонов (парные H2A, H2B, H3, H4). Нуклеосомы разделены короткими участками линкерной ДНК. С октамером и частично с участком линкера связывается гистон H1. Цепь нуклеосом называется нуклеосомной нитью. Она имеет диаметр ~10нм. ДНК укорачивается в 6-7 раз.

2) *Второй* уровень упаковки – образование хроматиновой фибриллы. При этом нуклеосомная нить закручивается в спираль диаметром 30 нм. ДНК укорачивается в 40 раз. В дальнейшей упаковке хроматина ведущую роль играют негистоновые белки.

3) *Третий* уровень упаковки ДНК – хромомерный. Хроматиновые фибриллы образуют петли – хромомеры, диаметром около 100-150 нм. ДНК укорачивается в 600 раз. Нитчатая хроматиновая структура со средней толщиной 100-200 нм получила название *хромонемы*. Хромонему можно наблюдать на стадии начальной конденсации хромосом в профазе митоза и при деконденсации хромосом в телофазе.

4) *Четвертый* уровень - хромосомный. Заключается в более плотной упаковке петель и образовании «конденсированных участков хромосом» диаметром около 700 нм. Максимальной степени конденсации хромосомы достигают в метафазе митоза/мейоза.

Строение хромосом (рис.11).

Хромосомы на стадии метафазы образованы двумя хроматидами, объединенными в области первичной перетяжки – центромеры. Каждая хроматида представляет собой дочернюю ДНК. В зонах центромер расположены белковые структуры – кинетохоры, они являются местом прикрепления нитей веретена деления. Участки, на которые центромера делит хромосому, называются плечи, концы хромосомы – это теломеры.

Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки (ядрышковые организаторы), они содержат гены, кодирующие рРНК. Часть хромосомы, отделенная вторичной перетяжкой, называется спутник или саттелит.

По положению центromеры хромосомы делятся на 3 вида (рис.12):

- 1) Метacentрические – хромосомы, которые имеют равные плечи
- 2) Субметacentрические – хромосомы с неравными плечами
- 3) Акроцентрические – хромосомы, у которых одно плечо практически отсутствует.

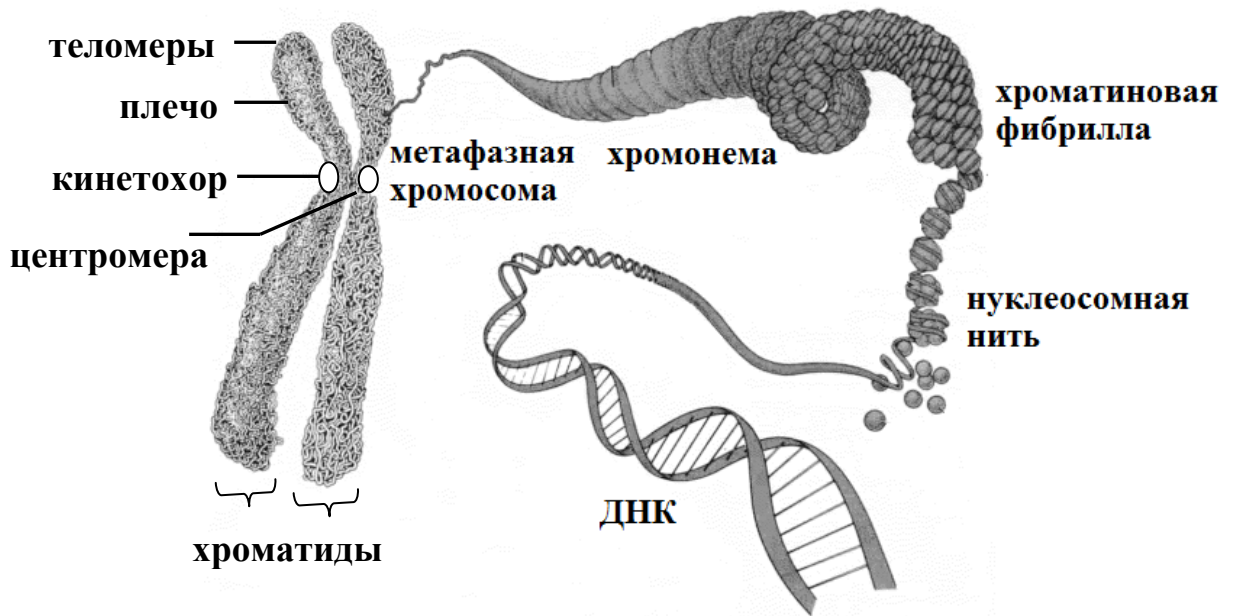


Рис. 11. Упаковка ДНК. Структура метафазной хромосомы

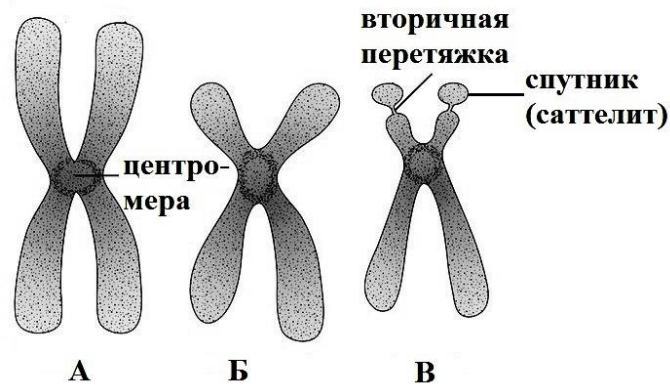


Рис. 12. Форма хромосом: А – метacentрическая хромосома, Б – субметacentрическая хромосома, В – акроцентрическая хромосома

## Метаболизм

**Метаболизм** – обмен веществ и энергии. Включает:

1. Пластический обмен (ассимиляция или анаболизм) – синтез органических веществ с затратой энергии.
2. Энергетический обмен (диссимиляция или катаболизм) – распад органических веществ с освобождением энергии.

## Синтез белка

### 1. Транскрипция - синтез иРНК на матрице ДНК.

В основе транскрипции лежит принцип комплементарности азотистых оснований ДНК и РНК. Информационная РНК строится в направлении от 5' - к 3'-концу, антипараллельно матричной цепи ДНК. В качестве матрицы используется лишь одна из двух цепей ДНК – она называется матричной (или значащей, или кодогенной).

Транскрипция происходит на определенном участке ДНК – транскриптоне. Транскриптон ограничен двумя последовательностями, которые называются промотором (зона начала транскрипции) и терминатором (зона остановки транскрипции). Транскриптон эукариот соответствует одному гену. Транскриптон бактерий называется оперон и включает несколько структурных генов. Транскрипция осуществляется с помощью фермента – РНК-полимеразы.

Первичные РНК, которые образовались в результате транскрипции, представляют собой функционально неактивные молекулы. Созревание РНК называется *процессингом*. Одним из механизмов процессинга мРНК является сплайсинг. Сплайсинг – это вырезание из пре-мРНК некодирующих областей (интронов) и сшивание кодирующих структур белка участков (экзонов).

Зрелая мРНК через ядерные поры выходит в цитоплазму, где осуществляется трансляция (рис.13).

**2. Трансляция** – процесс перевода генетической информации с последовательности нуклеотидов мРНК в последовательность аминокислот в молекуле полипептида. Трансляция осуществляется согласно правилам генетического кода:

1. Код – триплетный, т. е. одну аминокислоту определяет три нуклеотида.
2. Код – однозначный (специфичный): каждый кодон обозначает только одну аминокислоту.
3. Код – вырожденный, т. е. одной аминокислоте может соответствовать более одного кодона.
4. Код – непрерывный, т. е. отсутствуют сигналы, показывающие конец одного кодона и начало следующего.
5. Код не перекрывается, т. е. один нуклеотид не может одновременно входить в два соседних триплета.
6. Генетический код содержит триплеты, обозначающие начало и окончание синтеза белка. АУГ – иницирующий кодон (кодирует метионин). УАА, УАГ, УГА – терминирующие кодоны, которые не



кодируют ни одну из известных аминокислот и сигнализируют об окончании синтеза белка.

7. Генетический код универсален, т. е. одинаков у животных, растений, многих бактерий.

*Подготовительные стадии трансляции* включают:

- активацию аминокислот;
- присоединение аминокислот к тРНК.

Обе стадии осуществляются с помощью фермента – аминоацил-тРНК-синтетазы (кодазы). Комплекс тРНК и аминокислоты называется аминоацил-тРНК (aa-тРНК).

*Этапы трансляции*

1. Инициация трансляции – начало синтеза полипептидной цепи, заключается в сборке активной рибосомы. Инициация трансляции начинается со связывания мРНК в области старт-кодона с малой субъединицей рибосомы. Далее происходит связывание первой aa-тРНК и присоединение большой субъединицы рибосомы.

«Собранная» рибосома имеет 2 активных центра:

- пептидильный центр (П-центр). В начале трансляции с пептидильным центром связывается первая иницирующая aa-тРНК. На последующих стадиях трансляции в пептидильном центре находится тРНК, содержащая уже синтезированный пептид.
- аминоацильный центр (А-центр) – место связывания очередной aa-тРНК. А- и П- центры расположены как на большой, так и на малой субчастицах рибосомы.

2. Элонгация трансляции – самый продолжительный этап синтеза белка, в ходе которого происходит удлинение полипептидной цепи за счет присоединения аминокислот. Начинается с момента образования первой пептидной связи и заканчивается после включения в полипептидную цепь последней аминокислоты. Элонгация трансляции имеет циклический характер. Цикл элонгации включает 3 стадии:

а) связывание aa-тРНК с А- центром рибосомы. Связывается aa-тРНК, чей антикодон комплементарен кодону мРНК.

б) образование пептидной связи между аминокислотами. Первая аминокислота переносится на вновь поступившую аминокислоту. Первая тРНК становится свободной.

в) транслокация – перемещение рибосомы по мРНК на один кодон. Свободная тРНК вытесняется из рибосомы, тРНК с дипептидом оказывается

в П-центре, А-центр становится свободным. В А-центр приходит очередная aa-тРНК. Цикл повторяется.

3. Терминация трансляции – окончание синтеза белка. Сигналом об окончании трансляции служит появление в рибосоме одного из стоп-кодонов мРНК: УАА, УАГ или УГА. С терминирующим кодоном, который находится в А-центре, взаимодействуют особые белки. В результате нарушается связь полипептида с тРНК. Синтезированный белок отделяется от рибосомы, одновременно отделяются тРНК и мРНК, а рибосома диссоциирует на субъединицы.

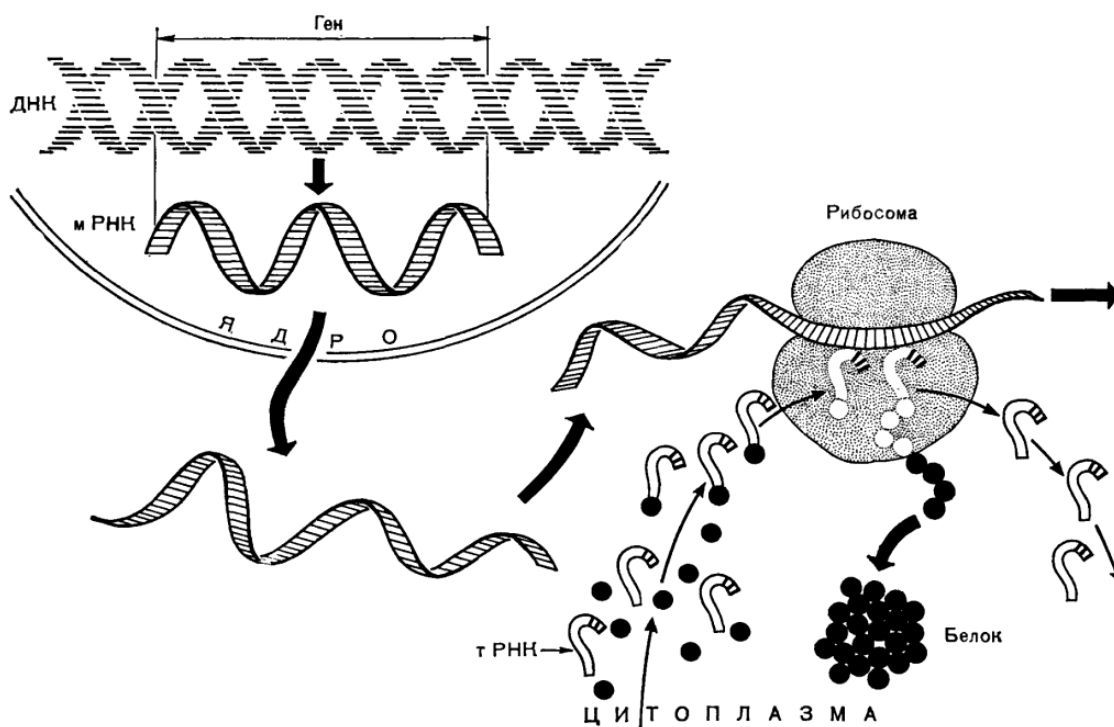


Рис. 13. Синтез белка в эукариотической клетке

### Фотосинтез

*Фотосинтез* – синтез органических веществ (глюкозы) из неорганических (углекислого газа и воды) с использованием солнечного света. Осуществляется в хлоропластах. Важную роль в фотосинтезе играют пигменты: хлорофиллы (у высших растений а и в), каротиноиды. Основным пигмент – хлорофилл а. Совокупность молекул пигментов с белками-переносчиками электронов называется фотосистемой (или квантосомой). Выделяют две фотосистемы:

ФСІ в качестве реакционного центра содержит хлорофилл, поглощающий свет с длиной волны 700 нм.

ФСII в качестве реакционного центра содержит хлорофилл, поглощающий свет с длиной волны 680 нм.

Фотосинтез включает две фазы:

1. Световая фаза заключается в преобразовании энергии квантов света в энергию химических связей АТФ. Также называется фотосинтетическим фосфорилированием. Протекает на внутренних мембранах хлоропласта.

Под действием кванта света электрон выбивается из ФСII и поступает в электронно-транспортную цепь (ЭТЦ). ЭТЦ состоит из белков-переносчиков, встроенных в мембрану тилакоида. Электроны, идущие по ЭТЦ, не выходят за пределы мембраны тилакоида, а передаются внутри мембраны от ФСII к ФСI. Одним из первых электрон принимает пластохинон. Наряду с электронами, пластохинон способен переносить и протоны. Он работает как «водородная помпа»: взяв электрон, пластохинон перекачивает протоны с наружной поверхности мембраны тилакоида на внутреннюю, а электрон передает далее по цепи.

Место выбитых электронов в ФСII занимают электроны, образующиеся при фотолизе воды. В результате фотолиза воды кроме электронов образуется кислород, который выделяется в атмосферу, и протоны, которые накапливаются внутри тилакоида.

Таким образом, в результате фотолиза воды и работы пластохинона количество протонов в строме убывает, а внутри тилакоида увеличивается, т.е. на мембране тилакоида создаётся *градиент концентрации протонов*. При достижении критической разности потенциалов (200мВ) протоны устремляются по протонному каналу в ферменте АТФ-синтетаза наружу. Пропуская через себя поток протонов, АТФ-синтетаза синтезирует АТФ из АДФ и фосфата, т.е. осуществляет фосфорилирование.

Квант света также выбивает электрон из ФСI. Выбитый электрон ФСI подхватывается переносчиком ферредоксином и выносится за пределы мембраны тилакоида. Электроны присоединяются к НАДФ<sup>+</sup>, восстанавливая его и одновременно присоединяя протоны, образуется НАДФ·Н<sub>2</sub>. Процесс переноса электронов от ФСII к ФСI, а затем к НАДФ<sup>+</sup> получил название *нециклического фосфорилирования* (рис.14).

Наряду с нециклическим в мембранах хлоропластов происходит и *циклический транспорт электронов*, который осуществляется с участием только ФСI и ЭТЦ. В этом случае протонный градиент создаётся только за счёт работы пластохинона. Происходит синтез АТФ без фотолиза воды и восстановления НАДФ. Такой транспорт электронов преобладает в

стрессовых условиях для растения (засуха, высокая температура, инфицирование), когда необходима срочная наработка энергии в виде АТФ.

Таким образом, в результате световой стадии фотосинтеза происходит:

- синтез АТФ;
- восстановление НАДФ·Н<sub>2</sub>;
- выделение О<sub>2</sub> при фотолизе воды.

