

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

Ю.В. Зеленева, Н.Б. Глушковская,
Л.Е. Дмитричева

БИОЛОГИЯ

Учебное пособие в 2 частях

ЧАСТЬ I

Санкт-Петербург
РГГМУ
2022

УДК 57(075.8)
ББК 28.я73
3-48

Рецензент: Невзорова Е.В., доктор биологических наук, доцент, ведущий кафедрой медицинской биологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина»

Зеленева Ю.В., Глушковская Н.Б., Дмитричева Л.Е.
3-48 Биология. Учебное пособие в 2 частях. Часть I / Ю.В. Зеленева, Н.Б. Глушковская, Л.Е. Дмитричева. – Санкт-Петербург : РГТМУ, 2022. – 120 с.

ISBN 978-5-86813-564-4
ISBN 978-5-86813-565-1

Учебное пособие составлено в соответствии с рабочей программой дисциплины «Биология» и рекомендовано для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению «Экология и природопользование». Учебное пособие может использоваться на лекционных и практических занятиях по биологии студентами других естественнонаучных направлений, а также для самостоятельного изучения дисциплины «Биология». Учебное пособие включает в себя теоретический и практико-ориентированный материал для урочной и внеурочной работы студентов.

Пособие содержит программный материал по биологии за первый семестр. Оно включает в себя задание для самоподготовки, лекционный курс, вопросы для самоконтроля и ситуационные задачи.

УДК 57(075.8)
ББК 28.я73

© Зеленева Ю.В., Глушковская Н.Б., Дмитричева Л.Е., 2022
© Российский государственный гидрометеорологический университет (РГТМУ), 2022

ISBN 978-5-86813-564-4
ISBN 978-5-86813-565-1

Тема 1. Биология как наука.

Жизнь, её свойства и уровни организации живой природы. Биология клетки

Задание для самоподготовки

Знать: 1) качественные особенности живых систем; 2) уровни организации живой материи; 3) понятия автотрофного, гетеротрофного и миксотрофного типов ассимиляции на организменном уровне; 4) определение клетки; 5) особенности строения и функционирования прокариотических и эукариотических клеток; 6) основные компоненты клеток, морфологическую и функциональную характеристику органоидов клетки.

План

1. Предмет и методы биологии. Значение биологии.
2. Основы цитологии. История изучения клетки. Клеточная теория.
3. Вирусы – неклеточная форма жизни.
4. Прокариотическая клетка.
5. Сравнительная характеристика строения и функций эукариотических клеток: животной, растительной, грибной.

1.1. Предмет и методы биологии

Биология (от греческого *bios* – жизнь, *logos* – учение, наука) – комплекс наук о жизни, её формах и закономерностях развития.

Термин «биология» был предложен независимо друг от друга несколькими авторами: немецким анатомом и физиологом, профессором Дерптского и Кёнигсбергского университетов Фридрихом Бурдахом в 1800 г., немецким естествоиспытателем Готфридом Рейнхольдом Тревиранусом в 1802 г. и французским естествоиспытателем Жаном Батистом Ламарком тоже в 1802 г.

Впервые определение основных особенностей жизни дал Фридрих Энгельс, который по этому поводу писал: *«Жизнь – есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по существу в постоянном обновлении химических составных частей этих тел».*

Во время Энгельса ещё не были открыты нуклеиновые кислоты, играющие важную роль в жизненных явлениях, и

не раскрыты некоторые существенные стороны живой материи. Более широкое определение понятия жизни было дано отечественным учёным Владимиром Михайловичем Волькенштейном: *«Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящие системы, состоящие из белков и нуклеиновых кислот».*

Однако до сих пор общепризнанного определения понятия «жизнь» не существует.

Предметом изучения биологии является многообразие вымерших и ныне населяющих землю живых существ, их строение, функции, происхождение, индивидуальное развитие, эволюцию, распространение на земле и взаимоотношение друг с другом.

Дисциплины науки, которые являются биологическими можно классифицировать в зависимости от определённых подходов.

I. По объектам изучения:

- вирусология;
- микробиология;
- ботаника;
- зоология;
- антропология.

В каждой из перечисленных наук можно выделить частные:

- микология (наука о грибах);
- альгология (наука о водорослях);
- бриология (наука о мхах);
- дендрология (наука о деревьях и кустарниках);
- энтомология (наука о насекомых);
- орнитология (наука о птицах);
- герпетология (наука о земноводных и пресмыкающихся);
- гельминтология (наука о паразитических червях).

Каждая из пяти названных наук делится также на следующие:

- морфология (наука о внешнем строении);
- анатомия (наука о внутреннем строении);
- физиология (наука о функциях);
- генетика (наука о наследственности и изменчивости);
- эволюция (историческое развитие).

II. По уровням организации живого:

- молекулярная биология (молекулы и атомы);

- *цитология* (наука о клетке);
- *гистология* (наука о тканях);
- *анатомия* (наука о внутреннем строении организма);
- *популяционная генетика и эволюция*;
- *биогеоценология* (наука о сообществах живых организмов).

III. Науки о развитии живой материи:

- *эмбриология* (наука о предзародышевом развитии, оплодотворении, зародышевом и личиночном развитии организма);
- *теория эволюции и эволюционное учение* (комплекс знаний об историческом развитии живой природы).

IV. Науки о коллективной жизни:

- *этология* (наука о поведении);
- *экология* (наука об отношениях различных организмов между собой и окружающей средой);
- *биогеография* (наука о географическом распространении организмов).

V. По фактору времени:

- *палеонтология* (наука о жизни в прошлые геологические времена / эпохи);
- *неотология* (развитие жизни в настоящее время).

VI. По методам исследований:

- *биохимия* (изучает химическое строение веществ и химические реакции организма);
- *биофизика* (изучает физические процессы организма);
- *биометрия* (математическая обработка биологических данных).

Межпредметные связи биологии

Межпредметные связи биологии очень обширны. Она принадлежит к комплексу естественных наук, то есть наук о природе и тесно связана с другими науками:

- фундаментальными (математикой, физикой, химией);
- естественными (геологией, географией, почвоведением);
- общественными (психологией, социологией);
- прикладными (биотехнологией, бионикой, растениеводством, охраной природы).

Научный метод – это совокупность приёмов и операций, используемых при построении системы научных знаний.

Методы биологии

Эмпирические (практические)

- наблюдение;
- эксперимент;
- инструментальные;

Теоретические (логические)

- сравнение;
- обобщение;
- классификация;
- абстрагирование;
- моделирование.

Для того, чтобы дать определение понятиям «жизнь», «живое», необходимо рассмотреть вопросы об уровнях организации и свойствах живого.

Уровни организации живой материи:

- | | |
|------------------|--------------------------|
| 1) молекулярный; | 6) организменный; |
| 2) субклеточный; | 7) популяционно-видовой; |
| 3) клеточный; | 8) биоценотический; |
| 4) тканевый; | 9) биогеоценотический; |
| 5) органный; | 10) биосферный. |

Основные свойства живых систем:

- 1) определённый химический состав;
- 2) клеточное строение;
- 3) обмен веществ и энергии;
- 4) самовоспроизведение (репродукция);
- 5) наследственность;
- 6) изменчивость;
- 7) рост и развитие;
- 8) раздражимость;
- 9) целостность и дискретность;
- 10) саморегуляция или авторегуляция;
- 11) ритмичность;
- 12) энергозависимость;
- 13) иерархичность.

Биологическая система – это биологические объекты разной степени сложности, имеющие несколько уровней организации.

Типы биологических систем:

- открытые и закрытые (для энергии, информации, веществ);
- живые (биологические, социальные) и неживые (химические, физические);
- высокоупорядоченные (организмы) и с низкой упорядоченностью (кристаллы);

– саморегулирующиеся и с внешней регуляцией (химические реакции).

Принципы организации биологических систем:

- открытость;
- высокая упорядоченность;
- оптимальная конструкция;
- управляемость;
- иерархичность.

Значение биологии

Биология является теоретической основой таких наук, как медицина, психология, социология. Биологические знания используются в пищевой промышленности, фармакологии, сельском, лесном и промысловом хозяйстве. Достижения биологии используются при решении глобальных проблем современности: взаимоотношения общества с окружающей средой, рационального природопользования и охраны природы, продовольственного обеспечения.

1.2. Основы цитологии.

История изучения клетки. Клеточная теория

Цитология – наука, изучающая строение и функции клеток, их размножение, развитие и взаимодействие в многоклеточном организме.

Клетка – элементарная живая система, основная структурная и функциональная единица организма, способная к самообновлению, саморегуляции к самовоспроизведению.

История изучения клетки тесно связана с развитием микроскопической техники. Первый простейший микроскоп был изобретён в 1609–1610 гг. Галилеем, но с его помощью живые объекты не изучались. Первым применил микроскоп для изучения живых объектов английский физик Роберт Гук. В 1665 г. он рассматривал под усовершенствованным им микроскопом срез пробки бузины и обнаружил, что ткань состоит из ячеек, напоминающие соты. Гук назвал их клетками. Пробка – мёртвая ткань, и по сути Гук увидел только клеточные стенки.

В 1680 г. голландец Антоний Ван Левенгук обнаружил в воде одноклеточные организмы и впервые увидел клетки животных.

До XIX в. внимание микроскопистов, в первую очередь, привлекала клеточная стенка и наружная клеточная мембрана. Лишь

во втором десятилетии XIX в. исследователи обратили должное внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее клетку. В 1825 г. чех Ян Пуркинё назвал это вещество протопластом.

В 1831 г. английский ботаник Роберт Броун обнаружил в клетке ядро.

В 1838 г. немецкий ботаник Матиас Шлейден доказал, что ядро является обязательным компонентом растительной клетки.

В 1839 г. немецкий зоолог и физиолог Теодор Шванн опубликовал труд «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений». В нём он установил сходство между растительной и животной клетками и заложил основы клеточной теории.

Основные положения клеточной теории Шванна (1839 г.)

1. Клетка является главной структурной единицей всех организмов (растительных и животных).

2. Процесс образования клеток обуславливает рост, развитие, дифференцировку растительных и животных тканей.

Так как в своей работе Теодор Шванн опирался на работы Маттиаса Якоба Шлейдена, то принято считать авторами клеточной теории обоих учёных.

Однако Шлейден и Шванн ошибочно считали, что клетки в организме образуются путём новообразований из неклеточного вещества. В 1858 г. эта ошибка была исправлена немецким врачом Рудольфом Вирховым. Он дополнил клеточную теорию важнейшими положениями о том, что всякая клетка происходит от клетки и что вне клетки нет жизни. Важным обобщением явилось также утверждение, что глобальное значение в жизнедеятельности клетки имеет протопласт и ядро.

Таким образом, клеточная теория – одно из крупнейших достижений XIX века. Именно так характеризовал её Фридрих Энгельс. Она вошла в число трёх важнейших достижений того столетия (два других – закон сохранения энергии, эволюционная теория Дарвина).

Основные положения современной клеточной теории

1. Клетка является основной структурно-функциональной единицей всех живых организмов.

2. Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, строению, т. е. гомологичные (сопоставимы).

3. Новые клетки возникают только путём деления ранее существовавших клеток.

4. Рост и развитие многоклеточного организма есть следствие роста и развития одной или нескольких исходных клеток.

5. Многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток, объединённые в целостные системы тканей и органов, связанных между собой межклеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.

6. Клеточное строение – свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.

Являясь важнейшим достижением естествознания, клеточная теория сыграла огромную роль в развитии практически всех биологических наук.

1.3. Вирусы – неклеточная форма жизни

Под термином «вирус» понимают мельчайшие микробы, не имеющие клеточного строения, белоксинтезирующей системы, содержащие только один тип нуклеиновой кислоты – ДНК или РНК. Предполагают, что существует около 130 тыс. видов вирусов, из которых описано только 5 тыс. Вирусные частицы проходят через поры фильтров, не проницаемые для бактерий. Поэтому их стали называть фильтрующимися вирусами.

Русский ученый Дмитрий Иосифович Ивановский в 1892 г. открыл вирус болезни табака – табачной мозаики. В настоящее время установлено, что вирусы вызывают многие заболевания человека: бешенство, корь, грипп, энцефалиты, гепатиты, геморрагические лихорадки; были открыты онковирусы, вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) и коронавирус, вызывающий атипичную пневмонию (SARS).

Вирус не имеет самостоятельного обмена веществ. С этой точки зрения, вирус не живое существо, а мертвый кристалл. С другой стороны, вирус обладает наследственностью и подчиняется законам эволюции. Следовательно, вирус – живое существо. Сейчас принято считать, что вирус – это своеобразная инфекционная частица. Все вирусы выделены в специальное царство «вирусов», так как они имеют нечто общее, что их объединяет. Они являются автономными генетическими структурами, способными

функционировать и размножаться в восприимчивых к ним клетках. Вирусы, не будучи организмами, тем не менее, являются своеобразной формой жизни на Земле.

Морфологию и структуру вирусных частиц стало возможно изучать после изобретения электронного микроскопа. По своим размерам вирусы соответствуют толщине клеточных оболочек бактерий (20 нм). Одним из самых мелких вирусов является вирус ящура (8–12 нм), самым крупным – вирус оспы (200 нм). Форма сформировавшихся вирусных частиц (вирионов) может быть крайне разнообразной. Вирус табачной мозаики имеет палочковидную форму, вирус бешенства – пулевидную, вирус полиомиелита – сферическую. Бактериофаги по своей форме напоминают сперматозоиды (рис. 1).

Несмотря на разнообразие архитектуры, принципиальная схема строения вирусов одинакова. В центре вирусной частицы находится наследственный аппарат – молекулы ДНК или РНК, вокруг этих молекул – белковая оболочка, защищающая аппарат наследственности от внешних воздействий. Простые вирусы (пикорнавирусы, парвовирусы) содержат одну молекулу нуклеиновой кислоты, окруженную капсидом – белковой оболочкой.

Морфологической единицей капсида является капсомер. Это белковые субъединицы, состоящие из одной молекулы белка (вирус табачной мозаики) или четырех молекул белка (вирус полиомиелита). Сложно устроенные вирусы имеют дополнительную внешнюю оболочку – суперкапсид липопротеиновой природы. Суперкапсид – липидный биослой со встроенными в него белками – гликопротеинами. Они выглядят в виде шипов.



Рис. 1. Строение вируса – неклеточного инфекционного агента.

Вирусы – абсолютные паразиты. Проникая в клетку, вирус изменяет ее обмен, обеспечивая синтез собственных частиц.

Бактериофаги – вирусы, поражающие бактерии. Действие бактериофагов отличается специфичностью. Их открыл французский ученый Феликс Дэрелль в 1918 г. Бактериофаги не вызывают заболеваний у человека. По форме они напоминают сперматозоиды. Большинство из них содержит двунитиевую ДНК, замкнутую в кольцо. Бактериофаги используют в медицине для профилактики и лечения некоторых заболеваний человека. Их вводят через рот, под кожу или обрабатывают ими раневые поверхности. Лизируя патогенные микробы, бактериофаги способствуют выздоровлению организма. Бактериофаги употребляют для коллективной профилактики инфекций.

К вирусам по своим размерам близки внутриклеточные паразиты – **прионы**. Они устойчивы к действию ферментов, разрушающих нуклеиновые кислоты (ДНКазы, РНКазы), но погибают после воздействия ферментов, разрушающих белки (протеиназы). Следовательно, прионы не содержат нуклеиновых кислот и состоят только из белков молекулярной массой около 30 000 Да или г/моль. Поэтому их называют белковыми инфекционными молекулами. Прионы разрушают клетки головного мозга. По внешнему виду поражений эти заболевания называют губчатыми энцефалопатиями. В настоящее время описано около 10 прионовых болезней. В их число входят: скрепи, висну – у овец; бешенство – у коров; куру-куру, болезнь Крейтцфельда–Якоба, рассеянный склероз – у людей. Методов их лечения не разработано. Заболевания развиваются медленно, но неуклонно заканчиваются смертью.

Заражение людей происходит при употреблении мяса больных животных (коровы, овцы) или при уходе за ними, а также при ритуальном людоедстве у аборигенов Новой Гвинеи, поедающих соплеменников, умерших от куру-куру. Инкубационный период при прионовых болезнях составляет несколько лет (иногда 15–20). Поэтому их называют «медленными инфекциями».

1.4. Прокариотическая клетка

Прокариоты – это одноклеточные организмы, бактерии, отличающиеся слабой морфологической дифференцировкой (доядерные). Для них характерно:

- отсутствие окруженного мембраной ядра (носителем наследственности является нуклеоид – замкнутая в кольцо нить ДНК, единственная «бактериальная хромосома»);
- отсутствие мембранных органелл (митохондрий, хлоропластов, комплекса Гольджи и др.);
- размножение бинарным амитотическим делением (надвое);
- особое строение и состав клеточной стенки, малые размеры рибосом, своеобразные ферменты белкового синтеза (рис. 2).

Обязательными структурными элементами бактерий являются: *цитоплазма с нуклеоидом и рибосомами, цитогтазматическая мембрана (ЦПМ), клеточная стенка.*

Клеточная стенка у Гр⁺ бактерии, как правило, содержит многослойный **пептидогликан**, который придает клеточной стенке прочность. У Гр[–] бактерий клеточная стенка представлена тонким слоем пептидогликана, покрытого наружной мембраной, в состав которой входят белки, фосфолипиды и липополисахариды (ЛПС).

К **необязательным (непостоянным) структурным элементам** относят: *капсулу, споры, включения, жгутики, пили.*

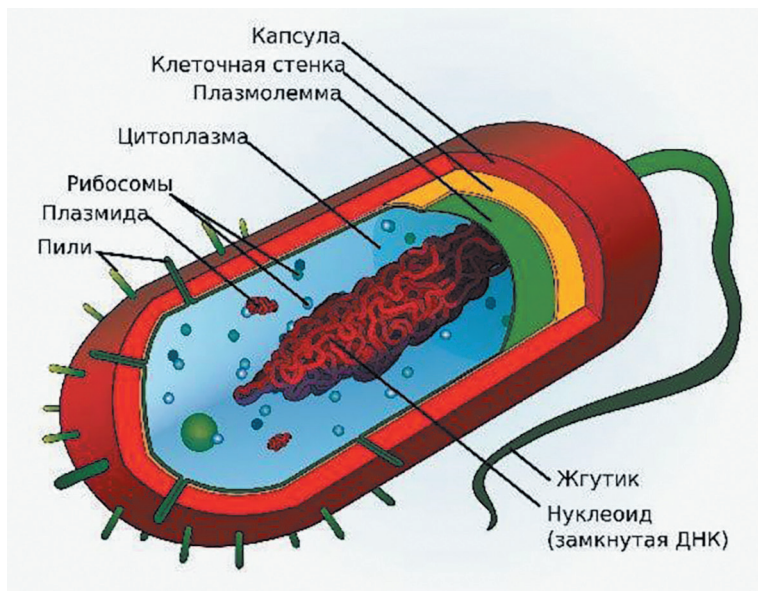


Рис. 2. Строение бактериальной клетки

1.5. Сравнительная характеристика строения и функций эукариотических клеток: животной, растительной, грибной

Табл. 1. Особенности организации эукариотических клеток

Признак	Животные	Грибы	Растения
Способ питания	Гетеротрофный		Автотрофный
Организация наследственной информации	Эукариоты		
Локализация ДНК	Ядро, митохондрии		Ядро, митохондрии, пластиды
Плазматическая мембрана	Есть (имеет гликокаликс)	Есть (без гликокаликса)	
Клеточная стенка	Нет	Хитиновая	Целлюлозная
Цитоплазма	Есть		
Органоиды	Мембранные и немембранные		
Специфические органоиды	—		Хлоропласты
Органоиды движения	Жгутики и реснички		
Вакуоли	Сократительные, пищеварительные, выделительные	В зрелых клетках	Центральная

Клеточная мембрана (цитолемма, плазмалемма, плазматическая мембрана) отделяет содержимое любой клетки от внешней среды, обеспечивая её целостность; регулирует обмен между клеткой и средой (рис. 3).

Мембрана представляет собой тончайшую (около 10 нм) пленку, покрывающую всю клетку. Плазмалемма состоит из молекул белков и фосфолипидов. Молекулы фосфолипидов расположены в два ряда – гидрофобными концами внутрь, гидрофильными головками к внутренней и внешней водной среде.

Мембрана обеспечивает:

1) избирательное проникновение в клетку и из нее молекул и ионов, необходимых для выполнения специфических функций клеток;

2) избирательный транспорт ионов через мембрану, поддерживая трансмембранную разницу электрического потенциала;

3) специфику межклеточных контактов.

Белки мембраны. В отдельных местах бислой (двойной слой) фосфолипидов насквозь пронизан белковыми молекулами

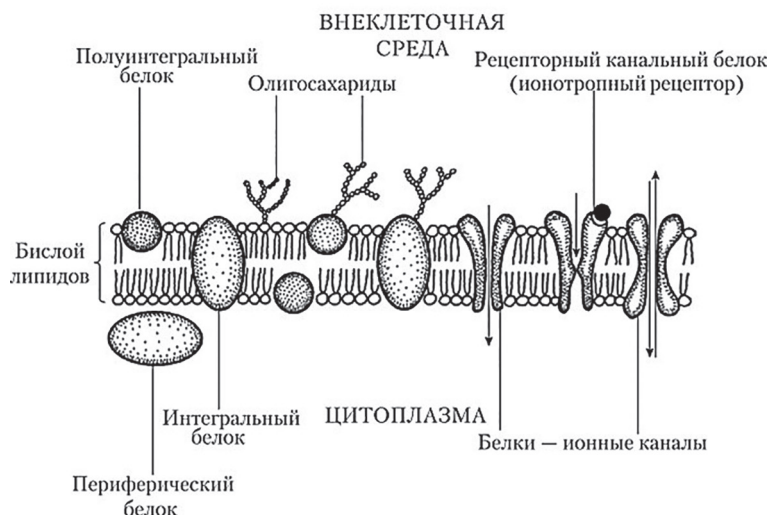


Рис. 3. Строение биологической мембраны (плазмолеммы)

(*интегральные белки*). Внутри таких белковых молекул имеются каналы – поры, через которые проходят водорастворимые вещества.

Другие белковые молекулы пронизывают бислой липидов наполовину с одной или с другой стороны (*полуинтегральные белки*).

На поверхности мембран эукариотических клеток имеются *периферические белки*.

Белки мембран выполняют структурную, транспортную, каталитическую, рецепторную и другие функции.

Липиды мембраны представлены фосфолипидами и холестерином. Липиды образуют двойной слой, или *липидный бислой*, в котором гидрофильные «головки» молекул липидов обращены наружу, а гидрофобные «хвосты» спрятаны вовнутрь мембраны. Эти «хвосты» благодаря своей гидрофобности обеспечивают разделение водных фаз внутренней среды клетки и ее окружения.

Углеводы не встречаются в мембране самостоятельно, они связаны с белками и липидами. Большинство белков мембран относится к сложным белкам, например гликопротеинам.

На поверхности животных клеток углеводные цепочки образуют тонкий поверхностный слой – *гликокаликс*. Гликокаликс обеспечивает непосредственную связь клетки с внешней средой,

в нем происходит внеклеточное пищеварение; в гликокаликсе размещены *рецепторы*.

Компоненты мембраны постоянно находятся в движении, вследствие чего между молекулами липидов возникают разрывы – *поры*, через которые в клетку могут попадать или покидать ее различные вещества.

Внутриклеточные мембраны разделяют клетку на специализированные замкнутые отсеки – *компартменты* или *органеллы*, в которых поддерживаются определённые условия среды.

Клеточные оболочки клеток растений, грибов и бактерий

Снаружи от мембраны клетка может выделять прочный каркас – *клеточную оболочку*, или *клеточную стенку*. Оболочка определяет форму клетки, служит механической опорой, выполняет защитную функцию, обеспечивает осмотические свойства клетки, ограничивая растяжение живого содержимого и предотвращая разрыв клетки, увеличивающейся вследствие поступления воды. Этот элемент характерен для клеток бактерий (образован сложным углеводом – пептидогликаном), грибов (хитин) и растений (целлюлоза).

Цитоплазма – это внутреннее содержимое клетки. В нее погружены все органоиды клетки, ядро и разнообразные продукты жизнедеятельности.

Цитоплазма связывает все части клетки между собой, в ней протекают многочисленные реакции обмена веществ. Цитоплазма отделяется от окружающей среды и делится на отсеки *мембранами*, то есть клеткам присуще мембранное строение. Она может находиться в двух состояниях – *золь* и *геля*. Золь – это полужидкое, киселеобразное состояние цитоплазмы, при котором процессы жизнедеятельности протекают наиболее интенсивно, гель – более плотное, студнеобразное состояние, затрудняющее протекание химических реакций и транспорт веществ.

Жидкая часть цитоплазмы без органоидов называется *гиалоплазмой*.

Органоиды – это постоянные компоненты клетки, выполняющие определенные функции (схема 1).

В связи с тем, что клетки как элементарные биологические системы являются открытыми системами, для обеспечения обмена веществ и энергии, поддержания гомеостаза, роста, раздражимости и других процессов требуется перенос веществ через мембрану – *мембранный транспорт*. В настоящее время транспорт

веществ через мембрану клетки делят на *пассивный и активный* (схема 2).

Пассивный транспорт – это вид транспорта, который происходит без затраты энергии от большей концентрации к меньшей.

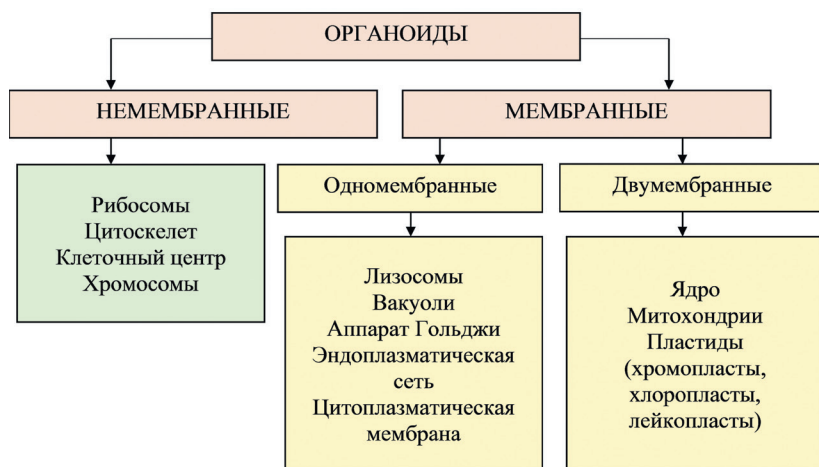


Схема 1. Классификация органоидов клетки

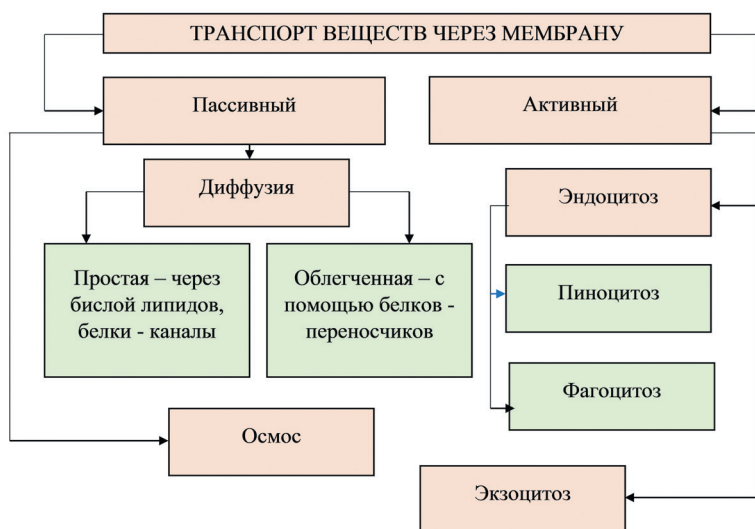


Схема 2. Транспорт веществ через мембрану клетки

Простая диффузия – растворимые небольшие неполярные молекулы (O_2 , CO_2) легко проникают в клетку.

Облегченная диффузия – нерастворимые частицы (липиды) подхватываются белками-переносчиками или проходят через специальные каналы (глюкоза, аминокислоты, K^+ , PO_4^{3-}).

Активный транспорт протекает с затратой энергии АТФ от меньшей концентрации вещества к большей. Он осуществляется с помощью специальных *белков-насосов*. Белки перекачивают через мембрану ионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} и другие элементы, что способствует транспорту важнейших органических веществ, а также возникновению нервных импульсов и т.д.

Эндоцитоз – это активный процесс поглощения веществ клеткой, при котором мембрана образует впячивания, а затем формирует мембранные пузырьки – *фагосомы*, в которых заключены поглощаемые объекты. Затем с фагосомой сливается первичная лизосома, и образуется *вторичная лизосома*, или *фаголизосома*, или *пищеварительная вакуоль*. Содержимое пузырька расщепляется ферментами лизосом, а продукты расщепления поглощаются и усваиваются клеткой. Непереваренные остатки удаляются из клетки путем экзоцитоза. Различают два основных вида эндоцитоза: *фагоцитоз* и *пиноцитоз*.

Фагоцитоз – это процесс захвата клеточной поверхностью и поглощения клеткой твердых частиц, а *пиноцитоз* – жидкости. Фагоцитоз протекает в основном в животных клетках (одноклеточные животные, лейкоциты человека), он обеспечивает их питание, а часто и защиту организма. В клетках растений и грибов фагоцитоз практически невозможен, так как они окружены прочными клеточными оболочками.

Экзоцитоз – процесс, обратный эндоцитозу. Таким образом выделяются переваренные остатки пищи из пищеварительных вакуолей, выводятся необходимые для жизнедеятельности клетки и организма в целом вещества. Например, передача нервных импульсов происходит благодаря выделению посылающим импульс нейроном химических посредников – *медиаторов*, а в растительных клетках так выделяются вспомогательные углеводы клеточной оболочки.

Если клетку поместить в раствор с более высокой концентрацией солей, чем в клеточном растворе, то вода начнет выходить из клетки, и объем живого содержимого начнет уменьшаться. У животных клеток происходит съеживание клетки в целом,



Рис. 4. Осмос – транспорт воды через клеточную мембрану.

а у растительных – отставание цитоплазмы от клеточной стенки, которое называется *плазмоллизом*.

При помещении клетки в *менее концентрированный*, чем цитоплазма, раствор, транспорт воды происходит в обратном направлении – в клетку. Однако существуют пределы растяжимости цитоплазматической мембраны, и животная клетка, в конце концов, разрывается. А у растительной или грибной клетки этого не позволяет сделать прочная клеточная стенка. Явление заполнения клеточным содержимым всего внутреннего пространства клетки называется *деплазмоллизом* (рис. 4).

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Назовите и охарактеризуйте уровни организации живой материи. Раскройте взаимосвязи различных уровней организации живой материи.

2. Укажите основные свойства живого. Раскройте их значение для эволюции. Чем обусловлена высокая устойчивость живых систем?

3. Обоснуйте принципиальное единство химического состава живых организмов и неживой природы.

4. Докажите, почему клетки, ткани и органы в сумме ещё не представляют собой целостный организм?

5. Раскройте основные положения клеточной теории. Какое ее значение в развитии науки?

6. Дайте сравнительную характеристику строения и жизнедеятельности прокариотов и эукариот.

7. Строение и функции клеточного ядра.

8. Раскройте биологическое значение хромосом.

9. Охарактеризуйте строение и функции цитоплазматической мембраны.

10. Раскройте механизм поступления веществ в клетку.

11. Строение и функции цитоплазмы.

12. Назовите органоиды движения и раскройте их значение для жизнедеятельности.

13. Дайте сравнительную характеристику строения и функции митохондрий и хлоропластов.

14. Раскройте особенности строения и функций ЭПС.

15. Опишите строение рибосом. В чем отличие рибосом эукариотической и прокариотической клеток? Какая роль рибосом?

16. В чем биологическая роль комплекса Гольджи в жизнедеятельности клетки?

17. Что представляют собой клеточные включения и какое их значение в процессах жизнедеятельности клетки?

18. Какая биологическая роль лизосом в жизнедеятельности клетки?

19. Раскройте особенности активного и пассивного видов транспорта веществ через клеточную мембрану.

20. Что называют научным методом познания?

II. Ситуационные задачи

1. В экосистемах почвы бактерии участвуют в процессах нитрификации и азотфиксации. Почему без деятельности данных бактерий экосистема, скорее всего, погибла бы? Ответ поясните.

2. Растение берёзы потребляет 200 л воды в сутки. При этом прирост массы этого растения составляет 900 г в сутки. Рассчитайте, какое количество воды тратит растение на эвапотранспирацию

(регулируемое и нерегулируемое испарение воды листьями) в сутки. Объясните свои расчёты. Молекулярная масса глюкозы – 180 г/моль, молекулярная масса воды – 18 г/моль.

3. Первичная годовая продукция экосистемы составляет 350.000.000 кДж. Постройте пирамиду энергии для данной экосистемы, учитывая, что максимальный трофический уровень в ней пятый. Укажите величину энергии, поступающей на каждый трофический уровень и экологическую роль организмов данного уровня.

4. Детёныш обыкновенной лисицы, имея массу 1 кг, питался исключительно лесными полёвками, средняя масса которых составляла 25 г. Используя экологическое правило 10%, подсчитайте, какое количество полёвок съел лисёнок для достижения им массы в 6 кг. В ответе запишите только количество полёвок.

5. При беге на беговой дорожке у человека пульс участился в два раза от исходных 75 ударов в минуту. Ударный объем крови тоже возрос в два раза – от 60 до 120 мл. Чему будет равен минутный объём крови у такого интенсивно работающего сердца? В ответе запишите только количество литров.

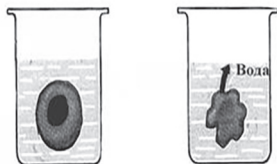
6. Исследователь поместил на два предметных стекла по капле воды с культурой амёб. На первое стекло он добавил каплю водного раствора с 10%-ной концентрацией NaCl, а на второе – каплю воды с хламидомонадами. Две капли на каждом стекле он соединил водным мостиком. Какое поведение амёб наблюдал исследователь в первом и во втором случаях? Как называют способность амёб реагировать на внешние воздействия и какое её значение для организма?

7. В экосистеме пресного водоёма обитают беззубки, караси, окуни и щуки. Какие биотические отношения сложились между перечисленными видами организмов с учётом всех этапов их жизненных циклов? Ответ обоснуйте.