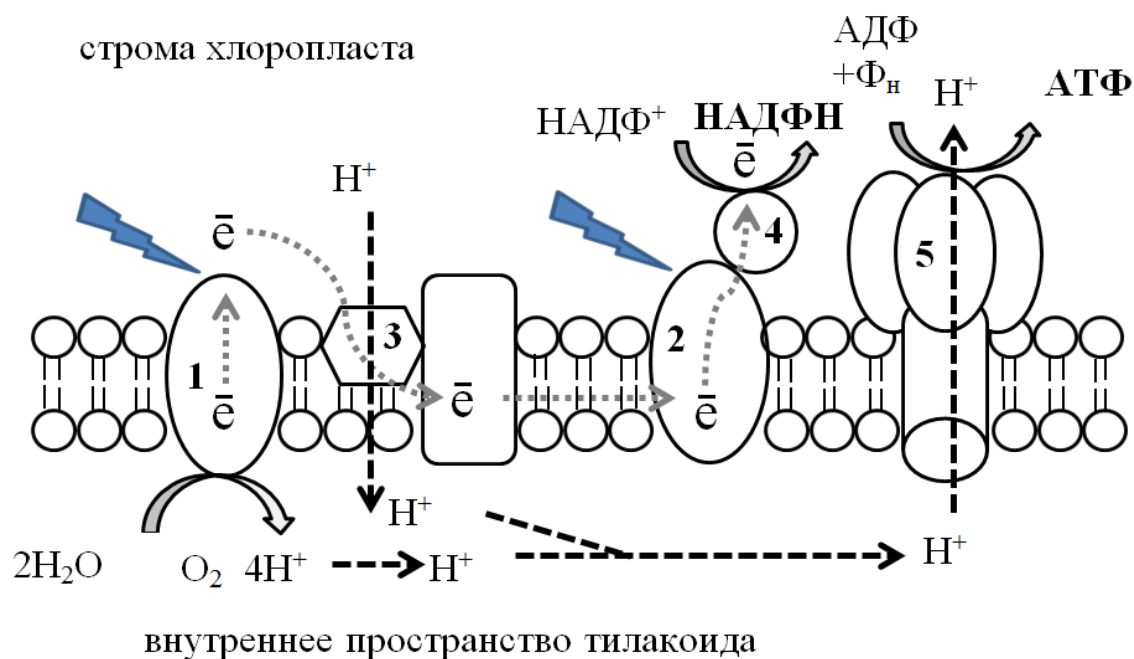


Рис. 14. Световая фаза фотосинтеза: 1 – фотосистема II, 2 – фотосистема I, 3 – пластохинон, 4 – ферредоксин, 5 – АТФ-синтетаза

2. Темновая фаза. Осуществляется в строме хлоропласта. На этом этапе фотосинтеза происходит восстановление углекислого газа до углеводов с использованием НАДФ·Н<sub>2</sub> и АТФ, образованных в световую стадию. Процесс происходит циклично и называется *циклом Кальвина*. Цикл Кальвина можно разделить на три этапа:

а) Карбоксилирование. Поступающий в хлоропласт углекислый газ вначале присоединяется к акцептору - рибулозодифосфату. Образуется промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы трехуглеродной фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

б) Восстановление. 3-ФГК восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА). При этом используется АТФ и НАДФ·Н<sub>2</sub>, синтезированные в световой фазе фотосинтеза.

в) Регенерация. На этом этапе вновь образуется акцептор углекислого газа – рибулозодифосфат (РДФ). При фиксации шести молекул углекислого газа образуется 12 молекул 3-ФГА. 10 из них используется для регенерации 5 молекул РДФ, а из двух оставшихся триоз образуется гексоза (глюкоза).

#### *Значение фотосинтеза.*

1. За счёт фотосинтеза образуется органическое вещество (160-200 млрд. т. в год). Образующееся в процессе фотосинтеза органическое вещество служит пищей для животных и человека и сырьём для производственной деятельности.

2. В процессе фотосинтеза аккумулируется энергия солнечного света (космическая роль растений, К.А. Тимирязев).

3. В ходе фотосинтеза выделяется кислород (100-150 млрд. т. в год), необходимый для дыхания большинства организмов на Земле. Из кислорода образуется озон, который защищает все живое от ультрафиолетовых лучей.

4. В результате фотосинтеза растения поглощают углекислый газ, который вовлекается в природный кругооборот. Фотосинтез регулирует концентрацию углекислого газа в атмосфере и предотвращает парниковый эффект.

### **Энергетический обмен**

*Энергетический обмен* заключается в расщеплении сложных органических веществ с выделением энергии, часть которой запасается в АТФ. Осуществляется в три этапа.

I. *Подготовительный*. Сложные органические вещества под действием ферментов распадаются на простые:

- белки до аминокислот,
- жиры до глицерина и жирных кислот,
- полисахариды до моносахаридов (крахмал до глюкозы).

Осуществляется в желудочно-кишечном тракте и лизосомах, выделяющаяся энергия рассеивается в виде тепла.

II. *Бескислородный* (анаэробный этап или гликолиз). Осуществляется в гиалоплазме, не требует присутствия кислорода. При распаде одной молекулы глюкозы образуется: две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК), 4 атома водорода (они связываются с переносчиком водорода НАД<sup>+</sup>, образуя 2НАД·Н<sub>2</sub>) и выделяется энергия. Около 40% этой энергии аккумулируется в двух молекулах АТФ, остальная энергия (60%) рассеивается в виде тепла.

Дальнейшая судьба ПВК зависит от наличия кислорода в клетке. Если кислород есть, то ПВК окончательно окисляется в митохондриях до углекислого газа и воды. Если кислорода нет, то ПВК превращается либо в этиловый спирт (спиртовое брожение у дрожжей), либо в молочную кислоту (анаэробный путь в клетках животных, молочнокислых бактерий).

III. *Кислородный* (аэробный). Осуществляется в митохондриях в присутствии кислорода.

а) ПВК поступает в матрикс митохондрии, где декарбоксилируется (отщепляется углекислый газ) и дегидрируется (отщепляется водород, который переносится на акцептор, образуется НАД·Н<sub>2</sub>). Во время этих реакций ПВК (3С) превращается в ацетил (2С). Ацетил соединяется с коферментом А, образуя ацетил~КоА.

б) Ацетильная группа (2С) после гидролиза ацетил~КоА включается в *цикл Кребса*. Ацетил (2С) присоединяется к щавелевоуксусной кислоте (4С), в результате образуется лимонная кислота (6С). Энергию для этой связи поставляет макроэргическая связь ацетил~КоА. Далее следует цикл реакций, в результате которых ЩУК регенерируется, образуется 1 АТФ, 2 молекулы углекислого газа и 4 пары атомов водорода, которые переносятся на НАД или ФАД, а затем поступают в дыхательную цепь.

в) Дыхательная цепь представляет собой ряд белковых комплексов, встроенных во внутреннюю мембрану митохондрий (рис.15). Функционирование *дыхательной цепи* осуществляется в следующей последовательности:

- атомы водорода поступает на внутреннюю мембрану митохондрии в составе НАДН<sub>2</sub> или ФАДН<sub>2</sub>, где окисляются (отдают электроны и превращаются в протоны);
- электроны передаются по ферментам дыхательной цепи к кислороду, который соединяется с протонами матрикса и образует воду;
- часть энергии электронов используется комплексами дыхательной цепи для перемещения протонов через внутреннюю мембрану в межмембранное пространство;
- в результате формируется градиент ионов водорода между наружной и внутренней поверхностями мембраны крист. Такой градиент получил название электрохимический (или протонный) градиент;
- при достижении определенного значения протонного градиента (соответствует разности потенциалов 220 мВ) АТФ-синтетаза начинает транспортировать протоны обратно в матрикс. Проходя через АТФ-

синтетазу протоны теряют свою энергию. Большая часть этой энергии идет на синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата.

Совокупность процессов, происходящих на внутренней мембране митохондрий, получила название окислительное фосфорилирование. Окисление восстановленных переносчиков ( $\text{НАДН}_2$  и  $\text{ФАДН}_2$ ) ферментами дыхательной цепи сопряжено с синтезом АТФ.

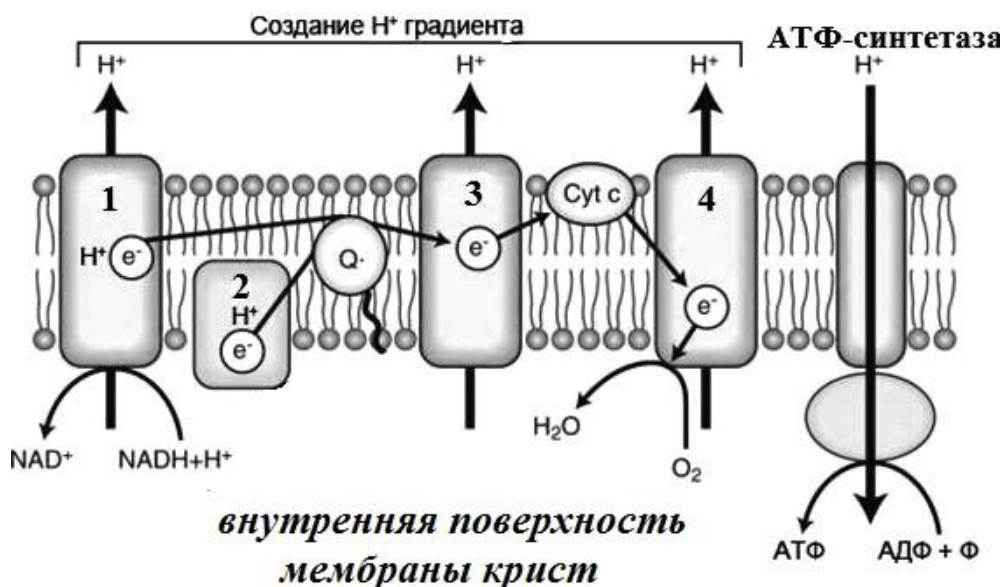


Рис. 15. Окислительное фосфорилирование на мембране крист:  
1-4 – белковые комплексы дыхательной цепи

Таким образом, расщепление одной молекулы глюкозы до углекислого газа и воды обеспечивает синтез **38 молекул АТФ**: на II этапе (гликолиз) синтезируется 2 АТФ, а на III этапе (кислородном) – 36 АТФ.

### Жизненный цикл клетки

**Жизненный цикл клетки** (клеточный цикл) – период существования клетки от её образования до собственного деления или смерти. Жизненный цикл клетки состоит из митоза и промежуточного периода – интерфазы. Интерфаза занимает около 90% жизненного цикла клетки.

#### Периоды интерфазы:

1. Пресинтетический или постмитотический период ( $G_1$ ) начинается после завершения митоза и длится от нескольких часов до нескольких дней. Он характеризуется интенсивным синтезом РНК и белка, увеличением количества органоидов и активным ростом клетки.

2. Синтетический период (S) характеризуется удвоением молекул ДНК (репликация), синтезом белков-гистонов и удвоением центриолей.

*Репликация (редупликация) ДНК* - удвоение молекул ДНК. Репликация является матричным процессом, т.к. каждая дочерняя цепь ДНК строится, используя в качестве матрицы родительскую ДНК. В основе репликации – принцип *комплементарности* (А-Т, Г-Ц). При этом матрицами служат обе цепи родительской ДНК. Репликацию можно назвать *полуконсервативным* процессом, т.к. после завершения репликации исходные молекулы ДНК оказываются наполовину обновленными. В каждой из дочерних молекул одна цепь – родительская, а вторая – вновь синтезированная. Удлинение цепи ДНК всегда происходит в направлении *от 5'- к 3'-концу*, т. е. очередной нуклеотид присоединяется к 3'-концу растущей цепи. Синтезируемая цепь антипараллельна матричной цепи.

Для эукариотических клеток характерно наличие множества точек начала репликации. Репликация распространяется в обе стороны от каждой точки начала репликации. При этом образуются две *репликативные вилки*, которые движутся в противоположных направлениях. Одна дочерняя цепь синтезируется непрерывно – она называется *ведущей* или лидирующей. Вторая цепь ДНК синтезируется короткими фрагментами - *фрагментами Оказаки*. Эта цепь называется *отстающей* или запаздывающей (рис.16).

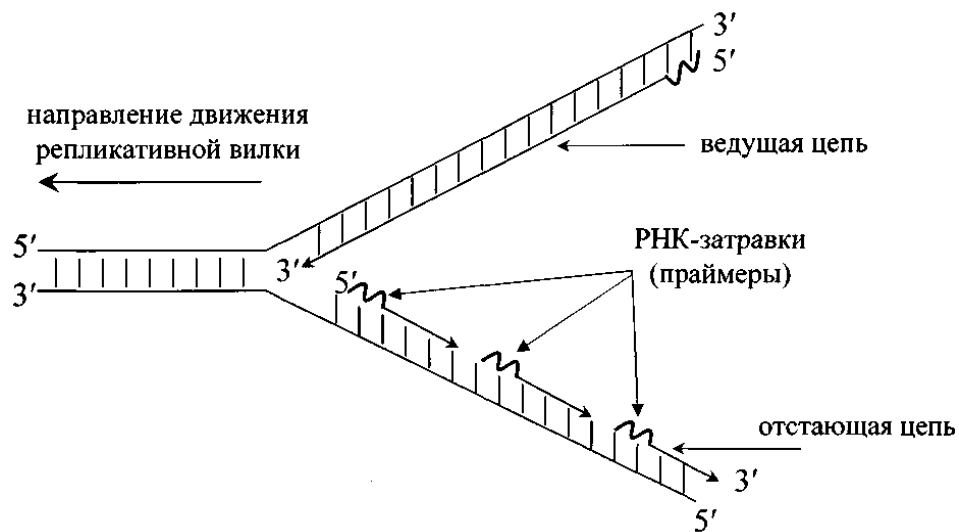


Рис. 16. Репликативная вилка

Основной фермент репликации – *ДНК-полимераза*. Однако ДНК-полимераза не может начинать процесс «с нуля», поэтому начинает синтез фрагментов дочерней ДНК другой фермент - ДНК-праймаза. ДНК-праймаза синтезирует РНК-затравку (праймер) – короткую последовательность из РНК-нуклеотидов. После возникновения 3'- конца растущего полинуклеотида процесс продолжает ДНК-полимераза. На завершающем



этапе репликации РНК-затравки вырезаются, а отдельные фрагменты ДНК сшиваются лигазой.

3. Постсинтетический (или премитотический,  $G_2$ ) период включает подготовку клетки к делению: запасание энергии в АТФ, созревание центриолей, синтез иРНК и белков (в первую очередь тубулина).

### **Митоз**

*Митоз* (греч. *mitos* - нить) – непрямоe деление клетки. Митоз подразделяют на 4 фазы: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

1. Профаза. Хроматин конденсируется в хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух сестринских *хроматид*. Транскрипция полностью прекращается. Исчезают ядрышки, ядерная оболочка фрагментируется. Центросомы начинают расходиться друг от друга на некоторое расстояние. В конце профазы начинается образование *веретена деления*. Набор хромосом  $2n4c$ .

2. Метафаза. Хромосомы, состоящие из двух хроматид, располагаются по экватору клетки. К центромерам хромосом прикрепляются микротрубочки веретена деления. Контакт между хроматидами сохраняется в области центромеры. Набор хромосом  $2n4c$ .

3. Анафаза начинается с разъединения сразу всех хромосом в центромерных участках. Сестринские хромосомы, состоящие из одной хроматиды, синхронно расходятся к противоположным полюсам клетки. Анафаза – самая короткая стадия митоза. У каждого полюса набор хромосом  $2n2c$ , а в целом в клетке  $4n4c$ .

4. Телофаза. Хромосомы деконденсируются, ядерная оболочка восстанавливается, появляется ядрышко. Разрушается веретено деления. Телофаза заканчивается разделением исходной клетки на две дочерние – происходит цитокинез. Образуются 2 дочерние клетки с набором  $2n2c$ .

*Значение митоза*. Митоз обеспечивает:

- рост и развитие организма;
- регенерацию;
- бесполое размножение.

Митоз – способ деления соматических клеток. Из одной диплоидной клетки образуются две равнозначные диплоидные клетки.

## Мейоз

*Мейоз* (от греч. *meiosis* – уменьшение) – способ деления клеток, в результате которого вдвое уменьшается число хромосом. Из одной диплоидной клетки образуется четыре гаплоидных.

Мейоз состоит из двух делений.

### I деление мейоза - редукционное.

1) *Профаза I*. Набор хромосом  $2n4c$ . Занимает большой отрезок времени (от суток до нескольких лет). Состоит из нескольких стадий:

а) Лептотена или стадия тонких нитей (греч. *leptos* – узкий, тонкий). Хромосомы спирализуются и становятся заметными в виде тонких нитей.

б) Зиготена или стадия объединяющихся нитей (греч. *zygon* - парный). Осуществляется конъюгация гомологичных хромосом – синапсис. Формируются биваленты – это соединения двух гомологичных хромосом. При этом каждая хромосома состоит из двух хроматид. Бивалент включает 4 хроматиды. Число бивалентов равно гаплоидному числу хромосом.

в) Пахитена или стадия толстых нитей (греч. *pahis* - толстый). Самая длительная стадия профазы (до 50% времени). На этой стадии происходит кроссинговер - обмен одинаковыми участками гомологических хромосом. Результатом кроссинговера является рекомбинация генов.

г) Диплотена или стадия двойных нитей (греч. *diplos* - двойной). На этой стадии происходит отталкивание гомологичных хромосом друг от друга, которое начинается в зоне центромер. По мере отталкивания хромосом в бивалентах хорошо видны хиазмы – места перекреста гомологичных хромосом. В пахитене и в диплотене активизируется транскрипция. Часто это совпадает с ростом половых клеток. Клетка интенсивно синтезирует и запасает белки, необходимые для будущего развития зародыша.

д) Диакинез или стадия расходящихся нитей (греч. *kinema* – движение). Характеризуется уменьшением числа хиазм, укорочением бивалентов, исчезновением ядрышек. Разрушается ядерная оболочка. Образуется веретено деления.

2) *Метафаза I*. Биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости веретена деления. В клетке набор хромосом  $2n4c$ .

3) *Анафаза I*. Биваленты разделяются, гомологичные хромосомы расходятся к полюсам веретена деления. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Распределение гомологичных хромосом случайное, поэтому происходит перекомбинация хромосом из разных пар. У полюсов становится по  $1n2c$ , а в целом в клетке  $2n4c$ .

4) Телофаза I. Формируются ядерная оболочка и ядрышко. Клетка делится на две с гаплоидным набором хромосом ( $1n2c$ ).

За телофазой I деления следует короткая интерфаза, в которой не происходит синтеза ДНК, и клетки приступают к следующему делению.

**II деление мейоза - эквационное.** Похоже на митоз, но происходит с гаплоидным набором хромосом. В профазе II и метафазе II набор хромосом  $1n2c$ . В анафазе II у полюсов становится по  $1n1c$ , а в целом в клетке  $2n2c$ . В результате после двух делений мейоза из одной клетки образуются четыре гаплоидных ( $1n1c$ ). Мейоз лежит в основе созревания половых клеток.

**Значение мейоза.** Мейоз лежит в основе образования половых клеток – гамет.

### Размножение

*Размножение* - универсальное свойство живых организмов, способность к воспроизведению себе подобных. Приводит к увеличению численности особей и их расселению. Различают бесполое и половое размножение.

**Бесполое размножение** – это размножение без участия половых клеток. При этом начало новому организму дает одна родительская особь. Потомки являются генетическими копиями родительского организма.