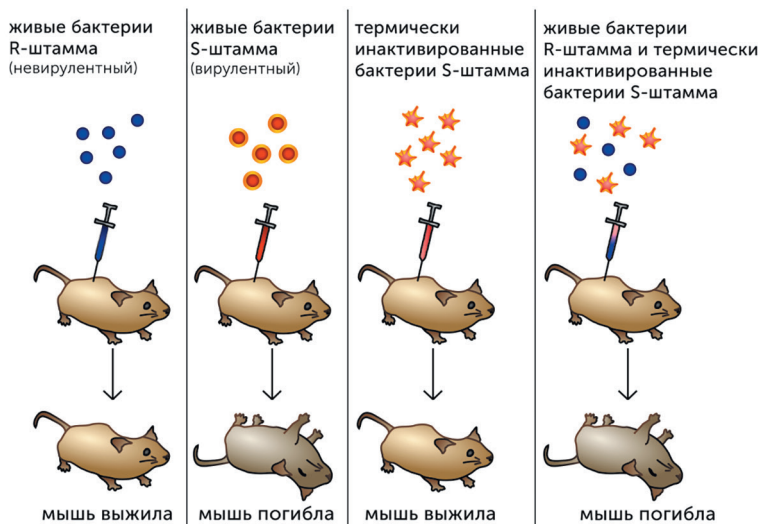
8. В клетках каких растений больше осмотическое давление клеточного сока: у растущих на солончаках или у растений незасоленных почв? У выросших в тенистом влажном месте или у растущих в степи? Как объяснить эти различия?

9. Экспериментатор решил исследовать изменения, происходящие с эритроцитами, помещёнными в растворы с различной концентрацией хлорида натрия (NaCl). Перед началом эксперимента он выяснил, что концентрация NaCl в плазме крови составляет 0,9%. В рамках эксперимента он распределил кровь

по двум пробиркам, в каждую из которых добавил растворы NaCl с различной концентрацией в соотношении 1 : 1 (на 1 мл крови – 1 мл раствора NaCl). По результатам наблюдений эксперимента-тор сделал рисунки эритроцитов А и Б. Объясните полученные результаты.



10. В 1928 году Ф. Гриффитом проведены эксперименты, доказывающие, что бактерии могут получать генетическую информацию от других бактерий (процесс трансформации). Гриффит заражал мышей двумя штаммами пневмококков: бактерии R-штамма были неvirulentными (рис. А), бактерии S-штамма virulentными (рис. Б). Если ввести мышам убитые нагревом клетки S-штамма, они выживали (рис. В). При совместном введении живых бактерий R-штамма и убитых бактерий S-штамма мыши погибали (рис. Г). Объясните результаты экспериментов В и Г. По какой причине происходила трансформация клеток бактерий в опыте Г? Почему они стали virulentными?



Тема 2. Химическая организация клетки

Задание для самоподготовки

Знать: 1) группы элементов по их содержанию в живых организмах; 2) содержание основных химических элементов в природных объектах; 3) роль биогенных элементов в живых организмах; 4) содержание в клетке химических веществ; 5) определение биомономеров и биополимеров; 6) характеристику и функции углеводов, липидов, белков.

План

1. Элементный химический состав клетки.
2. Неорганические компоненты: вода и минеральные соли. Свойства и функции.
3. Органические соединения: углеводы, липиды, белки.

2.1. Элементный химический состав клетки

Химический состав клеток включает примерно 50% из 110 элементов Периодической системы Д.И. Менделеева. Причем 24 из них являются обязательными компонентами и обнаруживаются почти во всех типах клеток. В соответствии с процентным содержанием в клетке химические элементы делятся на три группы (таблицы 2, 3).

Табл. 2. Химический состав клетки

Макро-элементы	I группа (основные) (биоэлементы, органогены) 98% от массы живых клеток	кислород (O), углерод (C), водород (H), азот (N)
	II группа: 1–2% от массы живых клеток	фосфор (P) (органоген), сера (S) (органоген), калий (K), магний (Mg), натрий (Na), кальций (Ca), железо (Fe), хлор (Cl), кремний (Si)
Микроэлементы	Входят в состав гормонов, витаминов, ферментов, влияют на обмен веществ, влияют на усвоение других элементов. Могут накапливаться в живых организмах: бактерии способны накапливать марганец, морские водоросли – йод, ряска – радий, лютики – литий, моллюски и ракообразные – медь, позвоночные – железо. Суммарное содержание около 0,1%	алюминий (Al), марганец (Mn), цинк (Zn), молибден (Mo), кобальт (Co), никель (Ni), йод (I), бром (Br), фтор (F), бор (B) и др.

Ультромикроэлементы	Значение многих элементов из данной группы до конца не установлено. Суммарное содержание < 0,01%	золото (Au), бериллий (Be), серебро (Ag), уран (U), ртуть (Hg), радий (Ra), селен (Se) и др.
---------------------	--	--

Табл. 3. Функции некоторых химических элементов

Элемент	Биологическая роль
O, H	Входят в состав воды
C, O, H, N	Входят в состав белков, липидов, нуклеиновых кислот, полисахаридов
K, Na	Обеспечивают проведение нервного импульса
Ca	Компонент костей, зубов, необходим для мышечного сокращения, компонент свертывания крови, посредник в механизме действия гормонов
Mg	Структурный компонент хлорофилла, поддерживает работу рибосом и митохондрий
Fe	Структурный компонент гемоглобина, миоглобина
S	Входит в состав серосодержащих аминокислот, белков
P	Входит в состав нуклеиновых кислот, костной ткани
B	Необходим некоторым растениям
Mn, Zn, Cu	Активаторы ферментов, влияют на процессы тканевого дыхания
Zn	Входит в состав инсулина
Cu	Входит в состав окислительных ферментов, переносит кислород в тканях моллюсков
Co	Входит в состав витамина B ₁₂
F	Входит в состав эмали зубов
I	Входит в состав тироксина

2.2. Неорганические компоненты: вода и минеральные соли. Свойства и функции

Вода – это универсальная дисперсионная среда живой материи. Содержание воды зависит от вида организма, условий его местообитания, типа клеток и их функционального состояния. Например, в клетках костной ткани воды содержится примерно 20%, жировой – 40%, мышечной – 76%, в клетках эмбриона – более 90%. С возрастом количество воды в клетках любого организма значительно снижается. Вода в клетке находится в двух формах – свободной и связанной. Свободная вода составляет

95% всей воды в клетке и используется главным образом как растворитель и как дисперсионная среда коллоидной системы протоплазмы. Связанная вода, на долю которой приходится всего 4–5% всей воды клетки, непрочно соединена с белками водородными и другими связями.

Свойства воды

1. Полярность молекул.
2. Наивысшая удельная теплоёмкость (из-за способности образовывать водородные связи между молекулами).
3. Высокая теплопроводность (из-за небольших размеров молекул).
4. Прозрачность.
5. Несжимаемость.
6. Подвижность молекул (водородные связи относительно слабые).
7. Вязкость (из-за наличия водородных связей между молекулами).
8. Высокое поверхностное натяжение.
9. Расширение при замерзании.

Основные функции воды в организме

1. Вода – естественный растворитель для минеральных ионов и других веществ.
2. Вода – дисперсионная фаза, играющая важную роль в коллоидной системе протоплазмы.
3. Вода необходима для метаболизма клетки, так как физиологические процессы происходят в исключительно водной среде.
4. Участвует во многих ферментативных реакциях клетки и образуется в процессе метаболизма.
5. Служит источником ионов водорода при фотосинтезе.
6. Обеспечивает равномерное распределение тепла по всему организму, при этом устраняется риск перегрева отдельных частей организма.
7. Поддерживает постоянную форму организмов (например, круглые черви, медузы).
8. Обеспечивает тургор (например, положение органов растений в пространстве).
9. Обеспечивает осмос, плазмолиз и деплазмолиз.
10. Уменьшает трение при образовании слизей, смазывающих жидкостей.
11. Обеспечивает адсорбционные процессы.

Минеральные вещества, соли и ионы имеют немаловажное значение для обеспечения процессов жизнедеятельности клетки. Минеральные соли в водных растворах диссоциируют на катионы и анионы. Выполняя важную роль в поддержании осмотического давления и кислотно-основного равновесия клетки.

Неорганические ионы служат кофакторами, необходимыми для реализации ферментативной активности.

Из неорганического фосфата в процессе окислительного фосфорилирования образуется аденозинтрифосфат (АТФ) – вещество, в котором запасается энергия, необходимая для пластического обмена.

Ионы кальция найдены в циркулирующей крови и в клетках. В костях они соединены с фосфатными и карбонатными ионами и образуют кристаллическую структуру.

Некоторые минеральные компоненты присутствуют в клетке в неионизированной форме. Например, железо, связанное с углеродом, содержится в гемоглобине, ферритине, цитохромах и других ферментах, играющих важную роль в поддержании нормальной активности клетки.

Минеральные соли поддерживают кислотно-щелочное равновесие. (За счет буферных систем происходит регуляция pH среды. Фосфатная буферная система поддерживает pH внутриклеточной среды в пределах 6,9–7,4. Бикарбонатная на уровне 7,4.)

Внутри клетки преобладают ионы калия, а снаружи – ионы натрия и хлора. В результате образуется разность потенциалов внешней и внутренней поверхности мембраны клетки.

Внутри клетки концентрация ионов солей выше, что обеспечивает поступление в клетку воды, создает тургорное давление.

2.3. Органические соединения: углеводы, липиды, белки

Основными классами органических соединений клеток являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы. Кроме того, в составе живой клетки в небольших количествах встречаются органические кислоты, спирты, альдегиды, кетоны, углеводороды, эфиры, амины и др.

В зависимости от молекулярной массы и величины молекул органические вещества клетки можно разделить на низкомолекулярные (мономеры) и высокомолекулярные (полимеры).

К полимерам относятся белки, нуклеиновые кислоты, некоторые углеводы: олигосахариды и полисахариды. Если полимер состоит из одного вида мономеров, его называют гомополимером, если же из двух и более – гетерополимером. Гетерополимеры бывают регулярные и нерегулярные. В структуре регулярного полимера порядок чередования мономеров регулярно повторяется. В структуре нерегулярных полимеров нет определённой закономерности чередования мономеров (аминокислоты в белках, нуклеотиды в нуклеиновых кислотах).

Различные типы клеток содержат неодинаковое количество разных органических веществ. В растительных клетках преобладают углеводы, у животных белки и липиды, однако, каждый класс органических веществ в любом типе клеток выполняет сходные функции.

Углеводы

Это полиоксикарбоксильные соединения и их производные, компоненты всех организмов.

В животной клетке углеводов 1–5%, в растительных – намного больше, в некоторых до 70%.

Все углеводы содержат альдегидную или кетонную группу, а так же несколько гидроксильных групп, поэтому легко окисляются, т. е. являются мощным восстановителем.

Классификация углеводов

Простые сахара – это моносахариды или монозы – мономерные вещества.

В зависимости от того, какая группа входит в состав моносахарида (альдегидная или кетонная), моносахариды делят на альдозы (самые распространённые) и кетозы (фруктоза и рибулоза).

В растворах молекулы моносахаридов могут находиться в двух формах: открытая (цепная, ациклическая) и циклическая (кольчатая). Формы легко переходят друг в друга. Количественно преобладает циклическая форма. В кристаллическом состоянии моносахариды всегда находятся в циклической форме. Олиго- и полисахариды образуются из циклических форм моносахаридов.

Моносахариды – это кристаллические вещества, растворимые в воде, сладкие на вкус. Различают: триозы, тетрозы, пентозы, гексозы (глюкоза (виноградный сахар), фруктоза (плодовый сахар), галактоза – входит в состав лактозы, растительных и бактериальных полисахаридов) и гептозы.

Моносахариды дают все типичные реакции по альдегидной или кетто-группе, а также по спиртовым радикалам. В результате таких реакций могут образовываться производные моносахарид:

- сахарные спирты (например, спирт глицерин используется при синтезе липидов);

- сахарные кислоты – продукты углеводного обмена (например, сахарной кислотой, производной глюкозы, является витамин С);

- дезоксисахара (например, дезоксирибоза);

- аминсахара;

- гликозиды.

Олигосахариды (небольшие полимеры). Характеризуются сравнительно небольшой молекулярной массой, сравнительно хорошо растворяются в воде. Их молекулы содержат от 2 до 10 моносахаридных остатков. В соответствии со степенью полимеризации различают ди-, три- и т.д. Наиболее важны в природе дисахариды. Это *сахароза (глюкоза + фруктоза)*, *мальтоза (глюкоза + глюкоза)*, *лактоза (молочный сахар) = галактоза + глюкоза*.

Полисахариды (крупные высокомолекулярные полимеры).

Выделяют гомополисахариды (пентозаны и гексозаны) и гетеросахариды. Глюкозаны – полисахариды на основе глюкозы, самые распространённые полисахариды. Это крахмал, гликоген, целлюлоза, каллоза (аморфный полимер глюкозы, образующийся в растениях в ответ на повреждение или неблагоприятное воздействие), инулин (полимер фруктозы), хитин.

Сложные полисахариды могут содержать, кроме углеводной части, другие органические соединения:

- муреин – состоит из протяжённых полисахаридных цепей с поперечными сшивками из пептидных мостиков;

- гликопротеины – содержат белковую и углеводную части.

Функции углеводов

1. Пластическая или строительная.

2. Резервная или запасная (крахмал, гликоген и др).

3. Энергетическая (1 г = 17,6 кДж).

4. Защитная.

5. Транспортная.

6. Регуляторная.

7. Рецепторная (гликокаликс).

8. Осморегуляторная – осуществляется растворимыми углеводами, в первую очередь глюкозой.

9. Синтетическая. У растений моносахариды – первичные продукты фотосинтеза, служат основой для биосинтеза олигосахаридов, полисахаридов, жирных кислот, аминокислот и других органических соединений.

Липиды

Это вещества, которые содержат углеводные и липидные компоненты. Присутствуют в тканях растений и животных, а также в некоторых микроорганизмах; выполняют структурные, иммунологические (рецепторные), участвуют в межклеточных контактах.

Липиды – группа разнообразных в химическом отношении органических веществ, нерастворимых или плохо растворимых в воде, но растворимых в органических растворителях (бензин, ацетон, эфиры). Это общее свойство липидов связано с наличием у них длинных алефатических углеводородных цепей или бензольных колец. Такие структуры не полярные и гидрофобные.

Среди липидов выделяют *жиры* и жироподобные вещества – *липоиды*.

Липиды содержатся в любой клетке, обычно их содержание в клетке составляет 5–15% от сухой массы, однако, в жировых клетках животных и человека может быть до 90%. Жировая ткань находится под кожей, в сальнике, в грудных железах, покрывает некоторые органы (например, почки).

У масличных растений много жира в семенах и плодах.

Липоидов много в клетках мозга, яйцеклетках

В химическом отношении липиды очень разнообразны, но большинство из них являются сложными эфирами многоатомных и специфически построенных спиртов и жирных карбоновых кислот. Известны также липиды, в составе которых отсутствуют карбоновые кислоты (терпены, стероиды, убихиноны).

Классификация липидов

1. Простые липиды. Не имеют в своём составе групп нелипидной природы (жиры, воска, терпены, убихиноны и диольные липиды).

2. Сложные липиды. Помимо липидной части содержат в своём составе группу нелипидной природы (фосфолипиды, гликолипиды, липопотеиды, некоторые диольные липиды).

3. Стероиды. Не содержат жирных кислот и характеризуются особым строением (наличием циклопентанпергидрофенантренового ядра). К стероидам принадлежит ряд очень важных веществ организма: гормоны коры надпочечников и половых желез, витамин D, желчные кислоты, холестерин.

4. Пигменты. Каротиноиды (это животные и растительные пигменты); порфирины. К ним относятся биологически важные пигменты (гемоглобин, хлорофилл, билирубин); флавины (важнейшие вещества: лактофлавин молока и рибофлавин – витамин B₂).

Физические свойства жиров зависят от того, какая группа высших карбоновых кислот количественно преобладает в его составе. Если в составе преобладают ненасыщенные жирные кислоты, то при нормальных условиях вещество будет жидким. В случае преобладания насыщенных жирных кислот, вещество – твёрдое.

Глицериновая часть молекулы жира – гидрофильная, а остаток жирных кислот – гидрофобные. Поэтому при нанесении жира на поверхность воды в сторону воды разворачивается глицериновая часть молекулы, а в сторону воздуха углеводородные цепочки. Расщепляется жир в организме гидролитическим путём с участием ферментов – липаз. У млекопитающих липазы содержатся в основном в соке поджелудочной железы, они действуют только на жиры, предварительно эмульгированы солями желчных кислот.

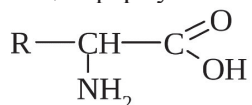
Функции липидов

1. Энергетическая (1 г = 38,9 кДж).
2. Структурная (фосфолипиды, гликолипиды, липопротеины).
3. Запасающая.
4. Регуляторная.
5. Терморегуляторная.
6. Защитная (околопочечная жировая капсула, жировая подушка вокруг глаз, восковой налёт на частях растений).
7. Рецепторная. Межклеточное взаимодействие.
8. Источник эндогенной (внутренней) воды. При окислении 100 г жира выделяется 107 мл воды.
9. Синтетическая.
10. Транспортная.
11. Растворяющая. В организме липиды растворяют вещества, например, витамины А, Д, Е, К.
12. Обуславливают проницаемость мембран для неполярных веществ.