*Виды бесполого размножения:*

1. Деление надвое. Может происходить продольно (эвглена зеленая), поперечно (инфузория туфелька) или без определенной ориентации (амеба).

2. Шизогония или множественное деление (малярийный плазмодий). Сначала многократно митозом делится ядро и образуется многоядерная клетка. Затем вокруг каждого из ядер обособляется цитоплазма, и клетка распадается на множество более мелких клеток.

3. Почкование (дрожжи, гидра). Новые особи образуются в виде выростов на теле родительской особи.

4. Спорообразование (хламидомонада, папоротники). Дочерний организм развивается из специализированной клетки-споры.

5. Фрагментация (белая планария). Заключается в распаде тела многоклеточного организма на части, которые далее превращаются в самостоятельных особей.

6. Вегетативное размножение – размножение частями организма. Например, у растений – черенками, усами, луковичками, клубнями, корневищами; у грибов – участками мицелия.

7. Полиэмбриония – разделение зиготы на несколько бластомеров, каждый из которых способен развиться в новый организм (однойцевые близнецы у человека).

*Биологическая роль бесполого размножения:* быстрое увеличение количества потомства; сохранение генетической стабильности вида.

**Половое размножение** – размножение при помощи половых клеток – гамет. При половом размножении начало новому организму дают две родительские особи: мужская и женская.

*Виды полового размножения:*

1. Агаметогамия – половой процесс, не сопровождающийся образованием гамет.

а) конъюгация (инфузории);

б) гаметангиогамия (мукор).

2. Гаметогамия – половой процесс, сопровождающийся образованием гамет.

а) изогамия – мужские и женские гаметы подвижны и морфологически не различимы (хламидомонада);

б) гетерогамия – обе гаметы подвижны, но женская крупнее (бурые водоросли);

в) овогамия – женская гамета крупная и неподвижная и называется яйцеклеткой, мужская гамета мелкая и подвижная и называется сперматозоидом (вольвокс).

3. Партеногенез – развитие яйцеклетки без участия сперматозоида. Естественный партеногенез характерен для тлей, низших ракообразных, пчел, ос, некоторых ящериц и змей. Организмы, развивающиеся в результате партеногенеза, могут быть гаплоидными (например, самцы у пчел) или диплоидными.

а) гиногенез – форма партеногенеза, при которой сперматозоид активизирует яйцеклетку, но его ядро (мужской пронуклеус) не сливается с женским, в развитии не участвует (например, у серебряного карася).

б) андрогенез – развитие яйцеклетки с участием только мужского пронуклеуса (например, у табака, кукурузы, иногда у тутового шелкопряда).

Организмы, образующие и женские, и мужские гаметы называются гермафродиты (кишечнополостные, плоские черви, моллюски). У большинства гермафродитов оплодотворение перекрестное.

*Биологическая роль полового размножения:* увеличение генетического разнообразия потомства, что повышает выживаемость в изменяющихся условиях среды и способствует успеху эволюции вида в целом.

## Периодизация онтогенеза

**Онтогенез** - индивидуальное развитие организма, начинается с первого деления зиготы и заканчивается смертью.

В онтогенезе выделяют периоды:

1. Доэмбриональный – включает гаметогенез и оплодотворение.
2. Эмбриональный период – начинается с первого деления зиготы и заканчивается выходом из яйцевых или зародышевых оболочек.
3. Постэмбриональный – начинается с выхода из яйцевых или зародышевых оболочек и заканчивается смертью.

### Доэмбриональный период

**Гаметогенез** – образование половых клеток – гамет. Образование женских половых клеток называется оогенез, образование мужских клеток - сперматогенез.

**Сперматогенез** включает 4 стадии:

1. Стадия размножения. Сперматогонии делятся митозом, их число увеличивается. Хромосомный набор  $2n2c$ .
2. Стадия роста. Сперматогонии перестают делиться, незначительно увеличиваются в размерах. На этой стадии клетки называются сперматоциты первого порядка и имеют хромосомный набор  $2n4c$ .
3. Стадия созревания. Сперматоцит I порядка вступает в мейоз. После первого деления мейоза образуются два сперматоцита второго порядка с хромосомным набором  $1n2c$ . После второго деления мейоза из каждого сперматоцита II порядка образуются по две сперматиды с хромосомным набором  $1n1c$ .
4. Стадия формирования. Сперматиды теряют большую часть цитоплазмы, у них образуется головка, шейка, хвост и они превращаются в сперматозоиды ( $1n1c$ ).

**Оогенез** включает 3 стадии:

1. Стадия размножения. Оогонии делятся митозом, их число увеличивается. Оогонии имеют хромосомный набор  $2n2c$ .
2. Стадия роста. Оогония перестает делиться, превращается в ооцит первого порядка. В этот период клетка значительно увеличивается в размерах, накапливает большой запас питательных веществ. В конце стадии роста ооцит I имеет хромосомный набор  $2n4c$ .
3. Стадия созревания. Ооцит I вступает в мейоз. В ходе первого деления мейоза идет неравномерное разделение цитоплазмы, образуются

одна крупная клетка – ооцит II порядка ( $1n2c$ ) и первое редукционное тельце ( $1n2c$ ). После второго деления мейоза из ооцита II образуются одна крупная яйцеклетка ( $1n1c$ ) и второе редукционное тельце. Из первого редукционного тельца образуются еще 2 редукционных тельца. Таким образом, из одного ооцита первого порядка образуется 1 яйцеклетка и 3 редукционных тельца (по  $1n1c$ ). Биологический смысл неравномерных делений созревания заключается в накоплении питательных веществ в одной клетке. У большинства животных второе деление мейоза завершается только после оплодотворения.

**Оплодотворение** – процесс слияния мужской и женской половых клеток с образованием одноклеточного зародыша – зиготы.

Включает три стадии:

1. Дистантное взаимодействие гамет. Сперматозоид движется по направлению к яйцеклетке. Движение направляется веществами, которые выделяются яйцеклеткой (гамоны). Это явление называется положительным хемотаксисом.

2. Контактное взаимодействие гамет. Сначала происходит узнавание между сперматозоидом и яйцеклеткой с помощью рецепторов. Затем в сперматозоиде запускается акросомальная реакция: оболочка яйцеклетки растворяется. Внутри яйцеклетки проникает ядро сперматозоида и центриоль. В ответ на это в яйцеклетке запускается кортикальная реакция. Образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению других сперматозоидов.

3. Образование синкариона. Ядра сперматозоида и яйцеклетки объединяются и образуется диплоидная зигота.

*Значение оплодотворения:*

1. Восстанавливает диплоидный набор хромосом, характерный для родительских организмов.
2. Способствует генетическому разнообразию потомства.

### **Эмбриональный период**

**Дробление** – ряд митотических делений зиготы, которые не сопровождаются ростом вновь образованных клеток. В результате дробления образуется однослойный зародыш – бластула (рис.17). Стенка бластулы называется бластодерма, отдельные клетки бластулы – бластомеры, полость бластулы – бластоцель. Плоскости деления зиготы называются борозды дробления. Тип дробления зависит от количества желтка в яйцеклетке.

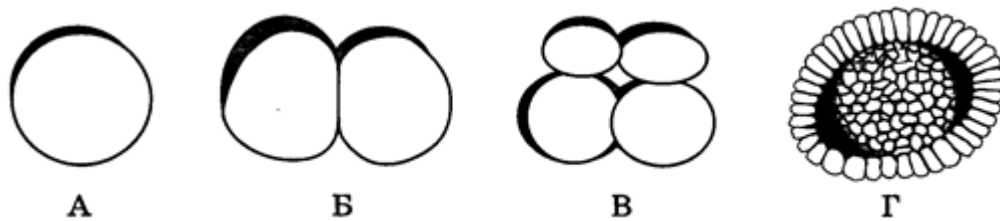


Рис. 17. Дробление: А – зигота, Б – стадия двух бластомеров, В – стадия четырех бластомеров, Г - бластула

**Гастрюляция** – процесс образования двух- и трехслойного зародыша – гастрюлы. Выделяют два этапа гастрюляции:

а) Ранняя гастрюляция – образование 2-ух зародышевых листков - эктодермы и энтодермы. Эктодерма – наружный зародышевый листок, энтодерма – внутренний зародышевый листок. Ранняя гастрюляция у ланцетника происходит путем инвагинации (впячивания). Бластомеры на вегетативном полюсе бластулы впячиваются внутрь и образуют энтодерму, наружный слой клеток становится эктодермой. Между экто- и энтодермой сохраняется полость – *бластицель*. Возникает новая полость – *гастроцель* (полость первичной кишки), в которую ведет первичный рот – *бластопор*. Клетки, которые окружают первичный рот, называются *губами бластопора*.

б) Поздняя гастрюляция – образование 3-го (среднего) зародышевого листка - мезодермы. У ланцетника мезодерма образуется путем выпячивания и отшнуровывания спинной части энтодермы. В отделяющихся закладках мезодермы формируются полости, которые в последующем образуют целом (вторичную полость тела). Такой способ образования мезодермы называется *энтероцельным* (рис.18).

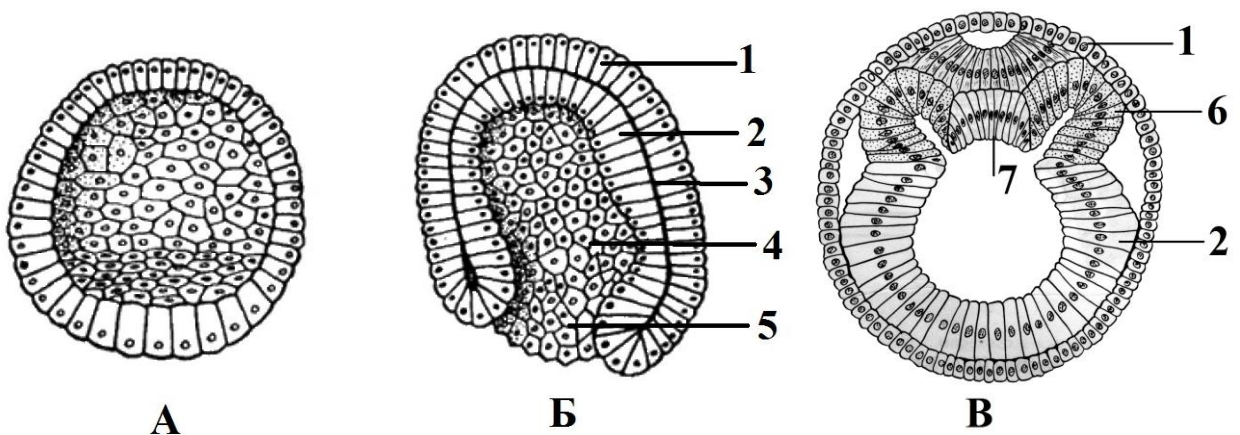


Рис. 18. Гастрюляция у ланцетника: А – бластула, Б – двухслойная гастрюла (ранняя), В – образование мезодермы (поздняя гастрюляция); 1 – эктодерма, 2 – энтодерма, 3 – остаток бластоцеля, 4 – гастроцель, 5 – бластопор, 6 – мезодерма, 7 – материал хорды

**Первичный органогенез** - образование первичных органов. К ним относятся хорда, нервная трубка, первичная кишка, сомиты, спланхнотом.

Первая фаза первичного органогенеза – нейруляция или фаза образования осевых органов – хорды и нервной трубки. *Хорда* – осевой тяж, выполняет функцию внутреннего скелета, обособляется одновременно с мезодермой.

#### Образование нервной трубки

Над хордой эктодерма утолщается, образует нервную пластинку. В ней появляется углубление – нервный желобок. Его края – нервные валики – приподнимаются и смыкаются, образуется нервная трубка (рис.19А). Смыкание нервной трубки начинается в шейном отделе, затем распространяется назад и завершается в головном отделе. Зародыш на стадии образования нервной трубки называется *нейрулой* (рис.19Б).

После смыкания нервной трубки между ней и кожной эктодермой остается группа клеток, которая называется *нервный гребень*. Клетки нервного гребня дают начало ганглиям периферической нервной системы, мозговому веществу надпочечников, пигментным клеткам кожи.

#### Дифференцировка мезодермы

В дорсальной (спинной) части зародыша мезодерма разделяется на сегменты - сомиты:

- склеротом (дает начало скелету)
- миотом (дает начало скелетным мышцам)
- дерматом (дает начало дерме кожи)
- нефрогонотом или ножки сомитов (дает начало почкам и гонадам).

В вентральной (брюшной) части зародыша мезодерма разделяется на два листка спланхнотома - висцеральный и париетальный. Полость между двумя листками спланхнотома – целом (вторичная полость тела).

#### **Образование окончательных органов.**

*Эктодерма* дает начало нервной системе, эпидермису кожи и его производным (волосы, ногти, кожные железы), эмали зубов, органам чувств.

*Энтодерма* дает начало эпителию слизистой оболочки пищеварительной и дыхательной систем, пищеварительным железам.

*Мезодерма* дает начало органам опорно-двигательной системы, сердечно-сосудистой системы, выделительной и половой систем и др.



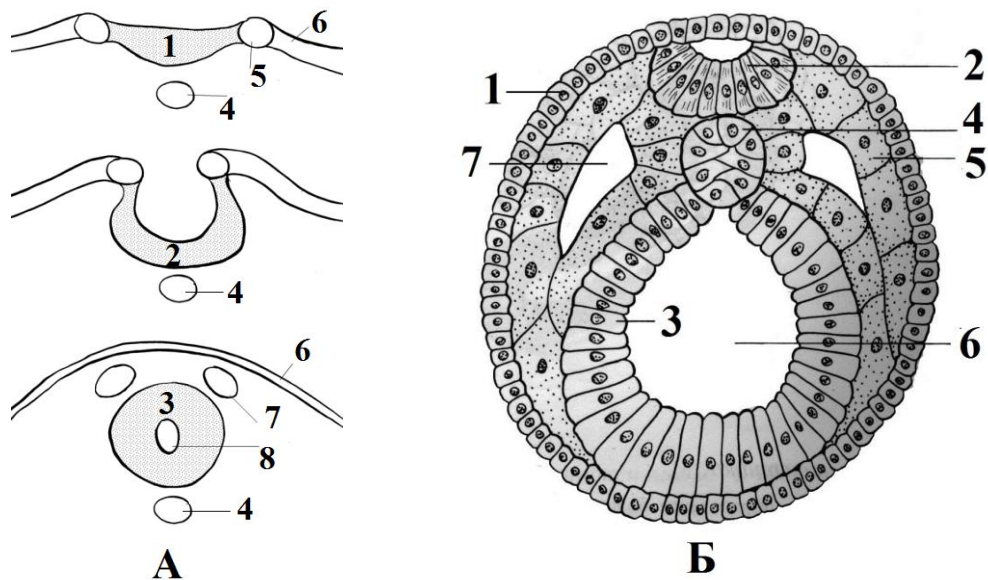


Рис. 19. А – образование нервной трубки: 1 – нервная пластинка, 2 – нервный желобок, 3 – нервная трубка, 4 – хорда, 5 – нервные валики, 6 – кожная эктодерма, 7 – нервный гребень, 8 – невроцель; Б - нейрула: 1 – кожная эктодерма, 2 – зачаток нервной трубки, 3 – энтодерма кишечника, 4 – хорда, 5 – мезодерма, 6 – полость вторичной кишки, 7 - целом

### Постэмбриональный период

Ранний постнатальный период развития характеризуется двумя вариантами развития: прямым и непрямым.

*При прямом развитии* из яйца на свет появляется организм, похожий на взрослый, только меньших размеров и имеющий недоразвитые некоторые системы органов. Характерно для млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб.

*При непрямом развитии* (развитии с метаморфозом) из яйца появляется личинка, резко отличающаяся от взрослого организма и характеризующаяся наличием особых личиночных органов.

При развитии с полным метаморфозом организм проходит стадии: яйцо – личинка – куколка – взрослая особь (имаго). Характерно для бабочек, пчел, муравьев, комаров, мух и т.д. При развитии с неполным метаморфозом организм проходит стадии: яйцо – личинка (много раз линяет) – взрослая особь (имаго). Характерно для тараканов, кузнечиков, саранчи.

*Значение метаморфоза:*

1. Уменьшает внутривидовую конкуренцию, так как личинки занимают другую экологическую нишу, что способствует выживаемости потомства.

2. У некоторых видов, ведущих прикрепленный образ жизни, свободноплавающие личинки служат для расселения (коралловые полипы).

## Генетика

Генетика – наука о закономерностях наследственности и изменчивости.

### Основные понятия генетики

*Наследственность* – свойство организма передавать свои признаки потомкам.

*Изменчивость* – свойство организма приобретать новые признаки, отсутствующие у родителей.

*Ген* – участок ДНК, отвечающий за синтез одного из видов РНК (иРНК, тРНК и рРНК).

*Аллельные гены* – гены, занимающие одно и то же место (локус) в гомологичных хромосомах и контролирующие один и тот же признак.

*Гомологичные хромосомы* – хромосомы, одинаковые по размеру, форме, набору генов, но отличающиеся по происхождению (одна материнская, другая отцовская) (рис.20).

*Гомозигота* – организм с одинаковыми аллельными генами.

*Гетерозигота* – организм с разными аллельными генами.

*Моногибридное скрещивание* – скрещивание особей, анализируемых по одной паре альтернативных признаков.

*Дигибридное скрещивание* – скрещивание особей, анализируемых по 2 парам альтернативных признаков.

*Альтернативные признаки* – взаимоисключающие признаки (желтая и зеленая окраска семян гороха, карие и голубые глаза).

*Фенотип* – совокупность признаков организма.

*Генотип* – совокупность генов организма.

*Геном* – совокупность генов гаплоидного набора хромосом, характерных для определенного вида организмов.