Аминокислоты

Это мономеры белков. Аминокислоты, не входящие в состав белков, встречаются в клетке в свободном и связанном виде. Выделяют 20 основных аминокислот, которые кодируются генетическим кодом. Растения могут синтезировать все необходимые им аминокислоты из амонийных солей, нитратов и продуктов фотосинтеза. Животные тоже могут синтезировать аминокислоты из амиака и обычных безазотистых продуктов обмена, но не все. Часть аминокислот они получают с пищей. Такие аминокислоты называются незаменимыми. Их известно 8. Синтезируемые животными – заменимыми.

Стандартные аминокислоты являются α-аминокислотами, они содержат аминогруппу ($-\text{NH}_2$) и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$). Аминогруппа придаёт им основные свойства, а карбоксильная – кислотные. Общая формула аминокислот:

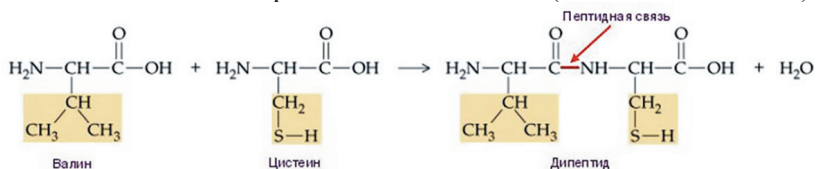


Аминокислоты – бесцветные кристаллические вещества, обычно растворимые в H_2O и нерастворимые в органических растворителях.

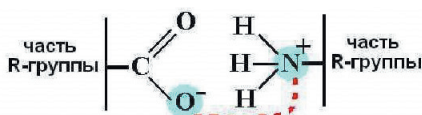
Друг от друга аминокислоты отличаются составом и особенностями радикалов, свойства, количество и порядок чередования аминокислот с определёнными радикалами определяет основные свойства молекулы белка.

Связи, образованные аминокислотами

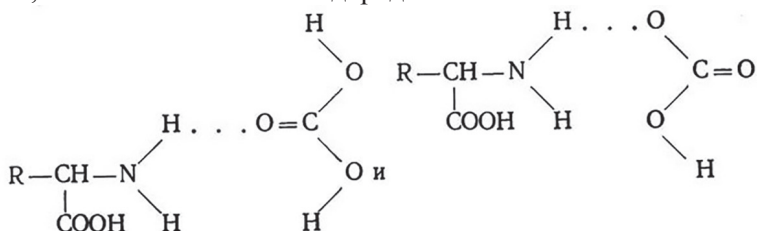
1. Пептидная связь образуется при взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой аминокислоты в ходе реакции конденсации (с выделением воды).



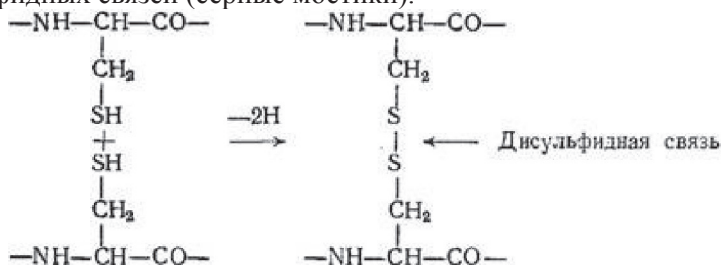
2. Ионная связь – при определённых значениях pH ионизированная карбоксильная группа одной аминокислоты может взаимодействовать с ионизированной аминогруппой другой аминокислоты, с образованием ионной связи.



3. Водородная связь. Электроположительные атомы водорода в группе OH и NH стремятся обобщить свои ионы с электроотрицательным атомом кислорода в группе CO – другой аминокислоты, и возникают слабые водородные связи.



4. Дисульфидная связь. Возникает при встрече двух молекул цистеина; их сульфидные группы окисляются с образованием дисульфидных связей (серные мостики).



Белки

Это нерегулярные гетерополимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Составляют 10–18% от общей массы клеток, 75–80% от сухой массы.

Молекулы белков очень велики, их молекулярная масса колеблется в пределах от нескольких тысяч до нескольких миллионов дальтон. Важнейшей характеристикой белковой молекулы является её аминокислотный состав. Он обуславливает свойства этой молекулы в зависимости от преобладания в ней тех или иных аминокислот, их расположения и порядка чередования.

Аминокислотный состав определяется хроматографическим методом.

Потенциально разнообразие белков безгранично, т. е. каждому белку свойственна своя особая аминокислотная последовательность, генетически контролируемая в ДНК клетки, вырабатываемой белок.

Структура белковой молекулы

- Первичная (пептидные связи): инсулин.
- Вторичная (водородные связи): α – белок шерсти, волос, клюва, перьев – кератин, β – белок шелка и паутины – фибрин; коллаген (белок сухожилий, костной ткани).
- Третичная (ионные, водородные, дисульфидные связи) – белок миоглобин – α спираль, свёрнутая в глобулу.
- Четвертичная (гидрофобные, ионные, водородные связи) – белок гемоглобин.

Свойства белков

1. Большая молекулярная масса.
2. Большой поверхностный заряд.
3. Термолабильность.
4. Оптическая активность.
5. Способность рассеивать световые лучи и поглощать ультрафиолетовые лучи.
6. Способность адсорбировать на поверхности молекул низкомолекулярные органические вещества и ионы.
7. Для многих белков характерно двойное лучепреломление.
8. Способность к денатурации при определённых воздействиях.

Классификация белков

I. Простые белки (протеины) – состоят только из остатков аминокислот (альбумины и глобулины, проламины и глютелины, протамины и гистоны).

II. Сложные белки (протеиды) – содержат в составе небелковую часть – простетическую группу (хромопротеиды, нуклеопротеиды, липопротеиды, фосфопротеиды, гликопротеиды, металлопротеиды).

Функции белков

1. Ферментативная (= каталитическая).
2. Гормональная (= регуляторная).
3. Запасающая.
4. Защитная.

5. Транспортная.
6. Структурная (= строительная).
7. Сократительная (= двигательная).
8. Рецепторная (сигнальная).
9. Белки-токсины.
10. Белки-ингибиторы ферментов.
11. Энергетическая (1 г = 17,6 кДж).

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
3. Какое значение воды для жизнедеятельности клетки?
4. Какое значение для клетки солей азота, фосфора, калия натрия?
5. Что такое мономеры и полимеры?
6. Почему белковую молекулу называют полимером?
7. Охарактеризуйте различные структуры белка.
8. Что такое денатурация белка? При каких условиях возможна ренатурация?
9. Какие функции белков вам известны?
10. Сколько видов аминокислот входит в состав белков?
11. Чем обусловлено многообразие белков?
12. Какие функции и свойства липидов?
13. Где в клетке расщепляются липиды?
14. Где в животных и растительных клетках синтезируются углеводы?
15. Классификация углеводов.
16. Какие функции выполняют углеводы в клетке и в организме?
17. Какие химические элементы, содержащиеся в клетке, являются органогенами и почему их так называют?
18. Какие химические соединения поддерживают осмотическое давление в клетке?
19. Раскройте особенности и функции липидов.
20. Ферменты. Особенности строения и принципы работы.

II. Ситуационные задачи

1. Почему не рекомендуется пить только минеральную воду, если на ней написано «лечебная»?

2. Почему гипертоникам (людям с высоким давлением) не рекомендуется есть много соленой пищи?

3. Почему при недостатке азота в почве растение не образует высокую биомассу?

4. Какие дисахарида могут образоваться из гликогена при его переваривании в желудочно-кишечном тракте? Приведите формулы дисахаридов.

5. Почему у человека, длительно не употреблявшего в пищу жиров, но получавшего достаточное количество углеводов и белков, обнаруживаются дерматит, плохое заживление ран, ухудшение зрения?

6. Как объяснить, что белок молока казеин при кипячении сворачивается (выпадает в осадок), если молоко кислое?

7. Раствор, содержащий высокомолекулярные вещества различной природы (полисахариды, белки, нуклеиновые кислоты), проявляет каталитическую активность. Природа катализатора неизвестна. Установлено, что он обладает следующими свойствами:

- а) снижает энергию активации;
- б) ускоряет прямую и обратную реакции;
- в) обладает высокой специфичностью;
- г) ускоряет момент достижения равновесия, не сдвигая его;
- д) прекращает каталитическое действие после добавления в раствор вещества, разрушающего пептидные связи.

Какое из перечисленных свойств служит прямым доказательством белковой природы катализатора?

8. Зерна в свежесобранных початках кукурузы сладкие из-за большого содержания в них глюкозы. Чем дальше от момента сбора, тем менее сладкими становятся зерна в связи с превращением глюкозы в крахмал. Для сохранения сладкого вкуса початки сразу же после сбора помещают на несколько минут в кипящую воду и затем охлаждают. Объясните смысл такой обработки. На какие вещества будет воздействовать высокая температура?

9. На основании знаний о строении и функциях белка объяснить, почему одни люди высокого роста, а другие низкого, одни медлительные, другие проворные, одни сильные, другие слабые.

10. На основании знаний о строении и функциях белка объяснить, зачем обрабатывают мясо.

Тема 3. Нуклеиновые кислоты.

Синтез ДНК, РНК и белков

Задание для самоподготовки

Знать: 1) строение, биологическое значение нуклеиновых кислот, АТФ; 2) строение и функции ДНК и РНК, их взаимосвязь, сходства и отличия; 3) определение и понимание матричных процессов; 4) роль ферментов в матричных процессах.

План

1. Органические соединения клетки: нуклеиновые кислоты, АТФ.
2. Генетический код. Свойства генетического кода.
3. Реакции матричного синтеза. Репликация. Транскрипция. Трансляция.

3.1. Органические соединения клетки: нуклеиновые кислоты, АТФ

Нуклеиновые кислоты – нерегулярные гетерополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды.

Впервые нуклеиновые кислоты были выделены в 1869 г. швейцарским биохимиком Фридрихом Мишером из клеток гноя. Известно 2 типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая кислота и рибонуклеиновая кислота или ДНК и РНК. Нуклеотиды, являющиеся мономерами нуклеиновых кислот, имеют простое строение (рис. 5).

Нуклеотид образован азотистым основанием (рис. 6), остатком сахара – пентозы (рис. 7) и остатком ортофосфорной кислоты.



Рис. 5. Строение нуклеотида – мономера нуклеиновых кислот

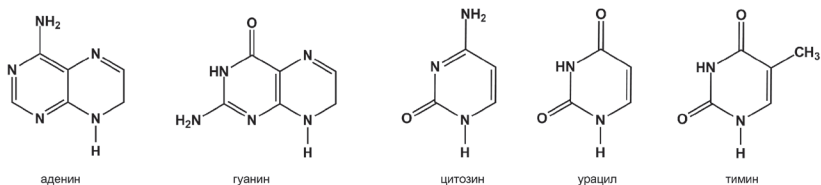


Рис. 6. Азотистые основания

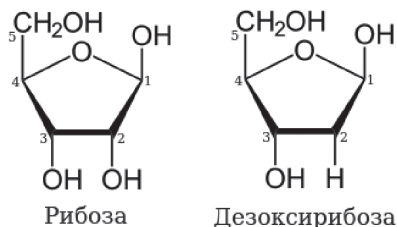


Рис. 7. Пентозный сахар

Особенности нуклеотидов в основном определяются *азотистыми основаниями*, входящими в их состав, поэтому даже условно нуклеотиды обозначаются по первым буквам их названий. В состав нуклеотидов могут входить пять азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т), урацил (У) и цитозин (Ц).

Пентозы нуклеотидов – рибоза и дезоксирибоза – определяют, какой нуклеотид будет образован – рибонуклеотид или дезоксирибонуклеотид.

Таким образом, каждый нуклеотид состоит из 3 частей:

- 1) остаток фосфорной кислоты (три остатка);
- 2) моносахарид – дезоксирибоза, рибоза (отличаются составом атомов, у 2 атома углерода в пентозе);
- 3) азотистое основание.

В состав ДНК входят: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т), цитозин (Ц).

В состав РНК входят: аденин (А), гуанин (Г), урацил (Т), цитозин (Ц).

Образование нуклеотидов происходит в 2 этапа.

1) Пентоза, соединяясь с азотистым основанием в ходе реакции конденсации, образует нуклеозид.

2) К нуклеозиду в ходе ещё одной реакции конденсации присоединяется остаток фосфорной кислоты с образованием фосфорно-эфирной связи.

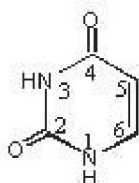
3) Друг с другом нуклеотиды соединяются благодаря реакции конденсации, при этом образуется фосфорнодиэфирная связь между 3' гидроксильной группой одного гидроксидного остатка и 5' гидроксильной группой другого. Образовавшаяся при этом связь называется фосфорнодиэфирной. Фосфорнодиэфирные связи в полинуклеотидной цепи ковалентные, прочные, стабильные.

Сахара вместе с азотистым основанием называются нуклеозидами (аденозин, гуанозин, тимидин, цитидин). Если к ним присоединены 1-, 2-, или 3-фосфорных остатка, то вся эта структура называется соответственно, нуклеотидом монофосфатом, дифосфатом или трифосфатом или нуклеотидом (аденин, гуанин, тимин, цитозин).

Полинуклеотидная цепь имеет 2 конца: 3' конец, где 3' – ни с чем не связан (гидроксильная группа пентозы); 5' – гидроксильная группа пентозы связан только с фосфатом. Принято 5' концевой нуклеотид считать началом цепи, а 3' – её концом. В организме распад полипептидных цепей происходит под действием ферментов **нуклеаз**.

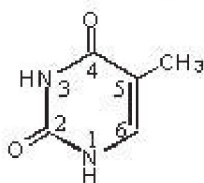
Азотистое основание, входящее в состав ДНК делится на две группы – пиримидиновую и пуриновую (рис. 8).

ПИРИМИДИНОВЫЕ



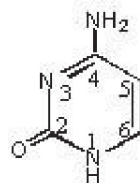
Урацил

U



Тимин

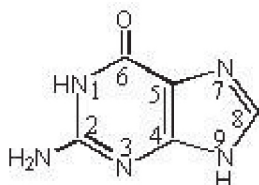
T



Цитозин

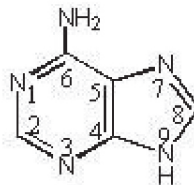
C

ПУРИНОВЫЕ



Гуанин

G



Аденин

A

Рис. 8. Виды азотистых оснований в нуклеиновых кислотах

Как известно, ДНК – это большой архив, в котором хранится информация, а РНК – это молекула, которая переносит информацию из ядра в цитоплазму для синтеза белков. С различием в функциях связаны различия в строении. РНК более химически активна из-за того, что ее сахар – рибоза – имеет в своем составе гидроксильную группу, а в дезоксирибозе кислорода нет. Из-за отсутствия кислорода ДНК более инертна, что важно для ее функции хранения информации, чтобы она не вступала ни в какие реакции.

Тело живого организма состоит из клеток. Обычно клетки содержат ядра, за некоторым исключением (например, эритроциты млекопитающих). В ядре находятся хромосомы.

Хромосома – это содержащая ДНК нитевидная структура + белок (он отвечает за компактную упаковку хромосомы во время деления клетки и десперализацию во время интерфазы, тогда говорим – хроматин). У человека имеется 22 пары обычных хромосом и одна пара половых хромосом (X, Y).

ДНК – молекула, состоящая из двух спирально закрученных нитей.

Ген – участок ДНК, несущий наследственную информацию.

Полная расшифровка структуры ДНК была произведена в 1953 г. американским биохимиком Джеймсом Уотсоном и английским физиком Френсисом Криком (Нобелевская премия по физиологии и медицине, 1962 г.). Работая вместе в Кембриджском университете, они использовали все известные на тот момент данные.

Согласно их модели, молекула ДНК (рис. 9) представляет собой правозакрученную двойную спираль. Цепи имеют антипараллельную ориентацию. Расстояние между нуклеотидами в цепи ДНК равно 0,34 нм. Длина витка спирали 3,40 нм. Стабильность цепи поддерживается за счет водородных



Рис. 9. Строение молекулы ДНК

связей. Их образуют комплементарные пары оснований (А-Т, Г-Ц). *Важнейшим свойством ДНК* является способность к *репликации (самоудвоению)*.

Долгое время считалось, что существует только такая форма ДНК, которая была описана Уотсоном и Криком, но в настоящее время известно, что ДНК может образовывать более 10 различных форм, способных к взаимному переходу и которые отличаются друг от друга по целому ряду параметров. Например: по числу пар нуклеотидных остатков в витке (шаг спирали) (рис. 10).

А-форма – шаг спирали 10 пар оснований;

В-форма – шаг спирали 10 пар оснований;

С-форма – 9,3 пар оснований;

З-форма – 12 пар оснований.

Все формы, кроме Z, – правозакрученные; Z – форма левозакрученная. Количественно в клетках значительно преобладает В-форма.

Молекулы ДНК – эукариот и многих вирусов существуют в линейных формах, ДНК – бактериальных клеток, хлоропластов,

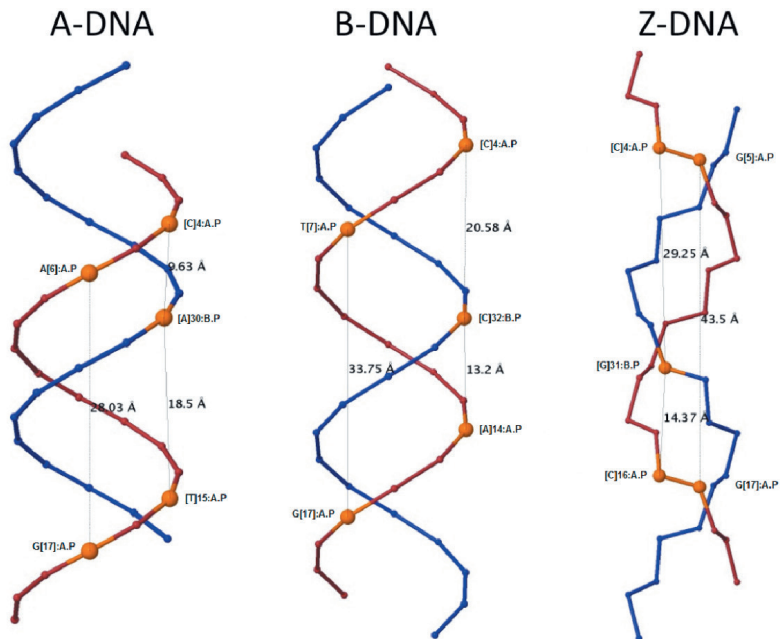


Рис. 10. Формы ДНК

митохондрий, некоторых вирусов имеет кольцевую форму. ДНК некоторых вирусов – одноцепочечная.

В начале 50-х годов американский биохимик Эдвин Чаргафф изучал нуклеотидный состав ДНК, результаты своих экспериментов он обобщил в виде правил (правила Чаргаффа).

1. Количество нуклеотидов ДНК, содержащих аденин, равно количеству нуклеотидов, содержащих тимин ($A = T$).

2. Количество нуклеотидов ДНК, содержащих гуанин, равно количеству нуклеотидов, содержащих цитозин ($G \equiv C$).

3. Сумма дезоксирибонуклеотидов, содержащих аденин и гуанин, равна сумме дезоксирибонуклеотидов, содержащих тимин и цитозин ($A + G = T + C$).

4. Отношение суммы дезоксирибонуклеотидов, содержащих аденин и тимин, к сумме дезоксирибонуклеотидов, содержащих гуанин и цитозин, зависит от вида организмов.

ДНК эукариотических клеток сосредоточена в ядре, митохондриях и пластидах, а прокариотических – находится прямо в цитоплазме. Ядерная ДНК является основой хромосом, она представлена незамкнутыми молекулами. *ДНК митохондрий, пластов и прокариот* имеет кольцевую форму.

Свойства ДНК

Вещество белого цвета, волокнистого строения, плохо растворимое в воде, растворяется в крепких солевых растворах. Растворы ДНК высоковязкие, обладают двойным лучепреломлением. Молекулы оптически и электрически активны. Прочно связывают многовалентные ионы металлов, вступают в реакцию алкилирования и дезаминирования азотистых оснований.

При нагревании ДНК водородные связи разрываются, и нити в двойной спирали расплетаются. Процесс нагревания называется плавлением ДНК, при этом разрушаются связи между парами А–Т и Г–Ц. Чем больше в ДНК пар А–Т, тем менее прочно нити друг с другом связаны, тем легче ДНК расплавить.

Основные функции ДНК – хранение, воспроизведение и передача наследственной информации, а также её реализация путём транскрипции в ходе белкового синтеза.

Рибонуклеиновая кислота (РНК)

В клетке присутствуют разные типы РНК: рибосомные, матричные, транспортные. РНК синтезируется в виде одноцепочечной молекулы, но отдельные ее участки входят в состав

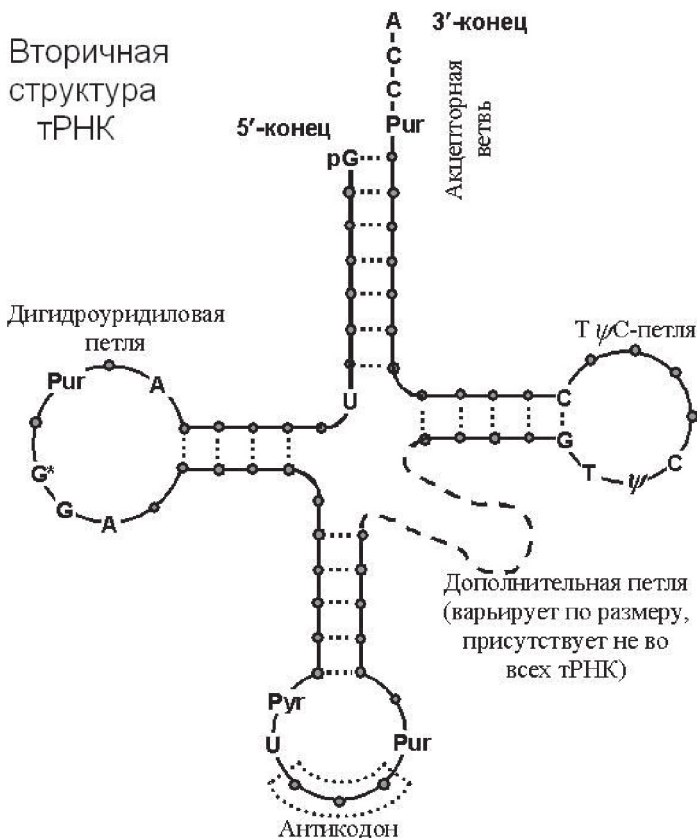


Рис. 11. Строение транспортной РНК

двухцепочечных спиралей. Для РНК также говорят о первичной структуре (последовательности нуклеотидов) и вторичной структуре (образование двуспиральных участков у т-РНК) (рис. 11).

Известно несколько видов РНК, три из которых являются основными.

1) Информационная РНК или матричная РНК. Составляет 2–3% от всей клеточной РНК, она разнообразна по нуклеотидному составу и размерам молекулы. Синтезируется на кодирующей цепи ДНК в ходе процесса транскрипции, основная функция иРНК – матричная. иРНК переносит информацию о последовательности нуклеиновых кислот, считанную с ДНК

на рибосомы, где происходит синтез полипептидных цепей входе трансляции.

2) **Рибосомальная РНК (рибосомная)** составляет 80–85% всей РНК клетки, входит в состав субъединиц рибосом. У всех организмов найдено 3 вида РНК, различающиеся по молекулярным массам и локализации в определённых типах рибосом. Высокомолекулярные рибосомальные РНК выполняют структурную функцию, обеспечивают взаимодействие рибосомы с иРНК и транспортной РНК. Низкомолекулярные РНК способствуют нормальному ходу трансляции. В их отсутствии тРНК не могут связываться с рибосомами.

3) **Транспортные РНК** составляют примерно 10% от суммарной клеточной РНК, основная функция тРНК – присоединение определённых аминокислот и доставка их к месту синтеза белка – на рибосому. Известно более 40 различных тРНК, каждая тРНК переносит только один вид аминокислоты, её называют по имени той аминокислоты, которую она переносит. Если одна и та же аминокислота переносится несколькими транспортными РНК, то эти РНК называют изоакцепторными и нумеруют. тРНК богаты минорными основаниями.

Характерной особенностью вторичной структуры тРНК является сперализация полипептидной цепочки самой на себя в строго фиксированных зонах с образованием водородных связей. Водородные связи образуются между комплементарными нуклеотидами различных участков одной и той же полинуклеотидной цепи, расположенных параллельно друг другу. Не комплементарные участки молекулы образуют петли. В результате возникает однотипная для всех тРНК структура, напоминающая по форме клеверный лист (см выше).

К акцепторной ветви присоединяется аминокислота. Антикодонная петля содержит антикодон, комплементарный кадону иРНК, который несёт генетический код для кодирования той аминокислоты, которая должна присоединиться к акцепторному участку.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) – это нуклеотид, содержащий, помимо азотистого основания *аденина* и остатка *рибозы*, три остатка фосфорной кислоты (рис. 12). Связи между двумя последними фосфорными остатками – *макроэргические* (при расщеплении выделяется 42 кДж/моль энергии), тогда как стандартная химическая связь при расщеплении даёт 12 кДж/моль.

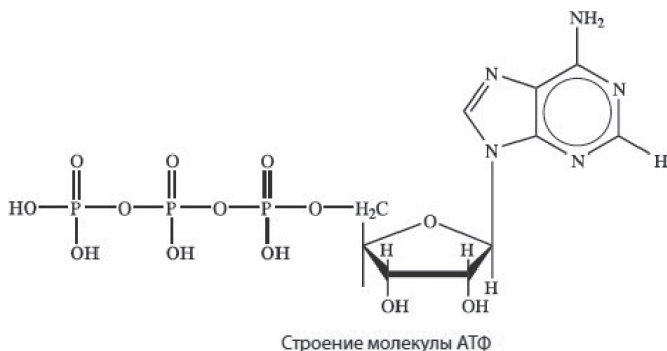


Рис. 12. Строение молекулы аденозинтрифосфорной кислоты

3.2. Генетический код.

Свойства генетического кода

Белки являются важнейшими компонентами живых организмов. Каждая клетка имеет набор специфических белков, характерных именно для этой клетки. Он отличается как от набора белков, характерного для клеток другого организма, так и от набора белков, свойственного клеткам другой ткани данного организма, поскольку в каждой клетке осуществляется синтез специфичных для нее белков.

Вся многочисленная наследственная информация записана на ДНК в виде линейной последовательности **четырёх типов нуклеотидов** – *аденина (А), тимина (Т), гуанина (Г), цитозина (Ц)*.

Часть молекулы ДНК, последовательность нуклеотидов в которой определяет последовательность аминокислот в данном белке, называется **геном**. В молекуле ДНК в зависимости от эволюционного пути, который прошел данный организм, может содержаться от сотен до десятков тысяч генов.

Генетический код (англ. *Genetic code*) – совокупность правил, согласно которым в живых клетках последовательность нуклеотидов (ген и мРНК) переводится в последовательность аминокислот (белок). Собственно перевод (трансляцию) осуществляет рибосома, которая соединяет аминокислоты в цепочку согласно инструкции, записанной в кодонах мРНК. Соответствующие аминокислоты доставляются в рибосому молекулами тРНК. Генетический код всех живых организмов Земли един (имеются лишь незначительные вариации), что свидетельствует о наличии общего предка.

Свойства генетического кода

В результате многочисленных исследований были установлены следующие свойства генетического кода.

1. *Код триплетен* – каждой аминокислоте соответствует сочетание из трех нуклеотидов. Всего таких сочетаний – кодонов – 64. Из них 61 кодон смысловой, т. е. соответствует 20 аминокислотам, а 3 кодона – бессмысленные стоп-коды, которые не соответствуют аминокислотам, а заполняют промежутки между генами.

2. *Код однозначен (специфичен)* – каждый триплет соответствует только одной аминокислоте.

3. *Код вырожден (избыточен)* – каждая аминокислота содержит более чем один кодон. Например, аминокислота глицин имеет 4 кодона: ЦЦА, ЦЦГ, ЦЦТ, ЦЦЦ. Чаще аминокислоты содержат 2 кодона.

4. *Код универсален* – все живые организмы имеют один и тот же генетический код аминокислот.

5. *Код непрерывен* – между кодами нет промежутков.

6. *Код не перекрывается* – конечный нуклеотид одного кодона не может служить началом другого.

7. *Наличие бессмысленных триплетов* – для обозначения начала или конца того или иного гена служат бессмысленные триплеты, так называемые «знаки препинания», которые не кодируют аминокислоты (табл. 4).

8. *Код колинеарен* – последовательность аминокислот в синтезируемой молекуле белка совпадает с последовательностью триплетов в мРНК.

Табл. 4. Таблица генетического кода (иРНК)

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	-	-	А
	Лей	Сер	-	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Сокращения названий аминокислот:

<i>Ала</i> – аланин (З – заменимая)	<i>Лей</i> – лейцин (НЗ)
<i>Арг</i> – аргинин (З)	<i>Лиз</i> – лизин (НЗ)
<i>Асн</i> – аспарагин (З)	<i>Мет</i> – метионин (НЗ)
<i>Асп</i> – аспарагиновая кислота (З)	<i>Про</i> – пролин (З)
<i>Вал</i> – валин (НЗ – незаменимая)	<i>Сер</i> – серин (З)
<i>Гис</i> – гистидин (З)	<i>Тир</i> – тирозин (З)
<i>Гли</i> – глицин (З)	<i>Тре</i> – треонин (НЗ)
<i>Глн</i> – глутамин (З)	<i>Три</i> – триптофан (НЗ)
<i>Глу</i> – глутаминовая кислота (З)	<i>Фен</i> – фенилаланин (НЗ)
<i>Иле</i> – изолейцин (НЗ)	<i>Цис</i> – цистеин (З)

3.3. Реакции матричного синтеза.

Репликация. Транскрипция. Трансляция

Реакция матричного синтеза (лат. «матрица» – штамп, форма) – синтез сложных полимерных молекул в живых клетках, происходящий на основе закодированной на матрице (молекуле ДНК) генетической информации клетки (рис. 13).



Рис. 13. Схема реакций матричного синтеза

К реакциям матричного синтеза относят репликацию ДНК, синтез РНК на ДНК (транскрипцию), синтез белка на мРНК (трансляцию), а также синтез РНК или ДНК на РНК вирусов (обратную транскрипцию).

Три обязательные стадии матричных биосинтезов

1. *Инициация* – процесс, в котором образуется первая связь между мономерными звеньями синтезирующейся полимерной цепи.

2. *Элонгация* – процесс поэтапного удлинения цепи растущего полимера.

3. *Терминация* – процесс остановки роста синтезируемой полимерной цепи и отсоединение ее от матрицы.

Репликация ДНК

Это процесс самовоспроизведения молекулы ДНК, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу её от поколения к поколению (рис. 14).

В основе механизма репликации лежит ферментативный синтез ДНК на матрице ДНК. Процесс идёт по *полуконсервативному* механизму.

1) Инициация. Для начала синтеза цепи ДНК требуется небольшой участок молекулы РНК. РНК-затравка или праймер. РНК-затравку синтезирует фермент РНК-полимераза или праймаза. К РНК-затравке фермент ДНК полимеразы присоединяет дезоксирибонуклеотиды, начиная таким образом синтез комплементарной цепи ДНК. После того, как цепь ДНК начала синтезироваться, РНК-затравка удаляется, и образовавшиеся бреши застраиваются ДНК-полимеразой. Так как молекула ДНК двуспиральная, то перед репликацией её матричные цепи должны

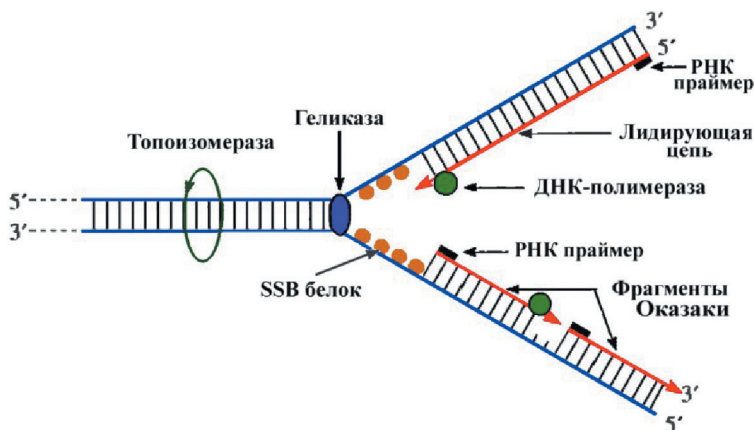


Рис. 14. Репликация (синтез молекулы ДНК)

быть разделены. Расплетание ДНК осуществляют два фермента: АТФ-зависимые ферменты хеликазы раскручивают цепи ДНК. Одна хеликаза едет от 5' конца к 3' концу цепи ДНК, а другая в обратном направлении, но т. к. цепи ДНК антипараллельны, то движения хеликаз происходят в одну сторону. В результате образуется репликационная вилка. Другой фермент, который способствует формированию репликационной вилки, называется ДНК-связывающий белок. Этот белок связывается с цепью ДНК, расправляет цепь ДНК, препятствует связыванию между собой раскрученных цепей ДНК и активирует ДНК-полимеразу.

2) Элонгация. Нарастивание цепи ДНК осуществляет фермент ДНК-полимераза. Для работы она нуждается в свободном 3' конце материнской цепи ДНК, но т. к. одиночные цепи одной молекулы ДНК антипараллельны и, следовательно, раскрученная молекула ДНК может иметь лишь один 3' свободный конец, то непрерывный синтез может идти только по одной цепи ДНК с образованием ведущей (лидирующей) цепи ДНК. На другой материнской цепи, синтез идёт в обратном направлении короткими *фрагментами Оказаки*, которые были так названы в честь открывшего их учёного. ДНК-полимераза едет по одной из материнских цепей в направлении раскрывания репликационной вилки и синтезирует ведущую цепь ДНК. По другой материнской цепи в том же направлении идёт праймаза (РНК-полимераза) и синтезирует РНК-затравку для запаздывающей цепи. Вторая молекула ДНК-полимеразы удлиняет эти затравки в противоположном направлении до тех пор, пока фрагмент ДНК (вновь синтезируемый) не упрётся в предыдущую затравку, т. е. синтезирует фрагмент Оказаки. Затем действует другая РНК-полимераза, которая продолжает удлинять фрагмент Оказаки, одновременно гидролизует РНК – затравку предыдущего фрагмента Оказаки. После действия этого фермента остаётся разрыв, который сшивает фермент ДНК-лигаза.