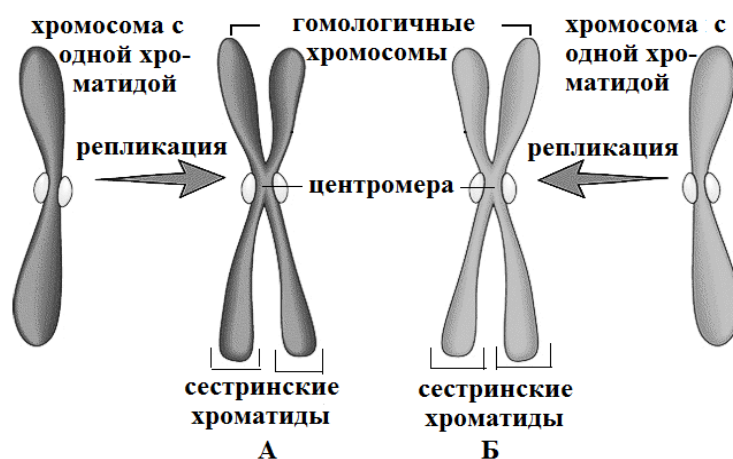


Рис. 20. Гомологичные хромосомы:  
А – отцовская хромосома, Б – материнская хромосома

*Кариотип* – совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерных для определенного вида организмов (рис.21).

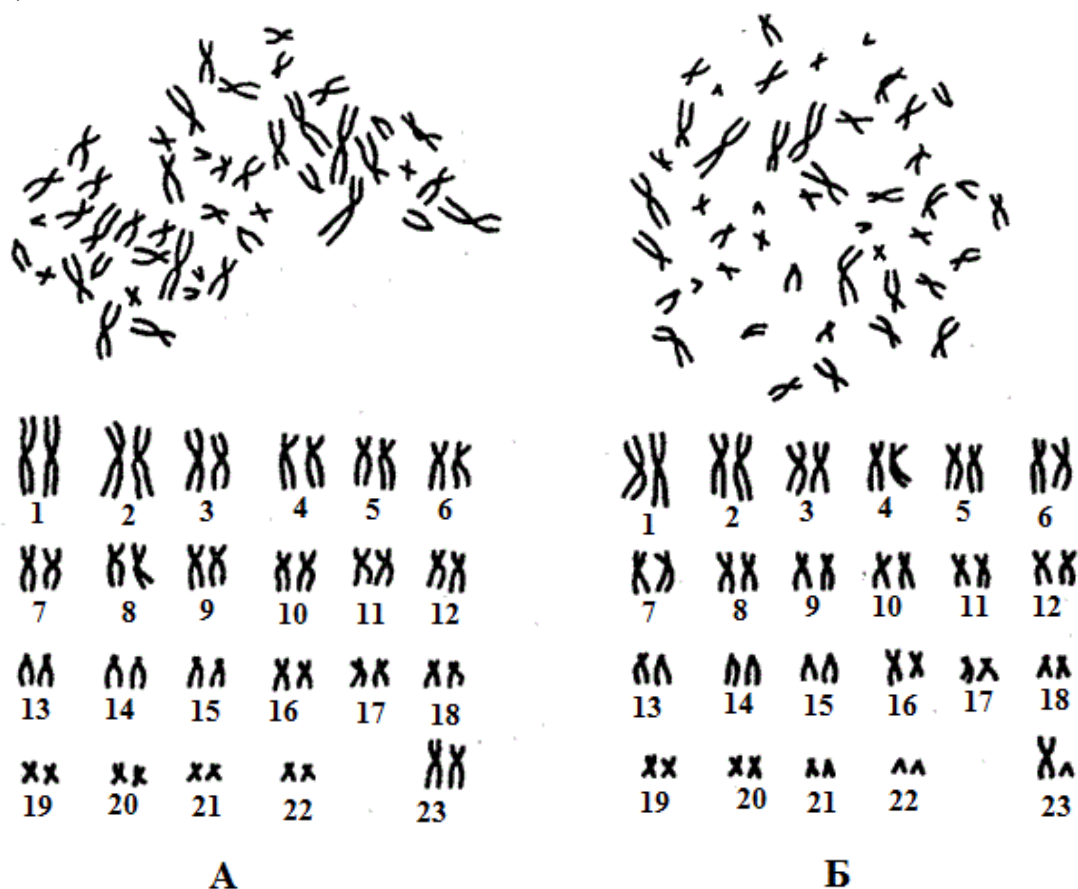


Рис. 21. Нормальный кариотип человека:

А — женщины, Б — мужчины

### Методы генетики

1. **Гибридологический метод.** Метод основан на скрещивании организмов с последующим математическим анализом расщепления признаков в потомстве. Метод позволяет: 1) определить тип наследования признака (доминантный или рецессивный признак, наследуется сцеплено с полом или аутосомно); 2) получить организмы с новыми комбинациями признаков. Метод предложен Г.Менделем.

2. **Генеалогический метод** (метод родословных) – изучение наследования признака в семье или роду с указанием типа родственных связей между членами семьи. Метод применяется при решении следующих задач: 1) для установления наследственного характера признака; 2) определение типа наследования; 3) определение вероятности появления изучаемого признака у потомков; 4) при медико-генетическом консультировании.

**3. Цитогенетический метод.** Метод основан на изучении кариотипа в норме и при патологии. При этом используют различные методы окраски хромосом, культуры клеток. Метод позволяет диагностировать генетические заболевания, связанные с нарушением строения и числа хромосом, а также помогает определить локализацию генов в хромосомах.

**4. Близнецовый метод.** С помощью этого метода можно определить роль генотипа и факторов внешней среды в проявлении признака. Метод основан на изучении генетических закономерностей у разных групп близнецов - *монозиготных* (однойяцевых) и *дизиготных* (разнойяцевых).

**5. Популяционно-статистический метод.** Позволяет определить частоту встречаемости отдельных генов и генотипов в популяциях. Основан на применении закона Харди-Вайнберга. Закон Харди-Вайнберга был создан для идеальной популяции. Черты идеальной популяции: 1) численность популяции достаточна велика; 2) популяция характеризуется панмиксией – ничем неограниченным свободным скрещиванием особей; 3) популяция, на которую не действуют факторы эволюции, такие как мутации, естественный отбор, популяционные волны, дрейф генов.

Однако этот закон условно может быть применим и для реальной популяции.

Математическое выражение закона Харди-Вайнберга.

Пусть  $p$  – частота доминантного аллеля  $A$ ,  $q$  – рецессивного аллеля  $a$ .

$$pA+qa=1$$

$$(pA+qa)^2=p^2AA+2pqAa+q^2aa=1$$

**6. Биохимический метод.** Метод основан на изучении активности ферментов и аминокислотного состава белков. Метод позволяет выявить генные мутации.

### Законы наследственности Г.Менделя

#### I закон – закон единообразия гибридов первого поколения.

При скрещивании двух гомозиготных организмов, анализируемых по одной паре альтернативных признаков, все потомство единообразно, то есть одинаково по фенотипу (все с доминантным признаком), так и по генотипу (все гетерозиготны).

#### II закон – закон расщепления.

При скрещивании двух гетерозиготных организмов, анализируемых по одной паре альтернативных признаков, в потомстве наблюдается расщепление: по генотипу – 1:2:1, по фенотипу – 3:1.

### **III закон - закон независимого наследования признаков.**

При ди- или полигибридном скрещивании, признаки, за которые отвечают гены, находящиеся в разных парах гомологичных хромосом, наследуются независимо и комбинируются у потомства случайным образом.

### **Взаимодействие генов**

#### **1. Взаимодействие аллельных генов**

а) *полное доминирование* - тип взаимодействия аллельных генов, при котором один ген (доминантный) полностью подавляет действие другого гена (рецессивного), у гетерозигот проявляется доминантный признак.;

б) *неполное доминирование* - тип взаимодействия аллельных генов, при котором доминантный ген не полностью подавляет действие рецессивного гена, у гетерозигот проявляется промежуточный признак.

в) *кодоминирование* - тип взаимодействия аллельных генов, при котором оба гена являются доминантными, друг друга не подавляют, действуют вместе и образуют новый признак. Пример кодоминирования наследование IV группы крови у человека.

г) *сверхдоминирование* - тип взаимодействия аллельных генов, при котором рецессивный аллельный ген в гетерозиготе усиливает действие доминантного аллеля, поэтому у гетерозиготы признак более выражен чем у доминантной гомозиготы. Сверхдоминирование лежит в основе гетерозиса – явления гибридной силы.

#### **2. Взаимодействие неаллельных генов**

а) *комплементарность* – тип взаимодействия неаллельных генов, при котором доминантные гены разных аллельных пар, действуя вместе, обеспечивают появление нового признака (например, наследование окраски цветков у душистого горошка, форма плодов у тыквы).

б) *эпистаз* - тип взаимодействия неаллельных генов, при котором гены одной аллельной пары подавляют действие как доминантного, так и рецессивного гена другой аллельной пары. Различают:

- доминантный эпистаз (ген-подавитель в доминантном состоянии, например, наследование масти у лошадей, окраска плодов у тыквы);
- рецессивный эпистаз (ген-подавитель в рецессивном состоянии, например наследование окраски у мышей);

в) *полимерия* - тип взаимодействия неаллельных генов, при котором гены из разных аллельных пар отвечают за один признак. При этом они

обозначаются одинаковыми буквами, но с разными индексами:  $A_1A_1A_2A_2$ ;  $a_1a_1a_2a_2$ . Различают:

- кумулятивную полимерию (степень выраженности признака зависит от числа доминантных генов в генотипе: чем больше доминантных генов, тем признак более выражен, например, наследование пигментации кожи у человека).

- некумулятивную полимерию (выраженность признака зависит не от числа, а от наличия доминантных генов в генотипе, наличие хотя бы одного доминантного гена из любой пары обеспечивает максимальное выражение признака, например, наследование формы плодов у пастушьей сумки).

### Типы наследования

**Аутосомное наследование** – это наследование признаков, гены которых расположены в неполовых хромосомах - аутосомах. Аутосомное наследование может быть доминантным или рецессивным.

Тип наследования можно определить путем анализа родословных.

а) *аутосомный доминантный тип наследования* характеризуется:

- оба пола наследуют признак в равной степени;
- признак встречается в каждом поколении родословной;
- соотношение членов родословной с признаком и без признака (больных и здоровых) близко к 1:1;
- если признак отсутствует у родителей, то дети также будут лишены этого признака (рис.22).

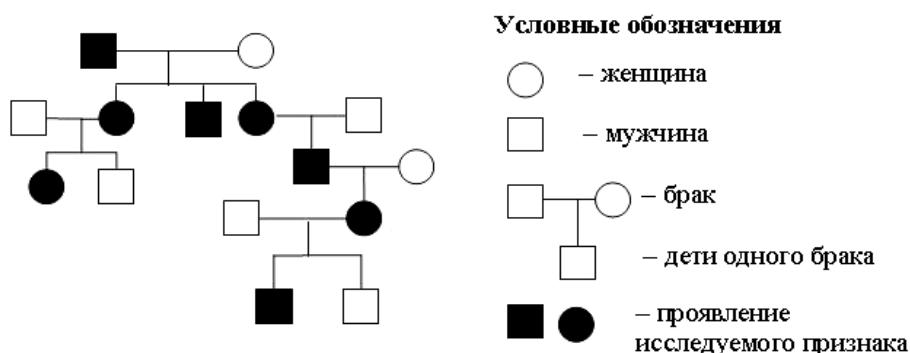


Рис. 22. Пример родословной с аутосомно-доминантным типом наследования

По аутосомно-доминантному типу наследуются хорей Хантингтона, полидактилия (многопалость), брахидактилия (короткопалость, вызванная отсутствием дистальных фаланг), глаукома (заболевание, сопровождающееся повышением внутриглазного давления) и др.

б) *аутосомный рецессивный тип наследования* характеризуется:

- оба пола наследуют признак в равной степени;
- признак встречается не в каждом поколении родословной;
- у родителей, не имеющих признака, могут быть дети, несущие признак;
- часто признак проявляется у детей, родители которых являются кровными родственниками;
- если оба родителя имеют признак, то все дети также будут иметь этот признак (рис.23).

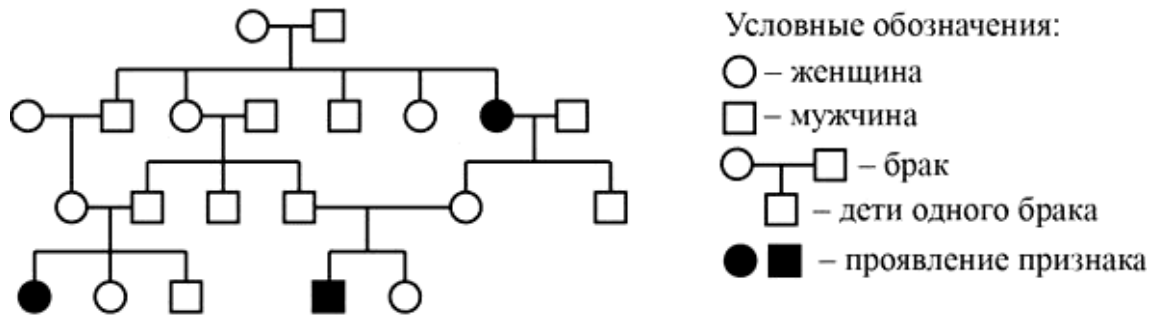


Рис. 23. Пример родословной с аутосомно-рецессивным типом наследования

Признак с данным типом наследования проявляются только гомозигот. Аутосомно-рецессивный тип наследования характерен для гидроцефалии (заболевание, которое характеризуется аномальным увеличением количества спинно-мозговой жидкости внутри желудочков мозга и в подболоочечных пространствах), серповидно-клеточной анемии (заболевание, при котором эритроциты приобретают серповидную форму), муковисцидоза, фенилкетонурии и др.

**Сцепленное с полом наследование** – это наследование признаков, гены которых расположены в половых хромосомах (X или Y).

а) *X-сцепленный доминантный тип наследования* (рис.24) характеризуется

- женщины наследуют признак чаще, чем мужчины;
- если признак есть только у супруги, его наследуют либо все дети (мать гомозиготна), либо половина детей независимо от их пола (мать гетерозиготна);
- если признак есть только у супруга, он наследуется всеми дочерьми.

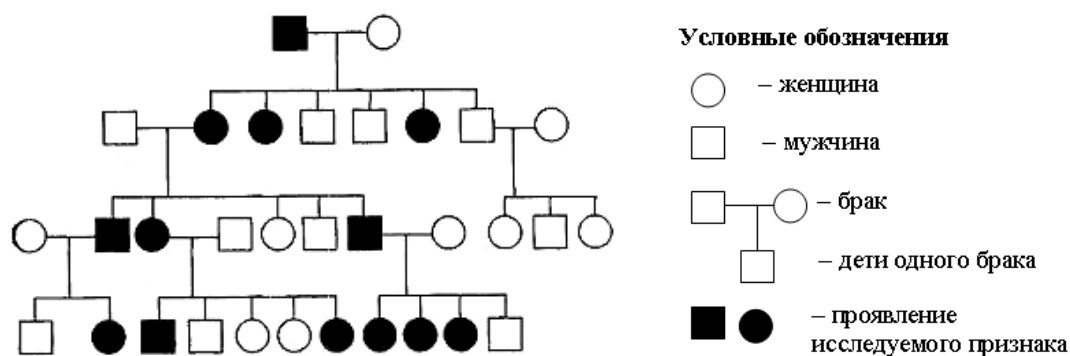


Рис. 24. Пример родословной с X-сцепленным доминантным типом наследования

Иногда трудно отличить X-сцепленный доминантный тип от аутосомно-доминантного типа наследования. В этом случае обращают внимание на семьи, в которых передача признака происходит через отцов (признак наследуют все дочери). По X-сцепленному доминантному типу наследуется витамин D-резистентный рахит.

б) X-сцепленный рецессивный тип наследования (рис.25) характеризуются.

- мужчины наследуют признак чаще, чем женщины;
- в браке, где оба супруга лишены признака, могут родиться дети, имеющие его, при этом он наследуется 50% сыновей.

Рецессивный ген, содержащийся в X-хромосоме, у мужского пола проявляется всегда, т.к. в Y-хромосоме нет аллельного ему гена (такое явление называется гемизиготностью). По данному типу наследуется гемофилия (нарушение свёртывания крови), дальтонизм (нарушение цветового зрения).

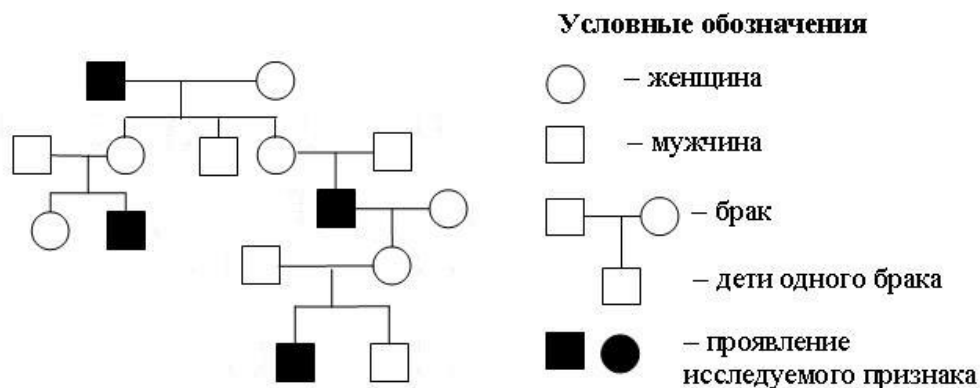


Рис. 25. Пример родословной с X-сцепленным рецессивным типом наследования



в) *Y-сцепленное наследование* (голандрическое) отличается прямой передачей признака от отца всем сыновьям и проявлением этого признака в каждом поколении у потомков мужского пола (рис.26). Возможно, так наследуется признак «волосатых ушей» (гипертрихоз ушной раковины).

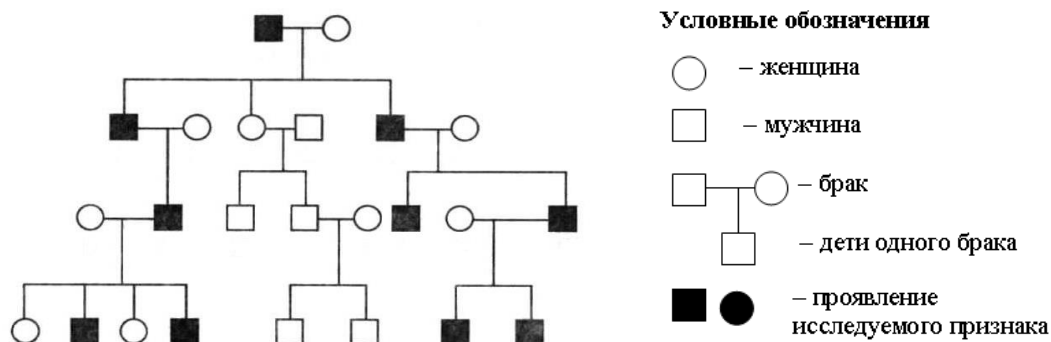


Рис. 26. Пример родословной с голандрическим типом наследования

### Хромосомная теория Т. Моргана

1. Гены находятся в хромосомах. Каждый ген занимает в хромосоме строго определённое место (локус). Гены в хромосомах расположены линейно.

2. Гены, которые находятся в одной хромосоме, представляют собой группу сцепления генов. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом.

3. Сцепление генов может нарушаться в результате кроссинговера (перекреста хромосом), в процессе которого между гомологичными хромосомами происходит обмен одним или несколькими аллельными генами.

4. Расстояние между генами в хромосоме прямо пропорционально частоте кроссинговера между ними.

**Сцепленное наследование** – наследование признаков, за которые отвечают гены, расположенные в одной хромосоме.

При полном сцеплении кроссинговер между генами по каким-либо причинам невозможен, или гены близко расположены друг к другу и вероятность кроссинговера между ними настолько мала, что им можно пренебречь.

При частичном сцеплении между генами возможен кроссинговер. Кроссинговер происходит не всегда, поэтому кроссоверных (рекомбинантных) особей значительно меньше, чем количество основных особей. Это может служить критерием для определения сцепления генов,

находятся ли гены в одной хромосоме или в разных парах гомологичных хромосом.

На основании анализа частоты кроссинговера определяют расстояние между генами и составляют генетические карты хромосом. Расстояние между генами выражают в процентах кроссинговера или морганидах (1 морганида соответствует 1% кроссинговера).

### Генетика пола

Различают несколько вариантов определения пола:

1. Пол определяется составом половых хромосом:

- у млекопитающих женский пол – гомогаметный (несет одинаковые половые хромосомы XX и образует один тип гамет), мужской пол – гетерогаметный (несет разные половые хромосомы XY и образует 2 типа гамет);

- у птиц, бабочек гомогаметный пол мужской (ZZ), гетерогаметный – женский пол (ZW);

2. Пол определяется числом половых хромосом. Например, у кузнечиков самки - XX, а самцы – XO.

3. Пол определяется соотношением числа X-хромосом и числа наборов аутосом (такое отношение называется половым индексом). Такой тип определения пола характерен для дрозофилы. Если половой индекс равен 1 (2X:2A), то развивается самка, если он равен 0,5 (1X:2A), - развивается самец. Y-хромосома у дрозофил не определяет пола, однако в ней находятся гены фертильности самцов. Самцы XO стерильны.

4. Гапло-диплоидный тип определения пола. У пчел, муравьев, ос нет половых хромосом. Самки развиваются из оплодотворенных яиц и имеют диплоидный набор хромосом, а самцы - из неоплодотворенных яиц и имеют гаплоидный набор хромосом.

5. Пол определяется внешними условиями (например, у некоторых рептилий пол определяется температурой развития яиц).

### Изменчивость

1. **Ненаследственная** (фенотипическая или *модификационная*) изменчивость – изменчивость, не связанная с изменением генотипа и возникающая под влиянием условий среды. Пределы модификационной изменчивости называют *нормой реакции*. Норма реакции признака

определяется генотипом. Различают широкую норму реакции (признак изменяется в широком диапазоне) и узкую.

Свойства модификационной изменчивости:

- 1) не наследуется;
- 2) имеет приспособительный характер;
- 3) имеет массовый (групповой) характер, т.е. проявляется у группы особей, находящихся в одинаковых условиях;
- 4) адекватна изменениям условий среды и предсказуема (Ч.Дарвин называл модификационную изменчивость *определенной*);
- 5) носит постепенный характер;
- 6) обратима, т.е. модификации исчезают, если прекращается действие вызвавшего их фактора.

**2. Наследственная** изменчивость связана с изменениями генотипа.

а) *комбинативная* изменчивость является результатом рекомбинации генов у потомков, возникает при половом размножении.

Механизмы комбинативной изменчивости:

- кроссинговер (в профазе I мейоза при гаметогенезе);
- независимое расхождение гомологичных хромосом (в анафазу I мейоза при гаметогенезе);
- случайное слияние гамет при оплодотворении.

Значение: способствует увеличению генетического разнообразия потомства; лежит в основе гибридологического метода в генетике и селекции, позволяет получать организмы с необходимыми человеку комбинациями признаков.

б) *мутационная* изменчивость – вызывается мутациями – непредсказуемыми скачкообразными изменениями генотипа. Термин предложен Г.де Фризом в 1901г.

Факторы, вызывающие мутацию, называются мутагены. Различают:

- физические мутагены (ионизирующее излучение, ультрафиолетовые лучи);
- химические (формалин, аналоги азотистых оснований, соли тяжелых металлов, гербициды);
- биологические (ДНК вирусов, гельминты и продукты их жизнедеятельности).

Классификации мутаций:

1. По уровню организации генетического материала, на котором возникла мутация: генные, хромосомные и геномные.

2. По влиянию на жизнеспособность: летальные (приводят к гибели организма), полуметальные (снижают жизнеспособность, организм обычно не доживает до репродуктивного возраста), нейтральные (не влияют на жизнеспособность), благоприятные.

3. По проявлению в гетерозиготе: доминантные и рецессивные.

4. По типу клеток, в которых возникает мутация: соматические (возникают в клетках тела и при половом размножении не наследуются) и генеративные (возникают в половых клетках).

5. По локализации в клетке: ядерные (в ДНК ядра) и цитоплазматические (в ДНК митохондрий и пластид).

6. По фенотипическому проявлению: биохимические, физиологические морфологические.

7. По причине, вызывающей мутацию: спонтанные (возникают самопроизвольно), и индуцированные (возникают при экспериментальном воздействии на генетический материал).

**Генные мутации** - изменения числа или последовательности нуклеотидов в структуре ДНК (вставки, выпадения, перемещения, замена нуклеотидов) в пределах отдельных генов. Могут возникать при репликации ДНК и приводят к изменению количества или качества соответствующих белков.

Генные мутации в зависимости от механизма и последствий мутаций можно разделить на две группы:

1. Мутации со сдвигом рамки считывания информации (вставка, выпадение, перемещение одного или нескольких нуклеотидов). В связи с тем, что генетический код не имеет знаков препинания, меняется состав всех триплетов после места мутации, что приводит к замене многих аминокислот и синтезу белка с измененными свойствами.

2. Мутации без сдвига рамки считывания информации (замена нуклеотида). При этом меняется состав одного триплета, что приводит к изменению только одной аминокислоты в белке. Такая замена не всегда существенно сказывается на изменении свойств белка (особенно, если новая аминокислота по свойствам близка к исходной). Однако в ряде случаев, замена даже одной аминокислоты может привести к серьезным последствиям. Так, замена в шестом положении глутаминовой кислоты β-цепи гемоглобина на валин приводит к развитию тяжелого заболевания – серповидно-клеточной анемии.

Генные мутации играют большую роль в эволюции. Они создают резерв наследственной изменчивости и представляют материал для естественного отбора.

**Хромосомные мутации** (абберации) связаны с изменением структуры хромосом. Могут возникать при нарушении конъюгации хромосом и кроссинговера в мейозе.

#### 1. Внутрихромосомные перестройки

а) *делеции* - утрата участка хромосомы. Делеции являются результатом разрывов хромосом.

б) *дупликации* - локальное удвоение определенного участка хромосомы.

в) *инверсии* - поворот на  $180^\circ$  участка хромосомы.

Если утраченные или удвоенные при кроссинговере участки хромосом очень малы, они не влияют на жизнеспособность гамет и образуемых при их слиянии зигот. Инверсии в хромосомах человека приводят к нарушению гаметогенеза.

#### 2. Межхромосомные перестройки (транслокации).

а) *реципрокные транслокации* – взаимный обмен, т.е. обмен фрагментами между двумя негомологичными хромосомами;

б) *нереципрокные транслокации* – перемещение участка одной хромосомы на другую, негомологичную ей;

в) *робертсоновские транслокации* – слияние негомологичных акроцентрических хромосом в области их центромер с образованием одной метацентрической хромосомы. При этом число хромосом в кариотипе уменьшается на одну, так как обычно одна из центромер и короткие плечи двух акроцентрических хромосом утрачиваются.

г) *инсерции* – перемещение фрагмента одной хромосомы внутрь другой.

**Геномные мутации** связаны с изменением числа хромосом.

1. Эуплоидия – изменение числа хромосом, кратное гаплоидному набору.

а) *гаплоидия* – уменьшение числа хромосом, кратное гаплоидному набору. Клетки гаплоидов содержат одинарный набор хромосом ( $n$ ). Гаплоидные организмы обычно мельче диплоидных; менее жизнеспособны, т.к. у них проявляются рецессивные гены с неблагоприятным действием; стерильны. Экспериментальное получение гаплоидных организмов (растений) позволяет изучать проявление рецессивных мутаций, а также

получать чистые линии растений путем перевода гаплоидов в диплоидное состояние.

б) *полиплоидия* – увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору. Различают:

- автополиплоидию - повторение одного и тот же хромосомного набора, часто встречается у растений;
- аллополиплоидию - повторение разных хромосомных наборов. В природе встречается редко, возникает при межвидовой гибридизации, чтобы гибриды смогли дать потомство необходима полиплоидизация. Так, Г.Д. Карпеченко был получен плодовой гибрид капусты и редьки.

Полиплоидия может возникнуть в результате нарушения расхождения хромосом в митозе; слияния соматических клеток; нарушения мейоза, в результате чего возникают гаметы с нередуцированным числом хромосом.

2. Анеуплоидия (гетероплоидия) - изменение числа хромосом, не кратные гаплоидному набору.

а) *нуллисомия* - отсутствие обоих гомологов какой-либо одной пары хромосом (общее число хромосом в такой клетке равно  $2n-2$ ).

б) *моносомия* - утрата одного из гомологов по одной или большему числу пар хромосом ( $2n - 1$ ). Наиболее известная моносомия у человека - синдром Шерешевского-Тернера (женщины с кариотипом 45, X0).

в) *полисомия* - избыточное число гомологичных хромосом в одной или нескольких парах гомологичных хромосомом. Наличие одной дополнительной гомологичной хромосомы приводит к трисомии ( $2n + 1$ ), двух - к тетрасомии ( $2n + 2$ ). Наиболее распространенные синдромы с трисомией по отдельным аутосомам: синдром Патау (47,+13), синдром Эдвардса (47,+18), синдром Дауна (47,+21). Описана трисомия по половым хромосомам - синдром Клайнфельтера (47, XXУ), а также его варианты с тетрасомией и пентасомией.

Возникновение анеуплоидий может быть связано с нерасхождением отдельных хромосом в первом делении мейоза у одного из родителей или с нарушением второго деления мейоза.

## Эволюция

### Доказательства эволюции

1. **Палеонтологические** доказательства основаны на изучении ископаемых форм организмов.

а) ископаемые *переходные формы* – формы организмов, занимающие промежуточное положение между крупными систематическими группами. Например, кистеперая рыба Эустеноптерон – переходная форма между рыбами и наземными четвероногими земноводными, археоптерикс – переходная форма между рептилиями и птицами, лиценóпс - переходная форма между рептилиями и млекопитающими.

б) *филогенетические ряды* – ряд ископаемых форм, последовательно связанных друг с другом в процессе эволюции. Формы в филогенетических рядах близки по основным и частным деталям строения, связаны генеалогически. Например, известны филогенетические ряды лошадей (рис. 27), носорогов, слонов и др.

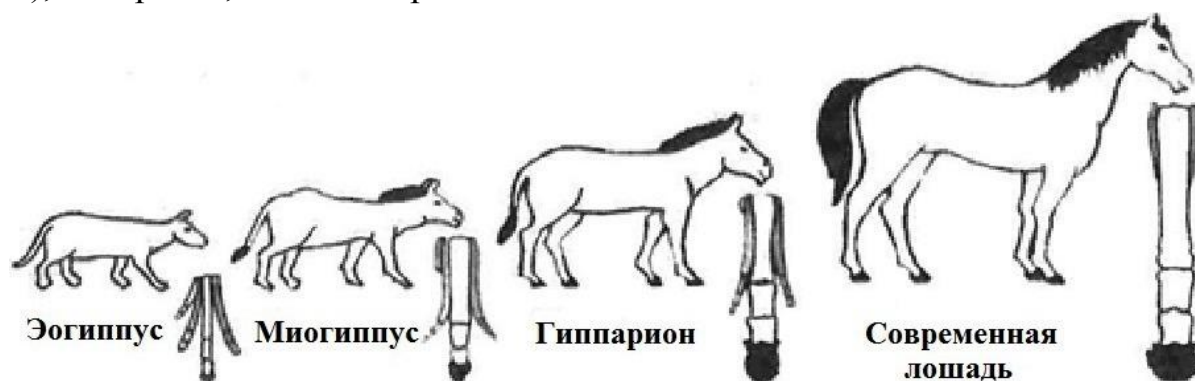


Рис. 27. Филогенетический ряд лошади

2. **Сравнительно-анатомические** (морфологические) доказательства основываются на изучении сходства и различий в строении организмов. Сходство внутреннего строения организмов может свидетельствовать об их родстве.

а) *гомологичные* органы – органы, сходные по происхождению и строению, но выполняющие разные функции (например, передние конечности позвоночных - лапы кита, лапы крота, крылья птицы, руки человека). Гомологичные органы возникают вследствие расхождения признаков (дивергенции) в разных условиях обитания организмов. *Аналогичные* органы – органы, выполняющие одинаковые функции, но различающиеся происхождением и строением (например, крыло птицы и бабочки, глаз позвоночных животных и головоногих моллюсков, роющие

конечности крота и насекомого медведки). Аналогичные органы возникают вследствие схождения (конвергенции) признаков и не свидетельствуют о родстве между организмами (рис. 28)

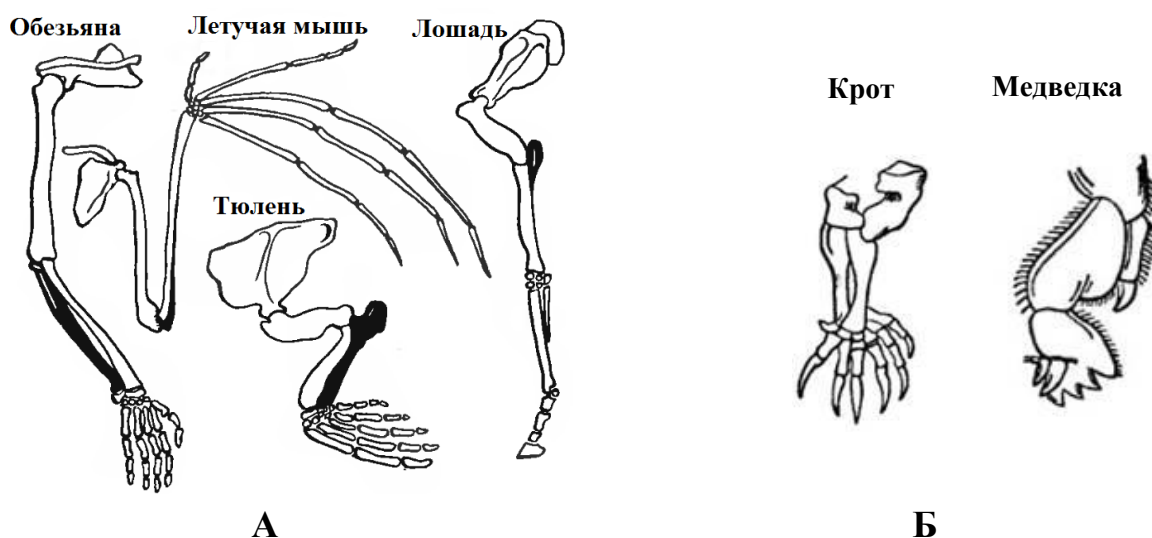


Рис. 28. Гомологичные органы позвоночных животных (А), аналогичные конечности крота и медведки (Б)

б) рудименты – недоразвитые органы, утратившие в ходе эволюции свое значение (третье веко, копчик, червеобразный отросток, зубы мудрости, мышцы,двигающие ушную раковину). Атавизмы – проявление признаков, свойственных предкам, но утраченных в процессе эволюции (хвостовой придаток, сильный волосяной покров, многососковость у человека, развитие настоящих боковых пальцев у лошади). Проявляются у отдельных организмов, показывают историческую взаимосвязь вымерших и существующих форм.

в) Переходные формы – формы, объединяющие в своем строении признаки разных типов организации. Занимают промежуточное систематическое положение. Например, эвглена зеленая сочетает признаки животных и растений.

3. Эмбриологические доказательства основаны на сопоставлении зародышей разных таксонов на определенных стадиях эмбрионального развития.

а) закон зародышевого сходства К.М.Бэра: чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами.

б) биогенетический закон Геккеля-Мюллера: онтогенез – краткое повторение филогенеза. Позже А.Н. Северцов доказал, что изменения



исторического развития обусловлены изменениями зародышевого развития (теория филэмбриогенезов).