3) Терминация репликации ДНК осуществляется особой нуклеотидной последовательностью в виде специальных участков на концах хромосом.

Транскрипция

Транскрипция – синтез РНК на ДНК, то есть синтез комплементарной нити РНК на молекуле ДНК, осуществляется ферментом РНК-полимеразой. Нить ДНК, которая служит матрицей для синтеза РНК, при транскрипции называется смысловой или

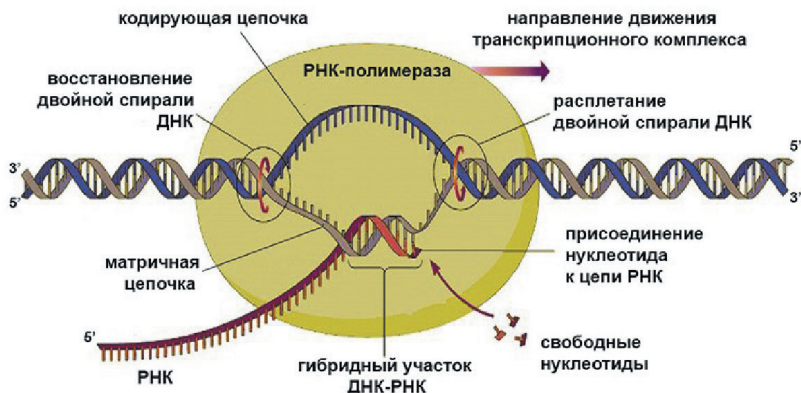


Рис. 15. Транскрипция (синтез молекулы РНК)

матричной (3' конец ДНК). Вторая нить ДНК называется некодирующей (комплементарная ей РНК не кодирует белки, она «бессмысленная») (рис. 15).

Синтез молекул РНК начинается в определённых участках ДНК – **промоторах**, а завершается в участках, которые называются **терминаторами**. Участок ДНК, ограниченный промотором и терминатором, называется **транскриптомом** и представляет собой единицу транскрипции. В пределах каждого транскриптона копируется только одна из двух нитей ДНК, которая и называется смысловой или матричной. У эукариот в состав транскриптона входит 1 ген; транскриптоны прокариот содержат по несколько функционально связанных друг с другом генов, кодирующих синтез ферментов одной цепи реакции и называются такие гены – опероном. В результате процесса транскрипции синтезируются все виды РНК.

В процессе транскрипции можно выделить три этапа.

1) Инициация транскрипции – начало синтеза нити РНК. Происходит связывание РНК-полимеразы с промотором. Образуется первая связь между нуклеотидами.

2) Затем идет наращивание нити, ее удлинение – элонгация. Минимальный фермент РНК-полимеразы осуществляет постепенное наращивание цепи РНК. При осуществлении транскрипции расплётёнными бывают примерно 18 нуклеотидных пар молекулы ДНК. Примерно 12 нуклеотидов матричной цепи ДНК образуют гибридную спираль с растущим концом РНК. По мере

движения РНК-полимеразы по молекуле ДНК впереди неё происходит расплетание, а позади – восстановление спирали ДНК. Одновременно освобождается очередное звено растущей цепи РНК.

3) Когда синтез завершен, происходит **терминация**, освобождение синтезированной РНК в строго определённых участках ДНК – терминаторах. РНК-полимераза при этом «слезает» с ДНК и готова к новому циклу транскрипции.

Трансляция

Трансляция – перевод нуклеотидной последовательности иРНК в последовательность аминокислот полипептида.

Это второй этап реализации генетической информации, который заключается в синтезе белков на рибосоме. Осуществляется в несколько этапов и стадий.

I. Подготовительный этап

1. Активизация аминокислот. Аминокислоты взаимодействуют с АТФ с образованием аминоациладенилатов (комплексов аминокислота+АТФ). Взаимодействие происходит с помощью ферментов аминоацил–тРНК–синтетаз. Ферменты специфичны для каждой аминокислоты и участвуют в следующей стадии.

2. Аминоацелирование тРНК. Под действием ферментов аминоацил–тРНК–синтетаз происходят присоединения аминоациладенилатов к своим тРНК. Энергия АТФ при этом идёт на образование ковалентной связи между аминокислотой и тРНК. К каждой тРНК присоединяется только та аминокислота, которая кодируется триплетом иРНК, комплементарным антикодону данной тРНК.

Так как у эукариот предыдущий матричный процесс – транскрипция происходит в ядре, то для осуществления трансляции в таких клетках необходим выход иРНК из ядра в цитоплазму.

II. Собственно трансляция

Это синтез белка на рибосомах.

1. Инициация. Малая субъединица рибосомы соединяется с иРНК, она имеет аминоацильный центр или А-центр. Сигналом инициации служит кодон иРНК АУГ, который считывается в А-центре. К этому кодону в А-центре у эукариот присоединяется метиониновая аминокислота, а у прокариот – форметиониновая аминокислота. Малая субъединица рибосомы, иРНК и тРНК, несущая форметионин или метионин, т. е. первую аминокислоту, образуют *комплекс инициации*.

Далее к малой субъединице рибосомы присоединяется большая рибосома, и форметиониновая тРНК перемещается в пептидильный центр Р-центр, расположенный преимущественно на большой субъединице рибосомы. Инициация обеспечивается факторами инициации и энергии АТФ.

2. Элонгация.

а) Специальные факторы элонгации способствуют доставке и закреплению в свободный А центр тРНК со второй аминокислотой. Доставка осуществляется согласно принципу комплементарности и правилам генетического кода. Происходит гидролиз АТФ.

б) Специальный фермент большой субъединицы рибосомы – пептидилтрансфераза – переносит первую аминокислоту из Р-центра в А-центр, между первой и второй аминокислотами образуется пептидная связь. Теперь тРНК в А-центре несёт дипептид, а свободная первая тРНК вытесняется из рибосомы, затрачивается энергия АТФ.

в) Факторы элонгации вызывают перемещение рибосомы вдоль иРНК, при этом система тРНК–дипептид оказывается в Р-центре, расходуется энергия АТФ.

г) А-центр рибосомы вновь свободен и может принимать тРНК с третьей аминокислотой согласно правилам генетического кода.

д) Фермент пептидилтрансфераза переносит дипептид из Р-центра в А-центр, образуется пептидная связь между 2 и 3 аминокислотами. тРНК в А-центре несёт теперь трипептид, а свободная тРНК вытесняется из Р-центра. На указанные процессы затрачивается энергия АТФ.

е) Рибосома под действием факторов элонгации вновь совершает перемещение вдоль цепи иРНК на один триплет и система тРНК – трипептид оказывается в Р-центре, а А-центр вновь свободен и может принимать следующую тРНК со своей аминокислотой. Происходит трата энергии АТФ.

ж) Так рибосома последовательно передвигается вдоль цепи иРНК, последовательно считывается генетическая информация и удлиняя синтезирующую полипептидную цепь.

3. Терминация. Когда в А-центре рибосомы окажется один из стоп-кодонов иРНК, то фактор терминации узнаёт его и останавливает синтез полипептида. Происходит распад белок-синтезирующей системы, который заключается в диссоциации

пептидилтранспортной РНК на полипептид и тРНК, освобождение субъединиц рибосом и РНК, которые становятся способными к новому акту инициации трансляции.

Синтез белка происходит, как правило, не на одиночных рибосомах, а на полисомах (полирибосомах).

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Что такое нуклеиновые кислоты. Приведите примеры нуклеиновых кислот.
2. Где в клетке находится ДНК?
3. Какое строение хромосомы? Чем они отличаются у эукариот и прокариот?
4. Кто и когда создал модель молекулы ДНК и какая общая конфигурация этой молекулы?
5. Что такое нуклеотид? Из каких компонентов он состоит? Правило Чаргафа.
6. Как связаны между собой нуклеотиды в молекуле ДНК?
7. Что такое ген? Что вы знаете о современном представлении о структуре гена?
8. Виды РНК и их особенности.
9. Чем отличаются молекулы РНК и ДНК?
10. АТФ. Строение, макроэргические связи, функции.
11. Воспроизведите этапы репликации.
12. Воспроизведите этапы транскрипции.
13. Какая роль иРНК в процессе биосинтеза белка?
14. Где образуется и какие функции выполняет тРНК?
15. Чему соответствует разнообразие тРНК и как это выражено количественно?
16. Что представляет собой антикодон у тРНК?
17. Сколько видов аминокислот принимают участие в синтезе белков?
18. Какое строение рибосом, где они образуются и размещаются?
20. Что такое полисома?
21. Какая структура белка формируется из полипептидной цепи?
22. Почему синтез белка в живой клетке называют матричным? Какие ещё матричные процессы вы знаете?

23. Чем объясняется многообразие белков и их специфичность?

24. Воспроизведите этапы трансляции.

25. Какие условия необходимы для синтеза белка.

26. Какая роль ДНК в процессе биосинтеза белка.

II. Ситуационные задачи

1. Фрагмент молекулы ДНК состоит из 950 пар нуклеотидов, из них адениловых – 340. Определите длину данного фрагмента ДНК и количество гуаниловых, тимидиловых и цитидиловых нуклеотидов.

2. Молекула ДНК состоит из 4000 нуклеотидов. Определите число полных спиральных витков в данной молекуле.

3. Участок цепи ДНК имеет последовательность нуклеотидов АЦГАТЦТТАГЦТ. Определите последовательность антикодонов тРНК.

4. Фрагмент транскрибируемой цепи ДНК содержит 6000 нуклеотидов. Интроны в ней составляют 40%. Определите количество аминокислот в составе полипептида.

5. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь смысловая, нижняя транскрибируемая).



Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, обозначьте 5' и 3' концы этого фрагмента и определите аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет с 5' конца соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

6. Фрагмент начала гена имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):



Ген содержит информативную и неинформативную части для трансляции. Информативная часть гена начинается с триплета, кодирующего аминокислоту **Мет**. С какого нуклеотида

начинается информативная часть гена? Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи. Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

7. Молекулы тРНК, несущие соответствующие антикодоны, входят в рибосому в следующем порядке: ГУА, УАЦ, УГЦ, ГЦА. Определите последовательность нуклеотидов смысловой и транскрибируемой цепей ДНК, иРНК и аминокислот в молекуле синтезируемого фрагмента белка. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода. При выполнении задания учитывайте, что антикодоны тРНК антипараллельны кодам иРНК.

8. Некоторые вирусы в качестве генетического материала несут РНК. Такие вирусы, заразив клетку, встраивают ДНК-копию своего генома в геном хозяйской клетки. В клетку проникла вирусная РНК следующей последовательности:

5' – АУГГЦУУУУГЦА – 3'.

Определите, какая будет последовательность вирусного белка, если матрицей для синтеза иРНК служит цепь, комплементарная вирусной РНК. Напишите последовательность двуцепочечного фрагмента ДНК, укажите 5' и 3' концы цепей. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

9. Фрагмент молекулы ДНК имеет последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ТАТТЦЦТАЦГГАААА – 3'

3' – АТААГТАТГЦЦТТТТ – 5'

Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи и обоснуйте свой ответ. Какие изменения могли произойти в результате генной мутации во фрагменте молекулы ДНК, если **третья** аминокислота в полипептиде заменилась на аминокислоту **Цис**? Какое свойство генетического кода определяет возможность существования разных фрагментов мутированной молекулы ДНК? Ответ обоснуйте. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

10. Известно, что комплементарные цепи нуклеиновых кислот антипараллельны (5' концу одной цепи соответствует 3' конец другой цепи). Синтез нуклеиновых кислот начинается с 5' конца. Рибосома движется по иРНК в направлении от 5' к 3' концу. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок

центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь матричная (транскрибируемая)):

5'-АЦТАЦГЦАТТЦАТЦГ-3'

3'-ТГАТГЦГТААГТАГЦ-5'

Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте ДНК. Укажите, какой триплет является антикодоном, если данная тРНК переносит аминокислоту ала. Объясните последовательность решения задачи. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода. При написании последовательностей нуклеиновых кислот указывайте направление цепи.

Тема 4. Обмен веществ и превращение энергии

Задание для самоподготовки

Знать: 1) классификацию организмов по типам питания; 2) роль АТФ в метаболизме; 3) классификацию организмов по отношению к свободному кислороду; 4) сравнительную характеристику фотосинтеза и дыхания эукариот.

План

1. Типы питания живых организмов.
2. Понятие о метаболизме
3. Энергетический обмен.
4. Пластический обмен. Фотосинтез.
5. Хемосинтез.

4.1. Типы питания живых организмов

Все живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой открытые системы, зависящие от поступления вещества и энергии извне. Процесс потребления вещества и энергии называется **питанием**. Химические вещества необходимы для построения тела, энергия – для осуществления процессов жизнедеятельности.

Существует два типа питания живых организмов: автотрофное и гетеротрофное, также выделяют три группы организмов по типу питания: автотрофы, гетеротрофы и миксотрофы (табл. 5).

Табл. 5. Классификация живых организмов по типам питания

Тип питания	Характеристика	Организмы
Авто-трофы	Организмы, использующие в качестве источника углерода углекислый газ. Иначе говоря, это организмы, способные создавать органические вещества из неорганических – углекислого газа, воды, минеральных солей.	Растения и некоторые бактерии
Гетеро-трофы	Организмы, использующие в качестве источника углерода органические соединения.	Растения-паразиты, животные, грибы, большинство бактерий
Миксо-трофы	Организмы со смешанным типом питания, которые могут в зависимости от условий обитания как синтезировать органические вещества из неорганических, так и питаться готовыми органическими соединениями	Насекомоядные растения, представители отдела Эвгленовых

В зависимости от источника энергии автотрофы делятся на фотоавтотрофы и хемоавтотрофы (табл. 6).

Табл. 6. Классификация автотрофов в зависимости от источника энергии

Тип автотрофов	Характеристика	Организмы
Фото-трофы	Организмы, использующие для биосинтеза световую энергию	Растения, цианобактерии
Хемо-трофы	Организмы, использующие для биосинтеза энергию химических реакций окисления неорганических соединений	Хемотрофные бактерии: водородные, нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии и др.

По способу получения пищи гетеротрофы делятся на фаготрофов (голозоев) и осмотрофов (табл. 7).

Табл. 7. Классификация гетеротрофов по способу получения пищи

Тип гетеротрофов	Характеристика	Организмы
Фаготрофы (голозои)	Заглатывают твёрдые куски пищи	Животные
Осмотрофы	Поглощают органические вещества из растворов непосредственно через клеточные стенки	Грибы, большинство бактерий

По состоянию источника пищи гетеротрофы делятся на биотрофов и сапротрофов (табл. 8).

Табл. 8. Классификация гетеротрофов по состоянию источника пищи

Тип гетеротрофов	Характеристика	Примеры
Биотрофы	<i>Питаются живыми организмами</i>	
Фитофаги	Питаются растениями	Овцы, козы
Зоофаги	Питаются животными	Волки, лисы
В том числе паразиты		Гельминты, грибы-паразиты
Сапротрофы	<i>Используют в качестве пищи органические вещества мёртвых тел или выделения (экскременты) животных.</i>	Целлюлозоразрушающие, молочнокислые, уксуснокислые бактерии
Сапротрофные бактерии		Мукр, пеницилл
Сапротрофные грибы		
Сапротрофные животные (сапрофаги)		Личинки насекомых
Детритофаги	Питаются детритом	Дождевой червь
Некрофаги	Питаются трупами животных	Гриф-стервятник, гиены
Копрофаги	Питаются экскрементами	Жук-навозник

4.2. Понятие о метаболизме

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

Выделяют две составные части метаболизма – катаболизм и анаболизм (табл. 9).

Табл. 9. Составные части метаболизма

Метаболизм – совокупность процессов биосинтеза и расщепления сложных органических веществ в клетке и организме.	
Анаболизм – пластический обмен, ассимиляция, биосинтез органических веществ:	Катаболизм – энергетический обмен, диссимиляция, распад органических веществ:
- синтезируются органические вещества (белки, жиры, углеводы);	- органические вещества расщепляются до CO_2 и H_2O ;
- энергия затрачивается (расходуется АТФ);	- энергия высвобождается и запасается в виде АТФ;
- фотосинтез, хемосинтез, биосинтез белка	- клеточное дыхание (энергетический обмен в клетке)

Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические)

процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакции диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

4.3. Энергетический обмен

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

По отношению к свободному кислороду организмы делятся на три группы (табл. 10).

Табл. 10. Классификация организмов по отношению к свободному кислороду

Группа	Характеристика	Организмы
Аэробы (облигатные аэробы)	Организмы, способные жить только в кислородной среде	Животные, растения, некоторые бактерии, грибы
Анаэробы (облигатные анаэробы)	Организмы, неспособные жить в кислородной среде	Некоторые бактерии
Факультативные формы (факультативные анаэробы)	Организмы, способные жить как в присутствии кислорода, так и без него	Некоторые бактерии и грибы

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

Этапы катаболизма

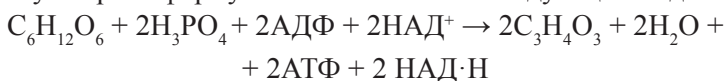
1. Первый этап – подготовительный – заключается в ферментативном расщеплении сложных органических соединений на более простые. Белки расщепляются до аминокислот, жиры до глицерина и жирных кислот, полисахариды – до моносахаридов, нуклеиновые кислоты – до нуклеотидов. У многочисленных организмов это происходит в желудочно-кишечном тракте,

у одноклеточных – в лизосомах под действием гидролитических ферментов. Высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде теплоты. Образовавшиеся органические соединения либо подвергаются дальнейшему окислению, либо используются клеткой для синтеза собственных соединений.