**4. Биогеографические** доказательства основаны на сравнении фауны и флоры разных континентов, изучении распространения близких форм, изучении островных и реликтовых форм. Реликты – отдельные виды с комплексом признаков, характерных для древних вымерших организмов (гаттерия, кистеперая рыба латимерия, гинкго).

**5. Молекулярно-генетические** доказательства заключаются в сравнительном изучении карิโอ типов, последовательностей нуклеотидов ДНК, анализе белкового состава крови.

### **Додарвиновский период развития эволюционного учения**

1. *Креационизм* - представления о возникновении живого в результате творения, о постоянстве и неизменности всего существующего. (К. Линней, Ж.Кювье).

2. *Трансформизм* - система взглядов об изменяемости живых организмов под влиянием факторов среды (Ж. Бюффон, Э.Ж. Сент-Илер, Эразм Дарвин, М.В. Ломоносов). Трансформизм не признавал преемственности и поступательного характера в развитии органического мира.

3. *Эволюционные теории* - система идей и концепций, утверждающих историческое прогрессивное развитие биосферы, составляющих ее биогеоценозов, а также отдельных таксонов и видов. Эволюционные теории отличается от трансформистских тем, что рассматривают эволюцию как всеобщее явление живой природы и исследует ее движущие силы (Ж.Б. Ламарк).

### **Учение Ч. Дарвина**

1. Движущие силы эволюции по Ч. Дарвину:

а) *наследственность* - универсальная способность живых организмов передавать информацию о признаках из поколения в поколение. Наследственность обуславливает сходство признаков у родителей и потомков, преемственность между поколениями.

б) *изменчивость* - свойство живых организмов изменяться, приобретать новые признаки в процессе индивидуального развития. Ч. Дарвин выделял определенную и неопределенную формы изменчивости:

- определенная (групповая) изменчивость – изменчивость, при которой

одинаковые изменения признаков происходят сразу в целой группе особей. Эта изменчивость адекватна внешним условиям, предсказуема, носит адаптивный характер и не наследуется;

- неопределенная (индивидуальная) изменчивость свойственна только отдельным особям, изменения признаков не носят приспособительного характера и не предсказуемы. Эта изменчивость наследуется и, по мнению Ч. Дарвина, имеет особое значение для эволюции.

в) *борьба за существование* рассматривалась Ч. Дарвиным как любая зависимость организмов от окружающих условий (взаимоотношения организмов с факторами среды и друг с другом). Причиной борьбы за существование является противоречие между стремлением организма к безграничному размножению и ограниченностью природных ресурсов. Ч. Дарвин выделял 3 вида борьбы за существование:

- внутривидовую борьбу, которая является самой острой и имеет решающее значение для эволюции;
- межвидовую борьбу, которая усиливает и обостряет внутривидовую борьбу;
- борьбу с неблагоприятными условиями неживой природы.

г) *естественный отбор* - преимущественное выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей вида. Естественный отбор отличается от других движущих сил эволюции направляющим (творческим) характером: выживают и участвуют в размножении только те особи, направление изменения которых соответствует направлению изменений во внешней среде. Поэтому естественному отбору, по мнению Ч. Дарвина, принадлежит ведущая роль в развитии адаптаций, видообразовании, формировании целесообразности в живой природе.

Ч. Дарвин выделял особую форму естественного отбора, которая происходит в популяции только между особями одного пола - *половой отбор*. Как правило, половой отбор является следствием борьбы между самцами за возможность вступить в размножение. Может быть вреден для отдельной особи, но полезен для вида в целом.

2. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе. Искусственный отбор по Ч. Дарвину - целенаправленный процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений. Осуществляется человеком на основе систематического сохранения и размножения особей с ценными признаками. Ч. Дарвин выделил две формы искусственного отбора - сознательный (методический) и бессознательный отбор.

## **Синтетическая теория эволюции**

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) основывается на учении Ч. Дарвина. Представляет собой синтез классического дарвинизма, современной генетики и экологии. Формирование СТЭ связано с работами Ф.Г. Добржанского, И.И. Шмальгаузена, Э. Майра, Дж. Хаксли и др.

Основные положения СТЭ:

- материалом для эволюции служат мутации;
- ведущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций;
- элементарная единица эволюции – популяция;
- эволюция носит в основном дивергентный характер: одна систематическая группа может стать предком нескольких дочерних групп;
- эволюция носит постепенный и длительный характер;
- макроэволюция (эволюция выше вида), идёт лишь путём микроэволюции;
- эволюция непредсказуема, она не направлена к некой конечной цели, т.е. носит нефиналистический характер.

Согласно СТЭ, элементарными факторами эволюции являются: мутационный процесс, дрейф генов, изоляция, популяционные волны, естественный отбор.

## **Элементарные факторы эволюции**

*1. Мутационный процесс* поддерживает генетическое разнообразие природных популяций, является фактором – поставщиком элементарного эволюционного материала (мутаций). Среди разновидностей мутаций главное значение для эволюции имеют генные мутации, оказывающие минимальное отрицательное влияние на жизнеспособность организма. Мутации возникают в популяции непрерывно, они случайны и не направлены. Давление мутационного процесса усиливается комбинативной изменчивостью.

Одни и те же мутации могут возникать повторно. При этом, чем ближе в генетическом отношении виды, тем выше вероятность появления у них сходных мутаций. Эта закономерность выражена в законе гомологических рядов Н.И. Вавилова: «Генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что,

зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов».

2. *Популяционные волны (волны жизни)* - колебания численности особей в популяции. Увеличение или уменьшение численности особей в популяции может быть как периодическим, так и непериодическим, связанным с какими-либо экологическими бедствиями (наводнения, засуха, пожар).

С увеличением численности популяции повышается вероятность появления новых мутаций. После уменьшения численности, оставшаяся небольшая часть популяции будет отличаться по генетическому составу от ранее многочисленной популяции. Часть мутаций исчезнет вместе со случайной гибелью их носителей, другая часть мутаций, также случайно, получит распространение. Восстановившаяся популяция будет иметь иной, чем прежде, генофонд. Таким образом, популяционные волны способствуют изменению частот аллелей и генотипов в популяции.

3. *Дрейф генов (генетико-автоматические процессы)* – изменение частоты аллельных генов в малочисленных популяциях под влиянием случайных явлений. Отчетливо проявляется при резком снижении численности популяции в результате стихийных бедствий (пожар, наводнение). Дрейф генов приводит, как правило, к снижению наследственной изменчивости популяций, увеличению доли гомозигот, потере популяцией некоторых аллелей и закреплению других.

4. *Изоляция* - ограничение или полное прекращение свободного скрещивания (панмиксии) между особями одного вида. Изоляция способствует дивергенции, формированию двух или более генетически отличающихся групп организмов, в будущем подвидов и видов. Различают два основных вида изоляции:

а) географическая (пространственная) изоляция – обособление определенной популяции от других каким-либо географическим барьером. Может быть связана с изменением ландшафта (образование преград в виде рек, горных хребтов, лесных массивов) или с большими расстояниями между популяциями вида;

б) биологическая (репродуктивная) изоляция – нарушение скрещивания и воспроизведения потомства у обитающих совместно организмов. Выделяют несколько форм репродуктивной изоляции:

- этологическая или поведенческая изоляция основана на различиях поведения (например, у птиц одного вида могут быть различия в ритуалах ухаживания, брачных песнях);

- экологическая изоляция заключается в различии местообитаний и мест размножения (например, разные места гнездования у птиц одного вида);
- сезонная или временная изоляция связана с несовпадением сроков размножения (например, у растений одного вида часто наблюдается несовпадение времени цветения и опыления);
- морфологическая изоляция обусловлена различием строения организмов (например, различия морфологии пыльцевых зерен и рылец у растений, различия копулятивных органов у животных);
- генетическая изоляция проявляется в гибели зигот после оплодотворения, появлении стерильных или слабо жизнеспособных гибридов.

**5. Естественный отбор** - выживание и оставление потомства наиболее приспособленными особями каждого вида и гибель менее приспособленных особей. Отбор сохраняет фенотипы (следовательно, и генотипы) в популяции избирательно, соответственно изменяющимся условиям внешней среды. Поэтому он является векторным (имеющим направленность) явлением в отличие от мутационного процесса, популяционных волн и изоляции, которые, изменяя генофонд популяций случайным образом, относятся к ненаправленным факторам эволюции. Этим определяется ведущая роль отбора среди остальных эволюционных факторов.

#### *Виды естественного отбора*

а) стабилизирующий отбор – форма естественного отбора, направленная на поддержание среднего значения признака. Действует в постоянных условиях среды. Эта форма отбора сохраняет установившееся значение признака и приводит к гибели любых отклоняющихся от среднего значения мутантных особей (рис.).

Пример стабилизирующей формы отбора: после снегопадов, сильных ветров выживают преимущественно воробьи со средней длиной крыла, так как она позволяла оптимально противодействовать порывам ветра. Среди погибших воробьев преимущественно находили особей с короткой или большой длинной крыла. Действием стабилизирующего отбора можно объяснить существование в неизменном виде на протяжении миллионов лет таких реликтовых видов как гаттерия, латимерия и др.

б) движущий отбор - форма естественного отбора, способствующая изменению среднего значения признака. Действует в изменяющихся

условиях среды. Особи с прежним значением признака, потерявшим свою адаптивную ценность, погибают (рис.).

Пример движущей формы отбора – индустриальный меланизм. Бабочка березовая пяденица имеет светлую окраску, что делает ее незаметной на светлых стволах берез. В популяциях светлых бабочек в результате мутаций могли появляться темные формы. Однако, они были заметны и склевывались птицами. Развитие промышленности привело к загрязнению воздуха и стволы берез покрылись копотью. Теперь преимущество в борьбе за существование получили темные бабочки, а светлые стали более заметны на закопченных стволах. Постепенно в загрязненных районах частота встречаемости темных (мутантных) особей березовой пяденицы заметно возросла.

в) дизруптивный (разрывающий) отбор - форма естественного отбора, которая благоприятствует более чем одному фенотипу, действует против средних промежуточных форм (рис. 29). Является разновидностью движущего отбора. Приводит к возникновению полиморфизма в популяции.

Пример дизруптивной формы отбора: на океанических островах, где дуют сильные ветра, преимущественно получают либо бескрылые нелетающие формы насекомых, либо насекомые с большой длиной крыла, способные противостоять ветру. Особей со средней длиной крыла уносит в море и они погибают.

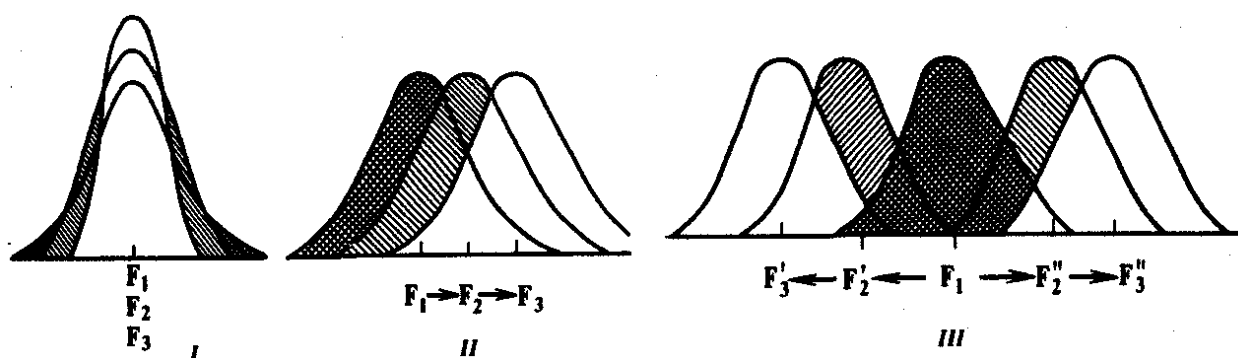


Рис. 29. Формы естественного отбора:

I – стабилизирующий, II – движущий, III – дизруптивный

### Вид. Критерии биологического вида

*Вид* - совокупность особей, которые сходны по морфологии, имеют общее происхождение, занимают определенный ареал, способны свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство.

1. Морфологический критерий подразумевает сходство внешнего и внутреннего строения особей одного вида.

2. Физиологический критерий – сходство процессов жизнедеятельности у особей одного вида (прежде всего размножения).

3. Биохимический критерий заключается в сходстве химического состава и биохимических реакций у особей одного вида.

4. Генетический критерий основан на сходстве хромосомного набора всех представителей вида (одинаковые число, форма, размер хромосом), на сходной последовательности нуклеотидов ДНК.

5. Географический критерий характеризует определенную географическую зону, ареал, занимаемый видом в природе.

6. Экологический критерий – сходство факторов внешней среды, необходимых для существования данного вида; организмы одного вида занимают определенную экологическую нишу.

Каждый из перечисленных критериев относителен, т.е. при определении вида необходимо учитывать все критерии в совокупности.

В пределах ареала вида особи распределены неравномерно. Совокупность особей одного вида, длительно существующих на определенной территории, свободно скрещивающихся и относительно изолированных от других особей того же вида называется *популяцией*. Популяция является наименьшей, реально существующей в природе группой особей одного вида. Популяция характеризуется такими показателями как ареал, численность особей, возрастной и половой состав, генофонд.

### **Способы видообразования**

**1. Географическое** (аллопатрическое) видообразование начинается с географической изоляции между особями исходного вида и заканчивается биологической изоляцией между ними. Как правило, новые виды возникают вследствие распада обширного ареала исходного вида. Такое видообразование происходит очень медленно. За длительные периоды времени у изолированных географическими препятствиями особей формируются биологические особенности (морфологические, физиологические, биохимические, этологические), которые обуславливают в конечном итоге их полную репродуктивную (биологическую) изоляцию (нескрещиваемость с остальными особями исходного вида) даже после прекращения изоляции.

**2. Экологическое** (симпатрическое) видообразование начинается сразу с биологической изоляции. Новый вид возникает и существует в пределах ареала исходного вида. Симпатрическое видообразования может

происходить путем полиплоидизации у растений, отдаленной гибридизации, если образующиеся гибриды оказываются плодовитыми (рябинокизильник), хромосомных перестроек (дрозофила). В результате симпатрического видообразования образуются морфологически сходные виды.

Совокупность эволюционных процессов, приводящих к образованию нового вида, называется *микроэволюцией*. Эволюционные процессы, приводящие к образованию групп надвидового ранга (родов, семейств, классов и т.д.) – *макроэволюция*.

### Адаптации как результат эволюции

Результатами эволюции являются:

- многообразие видов;
- развитие приспособлений (адаптаций);
- вымирание неприспособленных видов;
- усложнение внешнего и внутреннего строения живых организмов.

*Адаптация* – совокупность особенностей организмов, которые позволяют им выжить в определенных условиях среды и оставить потомство. Адаптации организмов всегда относительны, т.к. полезны только в конкретных условиях.

1. **Организменные** адаптации характерны для каждого представителя вида, обеспечивают выживание организма в определенных условиях среды.

а) *морфологические* адаптации связаны с особенностями строения тела:

- твердые покровы и защитные образования в виде игл и колючек (хитиновый покров членистоногих, раковины моллюсков, панцири черепах, иглы ежей, колючки у растений);

- покровительственная окраска делает организмы менее заметными на фоне окружающей местности (белый цвет зайца, пигментированная скорлупа яиц у птиц, открыто гнездящихся на траве, земле); разновидность покровительственной окраски – расчленяющая окраска, связанная с чередованием темных и светлых пятен (зебры, тигры);

- маскировка – не только окраска, но и форма тела сливается с окружающей средой (гусеницы бабочек похожи на сухую ветку);

- мимикрия – подражание незащищенного организма одного вида защищенному организму другого вида (мухи, похожие на ос, многие неядовитые змеи похожи на ядовитых);

- предупреждающая окраска характерна для хорошо защищенных, ядовитых, жалящих форм, яркая окраска предупреждает хищника о



несъедобности объекта (божья коровка, оса).

б) *физиологические* адаптации: постоянная температура тела теплокровных животных обеспечивают возможность жизни в разных климатических условиях.

в) *биохимические* адаптации обеспечивают синтез веществ, облегчающих защиту от врагов или нападение на другие организмы (яды змей, антибиотики грибов).

г) *поведенческие* (этологические) адаптации: добывание и запасание пищи, брачное поведение, забота о потомстве.

2. **Видовые** адаптации – признаки особей и особенности организации вида, способствующие его существованию как целостной системы (скопление особей на нерестилищах, токах, объединение хищников в стаи).

### Главные направления биологической эволюции

**Биологический прогресс** – успех вида или другой систематической группы в борьбе за существование. Критериями биологического прогресса являются:

- увеличение численности особей группы;
- расширение ареала, занимаемого особями группы;
- возрастание степени приспособленности группы организмов к условиям окружающей среды;
- наличие в этой группе большого количества соподчиненных групп (популяций, видов, родов, семейств и т.д.);

**Биологический регресс** характеризуется противоположными критериями:

- уменьшение численности особей в группе;
- сужение ареала, занимаемого особями этой группы;
- снижение степени приспособленности группы организмов к условиям среды;
- наличие в этой группе небольшого количества соподчиненных групп (видов, популяций);

Биологический регресс ведет к вымиранию группы. Может быть связан с прямым истреблением организмов (зубры, уссурийские тигры) и сокращением естественных ареалов при освоении человеком новых территорий.

## Пути достижения биологического прогресса

1. **Ароморфоз** (морфофизиологический прогресс) – возникшие в процессе эволюции признаки, повышающие общий уровень организации организмов. Примером ароморфозов у животных являются преобразования кровеносной системы (от трубчатого сердца до четырехкамерного), дыхательной системы (от мешковидных до альвеолярных легких) и других систем, увеличивающие интенсивность обмена веществ и энергии. Крупными ароморфозами растений являются переход к семенному размножению, возникновение цветка и др. Эволюция путем ароморфозов – *арогенез*, который сопровождается переходом из одной адаптивной зоны в другую (рис.30).