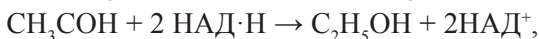
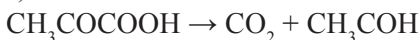
2. *Второй этап – неполное окисление (бескислородный)* – заключается в дальнейшем расщеплении органических веществ, осуществляется в цитоплазме клетки без участия кислорода.

Главным источником энергии в клетке является глюкоза. Бескислородное, неполное окисление глюкозы называется гликолизом. В результате гликолиза одной молекулы глюкозы образуется по две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК, пируват) CH_3COCOON , АТФ и H_2O , а также атомы водорода, которые связываются молекулой – переносчиком НАД^+ и запасаются в виде $\text{НАД}\cdot\text{H}$.

Суммарная формула гликолиза имеет следующий вид:



Далее при отсутствии в среде кислорода, продукты гликолиза (ПВК и $\text{НАД}\cdot\text{H}$) перерабатываются либо в этиловый спирт – спиртовое брожение (в клетках дрожжей и растений при недостатке кислорода):



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



При наличии в среде кислорода продукты гидролиза претерпевают дальнейшее расщепление до окончательных продуктов.

3. *Третий этап – полное окисление (дыхание)* – заключается в окислении ПВК до углекислого газа и воды, осуществляется в митохондриях при обязательном участии кислорода (рис. 16).

Он состоит из трёх стадий:

А) образование ацетилкоэнзима А;

Б) окисление ацетилкоэнзима А в цикле Кребса;

В) окислительное-фосфорилирование в электротранспортной цепи.

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

- 1) диоксид углерода, который выводится из клетки;
- 2) атомы водорода, которые молекулами-переносчиками доставляются к внутренней мембране митохондрии;
- 3) ацетилкоэнзим А (ацетил-КоА).

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

- 1) две молекулы CO_2 ;
- 2) молекула АТФ;
- 3) четыре пары атомов водорода, передаваемые на молекулы-переносчики – НАД и ФАД.

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

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

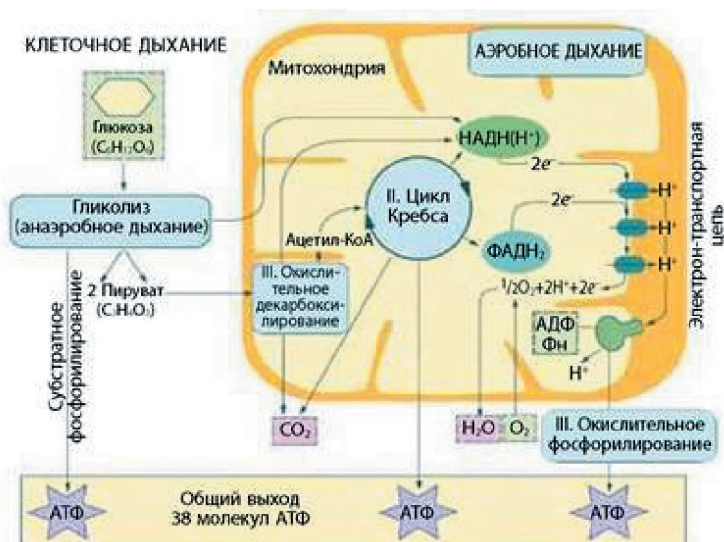


Рис. 16. Схема энергетического обмена (катаболизма)

Этот процесс протекает следующим образом. Атомы водорода концентрируются около наружной стороны внутренней мембраны митохондрии. Они теряют электроны, которые по цепи молекул-переносчиков (цитохромов) электроннотранспортной цепи (ЭТЦ) переносятся на внутреннюю сторону внутренней мембраны, где соединяются с молекулами кислорода.

В результате деятельности ферментов цепи переноса электронов, внутренняя мембрана митохондрий изнутри заряжается отрицательно (за счёт O^-), а снаружи – положительно (за счёт H^+), так что между её поверхностями создаётся разность потенциалов. Во внутреннюю мембрану митохондрий встроены молекулы фермента АТФ-синтазы, обладающие ионным каналом. Когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня, положительно заряженные частицы H^+ силой электрического поля начинают проталкиваться через каналы АТФазы и, оказавшись на внутренней поверхности мембраны, взаимодействуют с кислородом, образуя воду:



Энергия ионов водорода H^+ транспортируется через ионный канал внутри мембраны митохондрии, используя для фосфорилирования АДФ в АТФ:



Такое образование АТФ в митохондриях при участии кислорода называют окислительным фосфолированием.

Суммарное уравнение расщепления глюкозы в процессе клеточного дыхания:



Таким образом, в ходе гидролиза образуются 2 молекулы АТФ, в ходе клеточного дыхания – ещё 36 молекул АТФ, в целом при полном окислении глюкозы – 38 молекул АТФ (табл. 11).

Табл. 11. Энергетический обмен (катаболизм)

Этап	Место протекания реакции	Реакции	Энергия
I этап – подготовительный	Пищеварительная система, пищеварительные вакуоли	Гидролиз сложных органических веществ под действием пищеварительных ферментов на более простые, например, белки до аминокислот, крахмал – до глюкозы, жиры – до глицерина и жирных кислот.	Вся энергия рассеивается в виде тепла, АТФ не образуется.

Этап	Место протекания реакции	Реакции	Энергия
II этап – анаэробный (бескислородный) или гликолиз	Цитоплазма клетки (с мембранами процесс не связан)	Гликолиз в анаэробных условиях: одна молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты, из которых затем образуются две молекулы молочной кислоты.	60% энергии рассеивается в виде тепла, а 40% энергии аккумулируется в двух молекулах АТФ.
III этап – аэробный (кислородный) или клеточное дыхание	Митохондрии (матрикс, внутренняя мембрана), процесс требует наличия неповрежденных мембран	В аэробных условиях две молекулы молочной кислоты окисляются до конечных продуктов – CO_2 и H_2O	Образуется 36 молекул АТФ.
Суммарное уравнение процесса	глюкоза + кислород $\rightarrow$ углекислый газ + вода + АТФ $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + 38\text{АТФ}$		

4.4. Пластический обмен. Фотосинтез

Пластический обмен, или ассимиляция, представляет собой совокупность реакций, обеспечивающих синтез сложных органических соединений из более простых (фотосинтез, хемосинтез, биосинтез белка и др.).

Гетеротрофные организмы строят собственные органические вещества из органических компонентов пищи.

Автотрофные организмы способны полностью самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических молекул, потребляемых из внешней среды. В процессе фото- и хемосинтеза происходит образование простых органических соединений, из которых в дальнейшем синтезируются макромолекулы.

Фотосинтез – процесс синтеза органических веществ из неорганических за счёт энергии солнечного света. Суммарное уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез протекает при участии фотосинтезирующих пигментов, обладающих уникальным свойством преобразования энергии солнечного света в энергию химической связи в виде АТФ. Фотосинтезирующие пигменты представляют собой белковоподобные вещества. Наиболее важным пигментом является хлорофилл. У эукариот фотосинтезирующие пигменты встроены во внутреннюю мембрану пластид, у прокариот – во впячивания цитоплазматической мембраны (мезосомы).

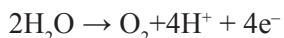
Фотосинтез состоит из двух фаз: световой и темновой (табл. 12).

1. Световая фаза фотосинтеза протекает только на свету в мембране тилакоидов граны.

К ней относятся поглощение хлорофиллом квантов света, образование молекул АТФ и фотолиз воды.

Под действием квантов света хлорофилл теряет электроны, переходя в возбужденное состояние. Эти электроны передаются переносчиками на наружную мембрану, то есть обращённую к матриксу поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются.

Одновременно внутри тилакоидов происходит фотолиз воды, то есть её разложение *под действием света*:



Образующиеся электроны передаются переносчиками к молекулам хлорофилла и восстанавливают их. Молекулы хлорофилла возвращаются в стабильное состояние.

Протоны водорода, образовавшиеся при фотолизе воды, накапливаются внутри тилакоида, создавая H^+ -резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны тилакоида заряжается положительно, а наружная – отрицательно. По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц нарастает разность потенциалов. При достижении критического значения разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. Выделяющаяся при этом энергия используется для фосфорилирования молекул АДФ:



Образование АТФ в процессе фотосинтеза под действием энергии света называется фотофосфолированием.

Ионы водорода, оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами и образуют

атомарный водород, который связывается с молекулой-переносчиком водорода НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат):



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

2. Темновая фаза фотосинтеза протекает в матриксе хлоропласта как на свету, так и в темноте и представляет собой ряд последовательных преобразований СО₂, поступающего из воздуха, в цикле Кальвина. Осуществляются реакции темновой фазы за счет энергии АТФ. В цикле Кальвина СО₂ связывается с водородом из НАДФ·Н₂ с образованием глюкозы.

В процессе фотосинтеза, кроме моносахаридов (глюкоза и др.), синтезируются мономеры других органических соединений – аминокислоты, глицерин и жирные кислоты. Таким образом, благодаря фотосинтезу растения обеспечивают себя и всё живое на Земле необходимыми органическими веществами и кислородом.

Табл. 12. Сравнительная характеристика этапов фотосинтеза у эукариот

Солнечный свет	Световая фаза	Темновая фаза
	Необходим	Не требуется
Место протекания процессов	Тилакоиды гран	Строма хлоропласта
Основные процессы. Продукты	Молекула хлорофилла: поглощение квантов света; хлорофилл не теряет электроны. Мембрана тилакоида: синтез АТФ за счёт энергии возбуждённого электрона; образование атомов водорода и присоединение их к молекулам переносчикам (НАДФ) (никотинамидадениндинуклеотид-фосфат). Внутреннее пространство тилакоида: фотолиз воды (разложение воды под действием солнечного света), в результате которого образуются ионы водорода (соединяются с молекулами-переносчиками), электроны (восстанавливают молекулу хлорофилла) и побочный продукт – молекулярный кислород. 1. АТФ. 2. Атомы водорода. 3. Молекулярный кислород (побочный продукт).	Связывание СО ₂ , образование глюкозы
		Глюкоза

Солнечный свет	Световая фаза	Темновая фаза
	Необходим	Не требуется
Дальнейшие процессы	1. АТФ идет в темновую фазу как источник энергии для связывания CO_2. 2. Атомы водорода используются в темновой фазе для синтеза глюкозы. 3. O_2 (свободный кислород) через устьица выделяется в атмосферу	Полимеризация глюкозы (синтез крахмала)

4.5. Хемосинтез

Это процесс синтеза органических соединений из неорганических за счет химической энергии окисления неорганических веществ (серы, сероводорода, железа аммиака, водорода, нитрита и др.) (табл. 12).

Хемосинтетики: водородные, нитрифицирующие, азотофиксирующие бактерии, серобактерии, железобактерии являются облигатными (обязательными) аэробами, т. е. они используют кислород воздуха. Однако, многие из хемосинтетиков являются анаэробными организмами.

В процессе окисления неорганических веществ освобождается энергия, которую бактерии запасают в виде молекул АТФ и используют их для синтеза органических соединений (реакции протекают сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза).

Роль хемосинтезирующих бактерий заключается в очистке сточных вод, накоплении в почве минеральных веществ, повышении плодородия почвы. Так, серобактерии окисляют сероводород до свободной серы, а ее до серной кислоты; нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак и азотистую кислоту до азотной; железобактерии окисляют двухвалентное железо до трехвалентного.

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Сформулируйте закон сохранения энергии.
2. Что является главным источником энергии на Земле, определяющим возможность жизни?
3. Что такое энергетические уровни в цепи питания?

4. Из каких двух противоположных процессов складывается обмен веществ и энергии в организме и в клетке?

5. Какие конечные продукты диссимиляции белков, жиров, углеводов?

6. Проследите последовательные процессы преобразования крахмала и энергии в процессе диссимиляции (I, II и III этапы).

7. Почему роль зеленых растений на Земле К.А. Тимирязев назвал космической?

8. Когда и у каких растений впервые появился хлорофилл в процессе эволюции?

9. Какое строение митохондрии и хлоропласта?

10. Что вам известно о стадиях процесса фотосинтеза?

11. Какие преобразования энергии происходят в хлоропласте?

12. Что такое фотолиз воды?

13. Что образуется в период прохождения световой фазы фотосинтеза?

14. Можно ли считать растения единственными организмами на Земле, создающими из неорганических веществ органические?

15. Почему конечные стадии фотосинтеза называют темновыми?

16. Какой способ питания появился на Земле раньше – хемотрофный или автотрофный?

17. Какие способы питания у зеленой водоросли, белого гриба, гнилостной бактерии, бычьего цепня, волка, человека?

18. Два ученика поспорили. Один полагал, что при фотосинтезе всегда синтезируются органические вещества и выделяется кислород, а второй ученик с ним не соглашался. Как вы думаете, кто из них прав?

19. Какой химический элемент необходим для образования хлорофилла, хотя и не входит в его состав? Почему?

20. Зеленый лист на свету при температуре +25 °С поглощает углекислый газ, а при повышении температуры до +40 °С начинает выделять углекислый газ. Почему?

21. Чем клеточное дыхание отличается от реакции горения и что между ними общего?

II. Ситуационные задачи

1. Большинство хищных животных и человек не приспособлены к перевариванию целлюлозы, а крахмал и гликоген у них легко расщепляются. Дайте объяснение этому явлению.

2. Герои романа Жюль Верн «Дети капитана Гранта» только собрались поужинать мясом подстреленной ими ламы, как выяснилось, что оно совершенно несъедобно. «Быть может, оно слишком долго лежало?» – озадаченно спросил один из них. «Нет, оно, к сожалению, слишком долго бежало! – ответил учёный-географ Паганель. – Мясо ламы вкусно только тогда, когда животное убито во время отдыха, но, если за ним долго охотились, и животное долго бежало, тогда мясо несъедобно». Дайте объяснение этому явлению.

3. Фруктоза широко распространена в природе, её много в мёде, сахарной свёкле, ягодах и фруктах. Она имеет важное значение в питании человека. Особенно эффективна она в питании людей, страдающих сахарным диабетом. Как вы думаете, почему?

4. Жир – поставщик эндогенной воды. При окислении 100 г жира выделяется 107 мл воды. У верблюда запасы жира составляют 78 кг. Каким объемом воды в литрах он располагает?

5. Пероксид водорода (H_2O_2) – высокотоксичное соединение, образующееся в некоторых растительных и животных клетках в качестве побочного продукта обмена веществ. Однако клеткам он не вредит. Как вы думаете, почему?

6. Какой объем кислорода образуется в результате фотосинтеза на участке листа вишни, если при этом участок листа использовал 18 г воды?

7. Определите, какая масса АТФ синтезируется за сутки в организме человека с рационом питания 10 000 кДж?

8. В процессе диссимиляции произошло расщепление 14 моль глюкозы, из которых полному расщеплению подверглось только 4 моль. Сколько молекул АТФ при этом образовалось?

9. В процессе диссимиляции произошло расщепление 900 г глюкозы, из которых до углекислого газа и воды расщепилось 360 г. Сколько молекул АТФ при этом образовалось?

10. Определите, какое количество кислорода (в литрах) необходимо клеткам организма человека для полного расщепления 90 г глюкозы.

11. Сколько литров кислорода выделится при ассимиляции листьями растений 300 моль CO_2 в результате фотосинтеза?

12. 17-летняя Татьяна обедала в кафе быстрого питания. Девушка заказала себе следующие блюда и напитки: маленькую порцию картофеля фри, Фреш МакМаффин, салат «Цезарь» и апельсиновый сок.

- 1) Какое количество углеводов в заказанном обеде?
- 2) Какая рекомендуемая калорийность обеда, если Татьяна питается четыре раза в день?
- 3) Как называется биосинтез гликогена из глюкозы?

Таблица энергетической и пищевой ценности продукции кафе быстрого питания

Блюда и напитки	Энергетическая ценность (ккал)	Белки (г)	Жиры (г)	Углеводы (г)
Двойной МакМаффин (булочка, майонез, салат, помидор, сыр, свинина)	425	39	33	41
Фреш МакМаффин (булочка, майонез, салат, помидор, сыр, ветчина)	380	19	18	35
Чикен Фреш Маффин (булочка, майонез, салат, помидор, сыр, курица)	355	13	15	42
Омлет с ветчиной	350	21	14	35
Салат овощной	60	3	0	10
Салат «Цезарь» (курица, салат, майонез, гренки)	250	14	12	15
Картофель по-деревенски	315	5	16	38
Маленькая порция картофеля фри	225	3	12	29
Мороженое с шоколадным наполнителем	325	6	11	50
Вафельный рожок	135	3	4	22
«Кока-Кола»	170	0	0	42
Апельсиновый сок	225	2	0	35
Чай без сахара	0	0	0	0
Чай с сахаром (две чайные ложки)	68	0	0	14

Суточные нормы питания и энергетическая потребность детей и подростков

Возраст, лет	Белки, г/кг	Жиры г/кг	Углеводы, г	Энергетическая потребность, ккал
7–10	2,3	1,7	330	2550
11–15	2,0	1,7	375	2900
Старше 16	1,9	1,0	475	3100

Калорийности при четырехразовом питании (от общей калорийности в сутки)

Первый завтрак	Второй завтрак	Обед	Ужин
14%	18%	50%	18%

13. Студенка Марина занимается гимнастикой. Каждый день после института она тренируется по 95 минут. После тренировки девушка заходит перекусить в ресторан быстрого питания. Используя данные таблиц из предыдущего задания, ответьте на вопросы.