2. **Идиоадаптация** – это частное приспособление организма к определенным условиям среды, не повышающее общий уровень организации. Позволяют организмам занимать разнообразные экологические ниши (например, разнообразие формы клюва у птиц в связи с особенностями питания, разнообразие цветков в связи с приспособлением к опылению и т.п.). Эволюция путем идиоадаптаций – *аллогенез*.

3. **Общая дегенерация** (морфофизиологический регресс) – упрощение организации, связанное с переходом организмов в более простую среду обитания (паразитический, сидячий или пещерный образ жизни). Например, редукция пищеварительной системы и органов чувств у ленточных червей. Общая дегенерация, также как и ароморфоз, приводит к переходу организмов в новую адаптивную зону. Эволюция путем общей дегенерации – *катагенез*.

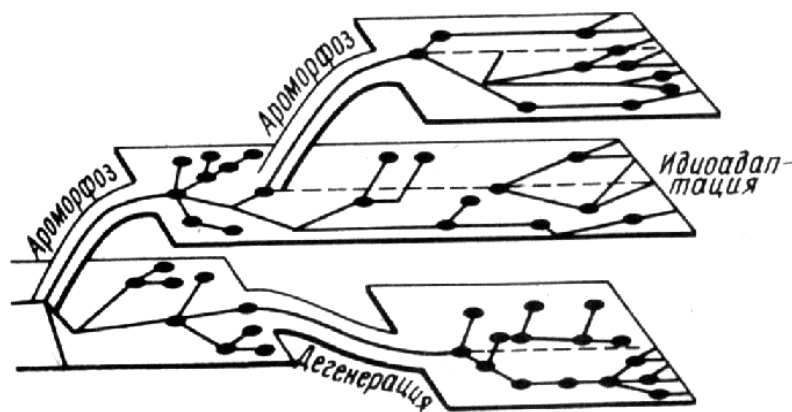


Рис. 30. Соотношение ароморфозов, идиоадаптаций и дегенераций

Эволюция может осуществляться несколькими способами:

*Дивергенция* – постепенное расхождение признаков у родственных организмов.

*Параллелизм* – независимое развитие сходных признаков у близкородственных групп (проявление закона гомологических рядов, см. с.56).

*Конвергенция* – развитие сходных признаков у неродственных организмов.

### **Основные гипотезы и теории возникновения жизни на земле**

1. *Гипотеза креационизма* предполагает сотворение жизни сверхъестественным существом - Творцом (богом).

2. *Гипотеза стационарного состояния* утверждает, что жизнь на Земле существовала вечно.

3. *Гипотеза панспермии* основана на утверждении, что жизнь занесена на Землю с других планет.

4. *Гипотеза самозарождения* предполагает возникновение жизни из неживой природы.

5. *Гипотеза возникновения жизни на основе химической и биологической эволюции* утверждает, что жизнь – результат длительных постепенных превращений химических веществ, а затем возникших из них первых живых существ (теория А.Опарина, Дж.Холдейна).

### **Теория А.Опарина, Дж.Холдейна о возникновении жизни на Земле**

В соответствии с теорией Опарина-Холдейна возникновение жизни на Земле происходило в несколько этапов.

1. *Формирование восстановительной атмосферы Земли*, характеризующейся наличием в ее составе метана, водорода, аммиака, цианистого водорода и других легко вступающих в химические реакции газов.

2. *Синтез простых органических веществ* (аминокислот, нуклеотидов, органических кислот) из газов восстановительной атмосферы. Источником энергии для подобных синтезов могли служить ультрафиолетовое и радиоактивное излучение, электрические процессы в атмосфере, извержения вулканов.

3. *Полимеризация мономеров* (аминокислот, нуклеотидов) с образованием полимеров - белков и нуклеиновых кислот.

4. *Образование фазовообособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами*. Такие системы органических веществ имели вид сферических образований различного размера. Они были

названы *коацерватами* (А.Опарин) или микросферами (Дж.Холдейн). Коацерваты окружались липидными молекулами, которые создавали подобие биологической мембраны.

5. *Возникновение пробионтов и протоклеток* – первичных живых существ, характеризуется установлением кодовых отношений между внутриклеточной ДНК и синтезируемым по ее плану белком. На данном этапе химическая эволюция сменяется биологической эволюцией.

6. *Появление первых живых организмов*. Такими организмами были, вероятно, прокариотические анаэробные гетеротрофы, для которых были характерны все свойства живого, в том числе способность к размножению и передаче наследственной информации потомству. Дальнейшее развитие жизни связано с появлением автотрофных организмов и созданием условий для последующей эволюции.

### **Антропогенез**

По критериям биологической систематики современный человек относится к царству животных, типу Хордовых, подтипу Позвоночных, классу Млекопитающих, подклассу Плацентарных, отряду Приматов, семейству Гоминид, роду Человек (*Homo*), виду Человек разумный (*Homo sapiens sapiens*).

#### ***Черты строения, общие для человека и приматов:***

1. Конечности приматов и человека пятипалы, большой палец более или менее противопоставлен остальным. Пальцы длинные и подвижные. Кисть способна к пронации и супинации. Хорошо развита ключица. При ходьбе почти все приматы опираются на всю стопу.

2. Зубная система неспециализированная.

3. Прогрессивно развиты органы чувств, в первую очередь слух и зрение. Большое значение имеет осязание.

4. Малая плодовитость, отсутствие сезонности размножения.

#### ***Черты строения, отличные от приматов:***

1. Особенности опорно-двигательного аппарата человека: высокий свод стопы в отличие от плоской стопы обезьян, у человека мощные кости голени, развита икроножная мускулатура, разгибатели бедра, S-образно изогнутый позвоночник, укрепление связи позвоночного столба с тазом и существенное расширение таза.

2. Прогрессивное развитие головного мозга: высокая относительная масса головного мозга, более развитые теменная и лобная доли коры больших полушарий.

3. Гортань человека обладает существенными отличиями: большая величина щитовидного хряща; наличие выступа гортани, низкое расположение надгортанника, четкая обособленность отдельных мышц гортани, мощные голосовые связки.

4. Строение черепа: мозговой отдел черепа преобладает над лицевым, развит подбородочный выступ.

5. Редукция волосяного покрова на большей части поверхности тела.

### ***Современная теория антропогенеза.***

В настоящее время антропогенез рассматривается как становление вида Человек разумный в процессе формирования общества (социогенеза). Древние приматы возникли, вероятно, в конце мелового периода. Их предками были древние плацентарные насекомоядные животные.

Антропогенез условно можно разделить на 5 стадий.

1. *Понгидно-гоминидная стадия*, стадия развития общей ветви человекообразных обезьян и человека (30 - 6 млн лет назад). Древнейшим и самым примитивным представителем гоминоидов является парапитек (~30 млн лет назад, Египет). Его ближайшие потомки – проплиопитек и египтопитек. От египтопитека ведет начало группа дриопитековых. Наибольший интерес среди них представляет проконсулы, особенно проконсул (дриопитек) африканский, обнаруженный в районе оз. Виктория. Время существования этих обезьян 23–16 млн лет назад. Предполагается, что это были относительно малоспециализированные полуназемные-полудревесные человекообразные обезьяны, общая исходная группа для африканских понгид и человека. Завершилась стадия ~ 6-5 млн. лет назад разделением на 2 ветви: понгидную (человекообразных обезьян) и гоминидную (человека).

2. *Прегоминидная стадия антропогенеза* (5,0 - 2,0 млн. лет назад). Стадия представлена австралопитеком. Самая яркая отличительная черта австралопитеков — прямохождение. Австралопитеки имели относительно крупные размеры тела (масса - 20-30 кг, рост 100-120 см). Пропорции туловища и конечностей, положение головы было сходно с таковыми у человека. В отличие от всех обезьян, клыки небольшие. Зубы расположены в виде широкой дуги, а не узкой, вытянутой как у обезьян. Объем мозга был близок к 550 см<sup>3</sup>.

В одной из периферийных популяций ранних австралопитековых могли сформироваться первые представители рода *Homo*, сосуществовавшие с австралопитековыми на большом временном промежутке. Первым представителем р. *Homo* был *Homo habilis* – человек умелый. Ископаемые остатки ранних *Homo* (древностью около 2 млн. лет) обнаружены в ряде районов Африки (Олдовайское ущелье). Объем головного мозга около 750 см<sup>3</sup>. Вместе с остатками *Homo habilis* были найдены галечные орудия, таким образом *H. habilis* стал создателем самой ранней культуры – галечной (олдовайской).

3. *Архантропная стадия или стадия древнейших людей* (2,0 - 0,5 млн. лет тому назад). Около 1,5 млн. лет тому назад Человек умелый сменился другим видом - Человеком прямоходящим (*Homo erectus*). В этот период, вероятно, началось быстрое расселение представителей р. *Homo*, что привело к вытеснению австралопитековых. Расселяясь и попадая в новые условия существования, архантропы образовывали отдельные изолированных формы. Среди них наиболее известные: питекантроп (Ява), синантроп (Китай), гейдельбергский человек (Средняя Европа). Последнюю форму ряд авторов относят к отдельному виду (Человек гейдельбергский), промежуточному между архантропами и палеоантропами. Внешне архантропы были похожи на современного человека, но имели мощно развитый надбровный валик, низкий покатый лоб, плоский небольшой нос, отсутствовал настоящий подбородочный выступ. Объем мозга достигал 1300 см<sup>3</sup>. Судя по размеру мозга, архантропы должны были обладать настоящей речью. Основным направлением эволюции было продолжающееся увеличение головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование в изготовлении орудий (ашельская культура), расширение использования огня.

4. *Палеоантропная стадия или стадия древних людей* (0,5 - 0,035 млн. лет тому назад) представлена неандертальцем (*Homo sapiens neanderthalensis*). Ряд авторов относит неандертальцев к отдельному виду и даже роду. Классический неандерталец из Европы при общем сходстве с современным человеком отличался низким сводом черепа, покатым лбом и тяжёлым сплошным надглазничным валиком, нависающим затылком, к которому прикреплялись развитые мышцы шеи, недоразвитием подбородочного выступа. В целом размах объема мозга составлял 1000-1700 см<sup>3</sup>. В культуре неандертальцев появляются новые элементы (мустьерская техника). Важные изменения происходили в психике древних людей, зарождалась символическая деятельность. Возможно, у неандертальцев была

речь, однако она сильно отличалась от современной, поскольку гортань неандертальцев все еще сильно отличалась от современной.

5. *Неоантропная стадия или стадия новых людей* (началась около 0,2-0,05 млн. лет тому назад и длится по настоящее время). Процесс возникновения человека современного вида *Homo sapiens sapiens* называют сапиентацией. Он заключается как в биологической перестройке - увеличении мозга, округлении черепа, уменьшении размеров лица, появлении подбородочного выступа, - так и в социокультурных изменениях - возникновении искусства, символического поведения, техническом прогрессе, развитии языков. Люди современного облика (кроманьонцы) известны со времени около 40 тыс. лет назад. Кроманьонцы отличались высоким ростом (до 180 - 190 см), их кости были тоньше, чем у неандертальцев. Голова была относительно высокая, укороченная в направлении лицо - затылок, а черепная коробка была более округлая, средний объем головного мозга составлял 1400 см<sup>3</sup>. Лицевая часть черепа прямая и не выступает вперед, надглазничные валики отсутствуют или развиты слабо, нос и челюсти сравнительно невелики, зубы расположены теснее, подбородочный выступ хорошо развит.

#### *Факторы антропогенеза.*

Биологические факторы антропогенеза: мутационный процесс, изоляция, популяционные волны, дрейф генов, естественный отбор. Социальные факторы антропогенеза: трудовая деятельность, общественный образ жизни, мышление и речь.

### **Экология**

**Экология** - наука, изучающая взаимоотношения организмов друг с другом и средой их обитания. Термин «экология» был введен в употребление в 1866 г. Эрнстом Геккелем. Экология изучает различные уровни организации жизни: отдельные особи, популяции, биогеоценозы, биосферу в целом.

### **Экологические факторы**

*Экологические факторы* – элементы среды, прямо или косвенно воздействующие на развитие, строение и жизнедеятельность организма.

Для организмов любого вида существует оптимальное значение (*оптимум*) показателя каждого экологического фактора, которое обеспечивает наиболее благоприятные условия существования вида.

Значение фактора, отклоняющееся от оптимума, но не нарушающее жизнедеятельность организмов, называется зоной нормы (*зона оптимума*).

Сдвиг в любую сторону от зоны оптимума (увеличение или уменьшение интенсивности действия фактора) неблагоприятно сказывается на развитии и жизнедеятельности особей. Значение фактора, при котором наступает нарушение жизнедеятельности организма (приостановка роста, размножения), называется зоной угнетения организмов (*зоной пессимума*). За пределами зоны угнетения наступает гибель организмов. Диапазон между максимальным и минимальным значением фактора, при котором возможна жизнедеятельность организмов, называется *пределом выносливости* (границей толерантности) (рис. 31А).

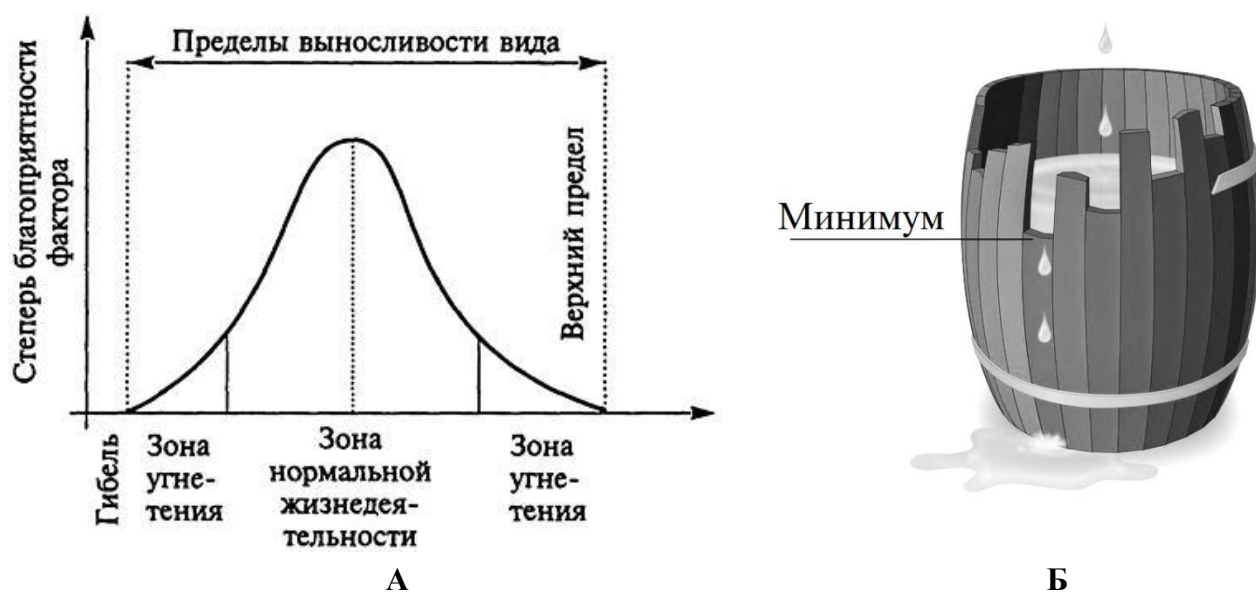


Рис. 31. Влияние факторов среды на жизнедеятельность организмов: А – общая схема действия экологического фактора, Б – бочка Либиха

Однако на организм действует, как правило, комплекс факторов, причем, если интенсивность даже одного фактора выходит за пределы выносливости, организм погибает. Фактор, значение которого выходит за пределы выносливости, Ю.Либих назвал *лимитирующим*, или *ограничивающим* фактором. Для наглядности этот фактор часто сравнивают с самой короткой досочкой в бочке: именно она определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой (рис. 31Б).

Приспособительные возможности вида получили название *экологической валентности*. Количественно она выражается диапазоном изменений среды, в пределах которого данный вид сохраняет нормальную жизнедеятельность. Виды с большой экологической валентностью,



переносящие значительные изменения определённого фактора, обозначаются как *эврибионтные*, виды с малой экологической валентностью - как *стенобионтные*. Например, песцы в тундре могут переносить колебания температуры воздуха в диапазоне более 80 С (от +30 до -55 С), тогда как тепловодные рачки *Copilia mirabilis* выдерживают изменения температуры воды в интервале не более 6°С (от +23 до +29°С).

Экологические факторы подразделяются:

**1. Абиотические факторы** – факторы неживой природы, влияющие на организм.

а) *климатические (физические) факторы*: свет, температура, влажность, направленность и сила ветров.

б) *почвенные факторы*: химический состав и рН почвы, содержание воды в почве, воздушный режим почвы, плотность почвы.

в) *топографические*: условия рельефа.

Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *экотопом*.

По требовательности к интенсивности света растения подразделяют:

- *светлюбивые* (гелиофиты) – растения хорошо освещенных, открытых местообитаний (адаптации к яркому свету: листья мелкие или рассеченные, светло-зеленые, часто ориентированы вертикально, толстые за счет хорошо выраженного столбчатого мезофилла, устьица на нижней стороне листа);
- *тенелюбивые* (сциофиты) – растения, не выносящие прямого солнечного света и хорошо развивающиеся в условиях затенения (приспособления к недостатку света: темно-зеленые, широкие и тонкие листья, ориентированные к свету, устьица на обеих сторонах листа, характерна листовая мозаика).
- *теневыносливые* (сциогелиофиты) – растения, хорошо развивающиеся при ярком освещении, но способные выносить и затенение. У теневыносливых древесных пород и кустарников (дуба черешчатого, липы сердцевидной, сирени обыкновенной) листья, расположенные по периферии кроны, имеют структуру, сходную со структурой листьев гелиофитов, и называются световыми, а в глубине кроны – теневые листья, сходные с листьями сциофитов.

Реакция организмов на продолжительность светового дня – фотопериодизм. С фотопериодизмом связаны сезонные изменения организмов. В зависимости от реакции на длину светового дня выделяют:

- *растения длинного дня* (цветение наступает при продолжительности светового периода 12 ч и более – рожь, овес, ячмень, редис);
- *растения короткого дня* (цветение наступает, когда день становится менее 12 ч – соя, просо, рис, лук);
- *нейтральные* (цветение не зависит от длины светового дня – горох, гречиха).

Приспособления растений к высоким температурам: усиление транспирации, опущение листьев, вертикальное положение листьев. Низкие температуры растения переносят благодаря листопаду, отмиранию наземных частей, утолщению пробкового слоя, формированию карликовых форм. Животные в зависимости от механизмов поддержания температуры тела подразделяются на *холоднокровных* (пойкилотермных) и *теплокровных* (гомойотермных).

По отношению к воде растения подразделяют:

- *гигрофиты* – растения, обитающие в местах с высокой влажностью воздуха и почвы (растения тропических лесов, болот, прибрежные растения), характеризуются тонкими листьями, высоким уровнем транспирации, развитыми межклетниками;
- *ксерофиты* – растения засушливых местообитаний (степей, пустынь, полупустынь) включают две группы: суккуленты запасают воду в листьях или стеблях (алоэ, кактусы); склерофиты характеризуются сильным развитием механических тканей (верблюжья колючка, ковыль);
- *мезофиты* – растения, населяющие места с умеренной влажностью почвы и воздуха (растения лугов, лесов, большинство культурных растений).

**2. Биотические факторы** - многообразные взаимоотношения организмов при совместном обитании. Различают несколько форм межвидовых взаимодействий, они могут быть безразличными (0), полезными (+) или вредными (-) для партнеров.

1) *Нейтрализм* (0/0) – совместно обитающие виды не оказывают видимого влияния друг на друга (например, белки и лоси в одном лесу).

2) *Конкуренция* (-/-) – это взаимоотношения видов со сходными экологическими требованиями и существующих за счет общих ресурсов, имеющих в недостатке (например, растения конкурируют за свет, плотоядные животные – за жертву).

3) *Симбиоз (+/+)* – взаимовыгодное сожительство организмов разных видов.

а) мутуализм – обязательные отношения взаимовыгодного сотрудничества, при котором один организм не может существовать без другого (например, микориза, бобовые растения и клубеньковые бактерии, термиты и кишечные симбионты – жгутиковые простейшие).

б) протокооперация – факультативные (необязательные) взаимовыгодные отношения между организмами (растения и насекомые-опылители).

4) *Комменсализм (+/0)* – одностороннее использование одного вида другим без принесения ему вреда.

а) нахлебничество – потребление остатков пищи хозяина (например, акулы и рыбы-прилипалы, львы и гиены).

б) сотрапезничество – потребление разных веществ или частей одного и того же ресурса (например, взаимоотношения между почвенными бактериями, перерабатывающими органические вещества, и высшими растениями, которые потребляют образовавшиеся при этом минеральные соли).

б) квартирантство – использование одними видами других в качестве убежища или жилища (например, в гнездах птиц и норах грызунов обитает много видов членистоногих, мальки рыб прячутся под зонтиками крупных медуз).

5) *Паразитизм (+/-)* – форма взаимоотношений организмов, при которой один организм (паразит) питается за счет другого организма (хозяина), причиняя ему вред. Часто паразит использует хозяина и как место постоянного или временного обитания (вирусы, некоторые бактерии, черви).

б) *Хищничество (+/-)* – прямое уничтожение одним организмом другого (жертвы). Встречается во всех крупных группах организмов. Частным случаем хищничества служит *каннибализм* – поедание особей своего вида. Хищники являются регуляторами численности жертв, с которыми у них устанавливается динамическое равновесие. Хищничество встречается и у растений, особенно произрастающих на бедных питательными веществами почвах (венерина мухоловка, росянка).

7) *Аменсализм (-/0)* – форма взаимодействия, при котором один вид угнетает рост и размножение другого – аменсала (ели и светолюбивые травянистые растения).

**3. Антропогенные факторы** – влияние человека на другие живые организмы или среду их обитания.

- *положительные воздействия человека*: посадка лесов, парков, создание заповедников, создание новых сортов и пород.

Заповедник – участок территории или акватории, на котором сохраняется в естественном состоянии весь его природный комплекс. На территории заповедника запрещена любая хозяйственная деятельность человека. В отличие от заказников заповедники, как правило, закрыты для посещения туристами.

Заказник – охраняемая природная территория, на которой под охраной находится не природный комплекс, а некоторые его части: только растения, только животные или их отдельные виды.

Национальный парк – территория, где в целях охраны окружающей среды ограничена деятельность человека. В отличие от заповедников, где деятельность человека практически полностью запрещена, на территорию национальных парков допускаются туристы, в ограниченных масштабах допускается хозяйственная деятельность.

- *отрицательные воздействия человека*: вырубка лесов, осушение болот, загрязнение воздуха промышленными выбросами, сброс сточных вод в реки, озера и другие водоемы, интенсивная добыча природных ресурсов.

## **Основные среды жизни**

1. *Водная среда обитания* имеет ряд специфических свойств: большая плотность, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей. Водные организмы (гидробионты) разделяют на следующие экологические группы:

а) планктон – взвешенные, парящие в воде организмы (водоросли, простейшие, медузы, мелкие рачки). Для планктонных организмов характерны адаптации, повышающие их плавучесть и препятствующие оседанию на дно: уменьшение размеров тела, увеличение относительной поверхности тела за счет развития многочисленных выростов, уменьшение плотности за счет редукции скелета, накопления в теле жиров, пузырьков газа.

б) нектон – активно плавающие животные, преодолевающие силу течения (рыбы, дельфины). Характерны обтекаемая форма тела и сильно развитая мускулатура.

в) бентос – организмы, обитающие на дне водоемов (моллюски, раки).

Адаптациями к недостатку кислорода в водной среде являются: низкий уровень процессов жизнедеятельности, непостоянная температура тела, способность впадать в анабиоз.

2. *Наземно-воздушная среда жизни* характеризуется низкой плотностью, низкой сопротивляемостью движению, широкими колебаниями температуры и влажности. Наземные обитатели должны обладать собственной опорной системой: растения – механическими тканями, животные – твердым скелетом.

3. *Почвенная среда* отличается незначительными температурными колебаниями по сравнению с воздушной средой, наличием запасов влаги, относительно высокой концентрацией органических и минеральных веществ. Приспособлениями к почвенной среде обитания являются компактное тело, способность изменять толщину и изгибать тело, копательные конечности, слабо развитые органы зрения.

4. *Живые организмы как среда обитания* предоставляют паразитам практически неограниченные пищевые ресурсы, защищенность от непосредственного воздействия факторов внешней среды. Однако это сочетается с трудностями распространения, сложностью снабжения кислородом. Приспособления к паразитическому образу жизни: наличие специальных органов прикрепления (присоски, крючья) и защитных покровов (кутикулы), высокая плодовитость, размножение на личиночной стадии, сложные жизненные циклы со сменой хозяев, упрощение строения.

Морфологический тип приспособления животного или растения к основным факторам местообитания и определенному образу жизни называют *жизненной формой* организма.

## Популяции

*Популяцией* в экологии называют группу особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию.

Основными характеристиками популяции являются:

- численность (общее количество особей на конкретной территории),
- плотность (среднее число особей на единицу площади или объема),
- рождаемость (число появившихся новых особей при размножении за единицу времени),
- смертность (число особей, погибших за единицу времени),
- прирост особей (разница между рождаемостью и смертностью),

- темп роста (средний прирост биомассы за единицу времени),
- возрастная структура – количественное соотношение особей разного возраста,
- половая структура - соотношение мужских и женских особей,
- скорость иммиграции – число особей, появившихся в данной популяции из других популяций,
- скорость эмиграции – число особей, покинувших данную популяцию.

### **Природные сообщества**

**Биоценоз** – совокупность совместно обитающих и взаимно связанных видов. Термин «биоценоз» предложен в 1877г. К. Мёбиусом.

Важными характеристиками биоценозов являются:

1. *Видовое разнообразие*. Виды, преобладающие по численности, называют *доминантами* сообщества. Виды, которые своей жизнедеятельностью создают среду для всего сообщества и без которых существование большинства других видов невозможно, называют *эдификаторами* (например, в еловом лесу – ель, в степях – дерновинные злаки). Видовой состав зависит от длительности существования биоценозов, истории каждого биоценоза.

2. Вертикальная структура – *ярусность*. Особенно хорошо заметна в лесах умеренного пояса, позволяет растениям более полно использовать свет.

3. Горизонтальная структура – *мозаичность* – определяется неравномерным распределением живых организмов.

По значению в биоценозе межвидовые отношения организмов подразделяются на четыре типа:

- трофические связи возникают, когда один вид питается другим (или продуктами его жизнедеятельности);
- топические связи заключаются в создании одним видом среды для другого (квартиранство);
- форические связи – участие одного вида в распространении другого (перенос животными семян, спор, пыльцы растений);
- фабрические связи заключаются в том, что один вид использует для построения своих сооружений продукты выделения, либо мертвые остатки другого вида (птицы используют для постройки гнезд траву, ветви деревьев).

*Экологическая ниша* – положение вида в биоценозе, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды. Если

два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, то один конкурент вытесняет другого. Это экологическое правило было сформулировано Г.Ф. Гаузе и получило название *закона конкурентного исключения*. В упрощенной форме может быть выражено следующим образом: два вида не уживаются в одной экологической нише. Разделение совместно живущими видами экологических ниш – один из механизмов устойчивости природных биоценозов. Например, копытные африканских саванн по-разному используют пастбищный корм: зебры обрывают верхушки трав, антилопы гну кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определенные виды растений, газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топи питаются высокими сухими стеблями, оставшимися после других травоядных.

*Экосистема* – любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ. Термин был предложен в 1935г. А. Тенсли. Позже (1942) В.Н. Сукачев ввел понятие «*биогеоценоз*». Экосистема и биогеоценоз – близкие понятия, но не тождественные. Экосистема охватывает пространство любой протяженности – от капли воды до биосферы в целом. Биогеоценоз – понятие территориальное, относимое к таким участкам суши, которые заняты определенными единицами растительного покрова – фитоценозами. В биогеоценозе В.Н. Сукачев выделял два блока: *эотоп* – совокупность условий абиотической среды и *биоценоз* – совокупность всех живых организмов.

В экосистемах выделяют три экологические группы организмов:

1) *продуценты* – автотрофные организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических (растения);

2) *консументы* – гетеротрофные организмы, потребляющие готовые органические вещества продуцентов или других консументов (животные).

3) *редуценты* (деструкторы) – это организмы, которые в ходе жизнедеятельности превращают органические остатки в неорганические вещества (бактерии и грибы).

Ряд взаимосвязанных видов, из которых каждый предыдущий служит пищей каждому последующему, получил название *пищевой цепи*. Каждое звено такой цепи представляет трофический уровень. Первый трофический уровень – это продуценты, создатели органической массы; второй уровень – растительоядные консументы; третий и последующие уровни – плотоядные консументы.

Различают два типа пищевых цепей:

а) *пастбищные* начинаются с фотосинтезирующих организмов – растений (трава → заяц → лисица; фитопланктон → зоопланктон → окунь → щука);

б) *детритные* начинаются с мертвых органических веществ (опавший лист → дождевой червь → скворец → сокол).

Поскольку большинство организмов могут использовать в пищу организмы разных видов, то в реальных экосистемах функционируют не пищевые цепи, а *пищевые сети*. Формирование пищевых сетей – один из факторов повышения устойчивости экосистем.

Общая закономерность пищевых цепей - количество особей последовательно уменьшается на каждом трофическом уровне. При переходе от одного звена пищевой цепи к другому большая часть энергии (90%) теряется: расходуется на процессы жизнедеятельности и рассеивается в виде тепла. Эта закономерность носит название *правила экологической пирамиды* (правила Линдемана или правила 10%). Это ограничивает возможное число звеньев пищевой цепи (3-5). Различают экологическую пирамиду чисел, биомассы и энергии (отражают соответственно численность организмов, биомассу и поток энергии в цепях питания).

*Сукцессия* – процесс изменения сообществ в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой. Различают:

а) первичную сукцессию – формирование биоценозов на ранее не заселенных местах (скалы, застывшая лава, песчаные дюны). Например: лишайники – мхи – однолетние травы – многолетние травы – кустарники – деревья. Постепенно происходит увеличение видового разнообразия и ярусности биоценоза.

б) вторичную сукцессию – естественное восстановление сообщества на месте погибшего по каким-либо причинам биогеоценоза (после пожара, вырубке). Примером вторичной сукцессии может быть восстановление луговой растительности на заброшенном поле, образование торфяного болота на месте лесного озера.

Смена биогеоценозов происходит в направлении от менее устойчивых к более устойчивым. Итогом сукцессии является формирование относительно устойчивой стадии – *климаксового сообщества* (климакс-формация по Ф. Клементсу). Климаксовое сообщество может поддерживать себя



неопределенно долго, все внутренние его компоненты уравновешены друг с другом, и оно находится в равновесии с физической средой.

Способность экосистем сохранять свою структуру и функции при воздействии внешних факторов называется стабильностью экосистем (резистентная устойчивость по Ю. Одуму). Способность экосистемы возвращаться в исходное (или близкое к нему) состояние после воздействия факторов характеризует устойчивость экосистем (упругая устойчивость по Ю. Одуму). Например, калифорнийский лес из секвойи достаточно устойчив к пожарам (для секвойи характерна толстая кора), но если этот лес все же сгорит, то восстанавливается он очень медленно или не восстанавливается совсем (экосистема стабильная, но не устойчивая). С другой стороны, заросли кустарника легко выгорают (низкая стабильность), но быстро восстанавливаются в течение нескольких лет (высокая устойчивость).

**Агроценозы** (сельскохозяйственные экосистемы) – искусственно созданные и поддерживаемые человеком экосистемы (поля, сады). Агроценозы отличаются от естественных экосистем рядом особенностей:

- низкое видовое разнообразие (на полях обычно культивируют один вид растений);
- короткие цепи питания;
- кроме солнечной энергии нуждаются в дополнительной энергии (в виде работы человека, удобрений, пестицидов, орошения);
- действует искусственный отбор;
- незамкнутый круговорот веществ (первичная продукция – урожай – удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания).

## Биосфера

Термин «биосфера» предложил австрийский ученый Э. Зюсс в 1875 г. для обозначения оболочки Земли, населенной живыми организмами. Целостное учение о биосфере создал русский ученый В.И. Вернадский (1926).

Живые организмы обитают в следующих оболочках Земли:

1. *Атмосфера* – воздушная оболочка Земли. Жизнь возможна в нижнем слое атмосферы – тропосфере (споры бактерий поднимаются до 20 км). На высоте 25-27 км расположен озоновый слой, защищающий поверхность земли от ультрафиолетовых лучей. Все живое, поднимающееся выше защитного слоя озона, погибает. Ограничивающими факторами

распространения жизни в атмосфере являются излучение, низкая температура, дефицит кислорода и воды.

2. *Гидросфера* – это водная оболочка Земли. Жизнь распространена на всех глубинах и встречается даже на дне океанических впадин в 10-11 км от поверхности. Ограничивающими факторами являются давление толщи воды, отсутствие света, снижение содержания кислорода.

3. *Литосфера* – это верхняя твердая оболочка Земли. Жизнь сосредоточена ближе к поверхности, но по трещинам, пустотам может распространяться вглубь на несколько километров (анаэробные бактерии обнаруживаются до глубины 5-7 км). Ограничивающими факторами служат высокое давление и температура, снижение содержания кислорода.

В.И. Вернадский выделил в биосфере 7 типов веществ: 1) живое вещество - совокупность организмов; 2) биогенное вещество - результат деятельности живых организмов (горючие ископаемые, известняки); 3) косное вещество образуется процессами, в которых живые организмы не участвуют (горные породы); 4) биокосное вещество - создаётся одновременно живыми организмами и абиогенными процессами неживой природы (почва); 5) радиоактивное вещество; 6) рассеянные атомы; 7) вещество космического происхождения.

*Функции живого вещества:*

- энергетическая функция заключается в связывании и запасании солнечной энергии, которая далее передается по пищевым цепям;
- газовая функция обеспечивается круговоротом газов в процессе дыхания и фотосинтеза;
- концентрационная функция заключается в поглощении, накоплении химических элементов и, после отмирания организмов, возвращении их (часто в концентрированном виде) в окружающую среду;
- окислительно-восстановительная функция заключается в окислении и восстановлении веществ в живых организмах (например, в процессе фотосинтеза  $\text{CO}_2$  восстанавливается до углеводов, в процессе дыхания органические вещества окисляются до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ );
- средообразующая функция заключается в преобразовании физико-химических характеристик среды (например, заболачивание почвы после поселения сфагнума).

## Литература

1. Биология. Пособие для поступающих в вузы. В 2-х томах / Н.В. Чебышев, С.И. Гуленков, С.Г. Зайчикова и др.; под ред. Н.В. Чебышева. – М.: Новая волна, 2016.
2. Богданова Т.Л., Солодова Е.А. Биология: справочник для старшеклассников и поступающих в вузы. – М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2016. – 816с.
3. Заяц Р.Г., Бутвиловский В.Э., Давыдов В.В., Рачковская И.В. Биология для поступающих в вузы. – Минск: Вышэйшая школа, 2017. – 640с.
4. Кириленко А.А., Колесников С.И. Биология. 10-11 классы. Тематический тренинг. Все типы заданий. – Ростов н/Д: Легион, 2015. – 384с.
5. Лемеза Н.А., Камлюк Л.В., Лисов Н.Д. Биология для поступающих в вузы. Учебное пособие. – Минск: Книжный дом, 2017. - 496 с.
6. Соловков Д.А. ЕГЭ по биологии. Практическая подготовка. – СПб: БХВ-Петербург, 2017. – 560с.
7. Ярыгин В.Н., Мустафин А.Г. Биология. Для выпускников школ и поступающих в вузы. Учебное пособие / под ред. В.Н. Ярыгина. – М.: КноРус, 2017. – 584с.