1) Может ли Марина заказать Чикен Фреш Маффин, вафельный рожок и апельсиновый сок, чтобы не превысить затраты на тренировку?

2) Какое максимальное количество белков может содержать обед Марины, состоящий из трёх блюд и напитка?

3) На какие мономеры распадаются белки перед всасыванием в пищеварительном тракте?

Энергозатраты при различных видах физической активности

Виды физической активности	Энергетическая стоимость
Прогулка – 5 км/ч; езда на велосипеде – 10 км/ч; волейбол любительский; стрельба из лука; гребля на байдарке	4,5 ккал/мин
Прогулка – 5,5 км/ч; езда на велосипеде – 13 км/ч; настольный теннис	5,5 ккал/мин
Ритмическая гимнастика; прогулка – 6,5 км/ч; езда на велосипеде – 16 км/ч; каноэ – 6,5 км/ч	6,5 ккал/мин
Роликовые коньки – 15 км/ч; прогулка – 8 км/ч; езда на велосипеде – 17,5 км/ч; бадминтон – соревнования; большой теннис – одиночный разряд; лёгкий спуск с горы на лыжах: водные лыжи	7,5 ккал/мин
Бег трусцой; езда на велосипеде – 19 км/ч; энергичный спуск с горы на лыжах; баскетбол; хоккей с шайбой; футбол; игра с мячом в зале; игра в водное поло; колка дров; хоккей с шайбой	9,5 ккал/мин

14. Павел решил поужинать в Макдональдсе. Он взял Фреш МакМаффин, картофель по-деревенски и чай без сахара.

1) Какое количество белков в ужине Павла?

2) Достаточно ли ккал потребил Павел во время ужина от суточной нормы, если за день с едой он получил ровно то количество калорий, которое необходимо для подростка 14 лет?

3) Назовите фермент, расщепляющий углеводы в ротовой полости.

Тема 5. Деление клеток. Размножение. Гаметогенез

Задание для самоподготовки

Знать: 1) структурные особенности метафазной хромосомы; 2) классификацию форм размножения организмов; 3) особенности и биологическую сущность бесполого и полового размножения; 4) особенности течения мейоза и характеристику его фаз; 5) биологическое значение мейоза и его отличие от митоза; 6) особенности строения женских и мужских половых клеток, и их отличия от соматических клеток; 7) процесс гаметогенеза и характеристику его стадий; 8) отличительные особенности сперматогенеза от овогенеза.

Содержание

1. Размножение организмов. Половой диморфизм.
2. Клеточный цикл. Интерфаза.
3. Митоз. Амитоз. Эндомитоз.
4. Мейоз.
5. Гаметогенез у животных и человека.

5.1. Размножение организмов. Половой диморфизм

Размножение или репродукция – способность живых существ воспроизводить себе подобных, одно из свойств живого. При этом обеспечивается непрерывность и преемственность жизни (табл. 13).

Молекулярную основу процессов размножения всех организмов составляет способность ДНК к самоудвоению. В результате генетический материал воспроизводится в строении и функционировании дочерних организмов.

Размножение происходит на следующих уровнях организации:

- молекулярно-генетическом (репликация ДНК);
- клеточном (амитоз, митоз);
- организменном.

Различают два типа размножения: бесполое и половое.

При *бесполом размножении* участвует только одна родительская особь, которая делится, почкуется или образует споры. При

бесполом размножении организм возникает из соматических клеток и источником изменчивости могут быть случайные мутации.

При *половом размножении* особи нового поколения появляются, как правило, при участии двух организмов: материнского и отцовского. Если не идет речь о партеногенезе. Новый организм возникает из специализированных половых клеток или особей, выполняющих эти функции.

Преимущество полового размножения (эволюционно оно появилось позднее бесполого) состоит в рекомбинации наследственных признаков обоих родителей, что является источником изменчивости. Потомство более жизнеспособное и приспособленное к условиям существования. Быстрее происходит эволюция.

В основе классификации форм размножения лежит тип деления клеток: бесполое – за счет митотического деления, у растений редко за счет мейотического деления (образование спор). Половое – за счет мейотического деления.

Табл. 13. Типы и виды размножения организмов

Типы и виды размножения	Особенности и примеры
1. Бесполое	
1.1. Деление	У прокариот происходит простое деление с прямым разделением содержимого клетки на более или менее равные части. У эукариот происходит митоз.
1.2. Множественное деление (шизогония)	Быстрые, следующие друг за другом многократные митотические деления, в результате которых образуется несколько одноядерных дочерних организмов. Наблюдается у простейших (например, малярийный плазмодий) и некоторых водорослей.
1.3. Спорообразование	Образование специализированных клеток – спор – в особых органах (спорангиях). Спорообразование характерно для всех групп водорослей, высших споровых растений и грибов. Споры служат для размножения и расселения. У грибов и некоторых водорослей споры образуются путём митоза, у споровых растений путём мейоза.
1.4. Вегетативное	Осуществляется частями тела, обычно наблюдается у многоклеточных организмов. У водорослей – деление нити или слоевища, у грибов – деление мицелия, у лишайников – деление слоевища, у цветковых растений – с помощью вегетативных органов: стебля, клубня, луковицы, корневища, усов, корней или путём прививки. У животных наблюдается фрагментация (плоские черви); почкование (пресноводная гидра).
1.5. Клонирование	Получение потомства путём пересадки ядра соматической клетки донора в яйцеклетку (овечка Долли).

Типы и виды размножения	Особенности и примеры
1.6 Полиэмбриония	Деление эмбриона высших животных вскоре после образования на несколько фрагментов, каждый из которых независимо развивается в полноценную особь (например, у человека образование однойцевых близнецов).
2. Половой процесс (обмен или объединение генетического материала особей одного вида без увеличения количества особей)	
2.1. Конъюгация	Сближение двух особей, через образовавшийся цитоплазматический мостик происходит обмен генетическим материалом (бактерии, инфузории, спирогиры).
2.2. Копуляция	Объединение генетической информации двух особей (некоторые простейшие). Целые клетки – организмы превращаются в неотличимые друг от друга гаметы и сливаются, образуя зиготу.
3. Половое (амфимиксис)	
3.1. Изогамия	Образование гамет одного вида.
3.2. Гетерогамия	Образование гамет двух видов: крупных и неподвижных яйцеклеток и мелких, подвижных сперматозоидов
3.3. Партеногенез	Развитие нового организма из неоплодотворённой яйцеклетки (пчёлы, термиты, муравьи, коловратки, дафнии, скальные ящерицы).
3.4. Гиногенез	Сперматозоид стимулирует дробление яйцеклетки, но не оплодотворяет её (некоторые рыбы, круглые черви). Возникает новый организм с гаплоидным набором хромосом, имеющий только материнские признаки.
3.5. Андрогенез	Сперматозоиды (два) проникают в яйцеклетку, ядро яйцеклетки разрушается, дальнейшее развитие происходит без участия материнского набора хромосом (тутовый шелкопряд).
3.6. Апомиксис	Развитие растений из неоплодотворённой яйцеклетки или из клеток зародышевого мешка (цветковые растения)

Половой диморфизм – это различия между самцами и самками в строении тела, окраске, инстинктах и ряде других признаков. Половой диморфизм проявляется уже на ранних ступенях эволюции. Например, у *круглых червей* – самки крупнее, самец имеет загнутый конец тела, у *членистоногих* самки и самцы различаются по величине и окраске, у *рыб* – по величине окраске и особенностям строения тела. У *тритонов* – самцы в брачный период имеют яркую окраску брюшка и гребень на спине. У *птиц* – самцы в брачный период имеют яркую окраску.

Люди – женщины и мужчины отличаются такими признаками как: рост, массивность костей скелета, массивностью

мускулатуры, величиной черепа (больше у мужчин) и соотношением лицевой и мозговой его частей, шириной таза и плеч, растительностью на лице, низким тембром голоса, выступающим вперед щитовидным хрящом гортани (кадык), развитием грудных желез, развитием подкожной жировой клетчатки.

Генетический аспект полового диморфизма проявляется в различном кариотипе мужчин и женщин: женщины имеют половые хромосомы XX, мужчины – XY.

Эндокринный аспект полового диморфизма заключается в различиях по главному половому гормону (тестостерон у мужчин и эстрадиол у женщин).

Морфологические проявления полового диморфизма у человека очень разнообразны. Примеры:

1. Мужчины и женщины различаются по общим размерам тела (8–10 см).

2. В составе тела у мужчин выше доля костно-мышечного компонента, у женщин – жирового.

3. У мужчин жир в основном локализуется на туловище, у женщин – в нижней части туловища и на бедрах.

4. Пропорции тела: у мужчин широкие плечи и узкий таз, более длинные конечности, у женщин – наоборот, широкий таз и более узкие плечи.

5. У мужчин более крупные зубы, сердце, желудок, надпочечники, головной мозг.

Функциональные различия мужского и женского организма также разнообразны. Особи женского пола у млекопитающих и человека более устойчивы ко многим заболеваниям и экстремальным воздействиям – действию ядовитых веществ, недостатку кислорода, продолжительной остановке сердца. По большинству показателей развития женщины опережают мужчин с самого рождения. В то же время, по ряду функций женский организм уступает мужскому. У мужчин выше показатели основного обмена, объемные параметры кровообращения и дыхания, скорость кровотока, скорость мышечного сокращения и др.

У мужчин чаще отмечается нормальная острота зрения. Женщины чувствительнее мужчин к самым высоким частотам звукового диапазона. У них отмечается большая устойчивость вестибулярного анализатора (например, легче продеть нитку через иголку). Отмечается большая чувствительность женщин к вкусам и запахам.

Психологические проявления полового диморфизма. Женщины отличаются от мужчин преобладанием процессов торможения

над процессами возбуждения. При этом большинство женщин могут убыстрять темп выполнения задания без снижения точности, что не присуще мужчинам. Мужчины более склонны к абстрактно-логическому мышлению. Они превосходят женщин в тестах, требующих математических рассуждений, и лучше ориентируются в пути, следуя по маршруту.

У женщин лучше развиты речевые навыки, женщины превосходят мужчин в арифметическом счете и лучше вспоминают ориентиры местности. Для поведения мужчин типичны агрессивность, уверенность. Для женщин более характерны эмоциональность, высокая социальная адаптация.

Вместе с тем, у психически здоровых людей, как правило, наблюдается сочетание мужских и женских качеств. Это помогает более гибкому поведению, облегчающему адаптацию в современном мире.

5.2. Клеточный цикл. Интерфаза

Клеточный цикл (= жизненный цикл клетки) – промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления исходной материнской до её собственного деления или смерти.

Обязательным компонентом клеточного цикла для соматических клеток является митотический цикл. Он включает интерфазу и митоз.

Интерфаза – период подготовки клетки к делению (рис. 17, табл. 14).

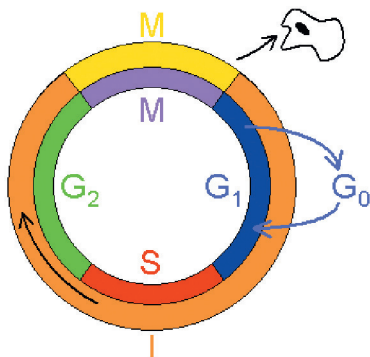


Рис. 17. Жизненный цикл клетки

Табл. 14. Интерфаза – подготовка клетки к делению

Период	Обозначение	Процессы, происходящие в клетке	Время	Числа n, c
Пресентетический (постмитотический)	G_1	1. Синтез РНК, белков. 2. Удвоение числа органоидов. 3. Рост клетки. В этот период синтезируются особые белки активаторы S-периода. Они обеспечивают достижения клеткой особого порога, точки R – рестрикции (ограничения), после которой наступает следующий S-период, если клетка не достигает точки R, то она выходит из цикла и вступает в период репродуктивного покоя G_0, чтобы: 1) дифференцироваться и выполнить свои функции; 2) выжить в условиях недостатка питательных веществ; 3) осуществить репродукцию повреждённой ДНК. Клетки некоторых тканей при соответствующих стимуляциях вновь способны возвращаться в митотический цикл, другие нет (нервные клетки).	До несколь- ких суток	$2n2c$
Синтетический	S	1. Репликация ДНК. 2. Синтез белков-гистонов, которые поступают из цитоплазмы в ядро и обеспечивают упаковку вновь синтезированной ДНК. 3. Построение второй хроматиды. 4. Удвоение центриолей у животных.	6–12 ч	$2n4c$
Постсинтетический (премитотический)	G_1	1. Синтез белков микротрубочек. 2. Удвоение числа микротрубочек и пластид. 3. Накопление энергии в виде АТФ	2–5 ч	$2n4c$

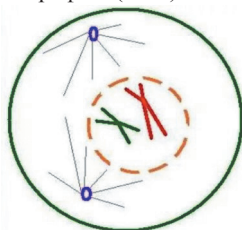
5.3. Митоз. Амитоз. Эндомитоз

Митоз (непрямое деление клетки) – это деление соматической клетки, сопровождающееся образованием веретена деления и равномерным распределением генетического материала между двумя дочерними клетками.

Митоз состоит из 4 фаз: профазы, метафазы, анафазы, телофазы.

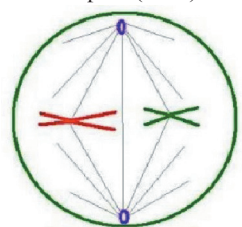
Клетка вступает в митоз с уже удвоенным (в синтетическом периоде) количеством ДНК.

I. Профаза ($2n4c$)



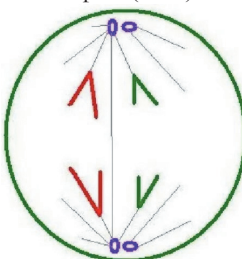
1. Разрушается ядерная оболочка.
2. Происходит спирализация хромосом.
3. Исчезает ядрышко.
4. Центриоли расходятся к полюсам клетки.
5. Образовываются нити веретена деления.

II. Метафаза ($2n4c$)



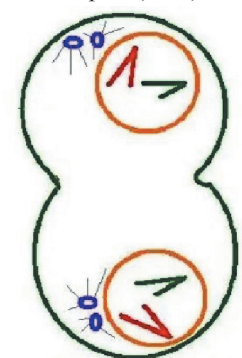
1. Хромосомы выстраиваются по полюсам клетки. На экваторе клетки образуется метафазная пластинка (положение хромосом на экваторе).
2. Веретено деления прикрепляется к центриолям хромосом.

III. Анафаза ($4n4c$)



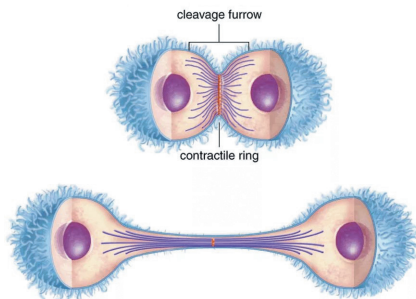
1. Нити веретена деления укорачиваются.
2. Хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам клетки. Образуются сестринские хроматиды (хромосомы, их 4).

IV. Телофаза ($2n2c$)



1. Начинается процесс деспирализации ДНК, хромосомы исчезают и становятся хроматином.
 2. Появляется ядерная оболочка, формируется ядро.
 3. Разрушаются нити веретена деления.
- На каждом полюсе клетки образуется 2 ядра, содержащие 2 хроматиды (образуется одна клетка с 2 ядрами).

V. Цитокинез (2n2c)



Происходит деление цитоплазмы – **цитокинез** (цитотомия), в результате которого образуются две дочерние клетки с набором 2n2c. В клетках животных цитокинез осуществляется стягиванием цитоплазмы, в клетках растений – формированием плотной клеточной стенки (которая растёт изнутри кнаружи).

Таким образом, в результате митоза из одной материнской клетки образуется две дочерних, каждая из которых является генетической копией материнской. Генетическая формула клетки (2n2c).

Образовавшиеся в телофазе дочерние клетки **2n2c** вступают в постмитотический период. Затем в синтетический период, где происходит удвоение ДНК, после чего каждая хромосома состоит из двух хроматид – 2n4c. Клетка с набором 2n4c и попадает в профазу митоза. Так замыкается клеточный цикл.

Биологическое значение митоза

1. Обеспечивает равномерное распределение генетического материала в дочерних клетках.
2. Способствует сохранению кариотипа вида.
3. Является цитологической основой роста тканей и органов.
4. Цитологическая основа бесполого размножения.

Амитоз (от греч. *a* – отрицание, *mitos* – нить) – относительно редкий и малоизученный способ деления клетки. Описан он для стареющих и патологически изменённых клеток. При амитозе интерфазное ядро делится путем перетяжки, равномерное распределение наследственного материала не обеспечивается. Нередко ядро делится без последующего разделения цитоплазмы и образуются двухъядерные клетки.

Эндомитоз – удвоение количества хромосом без последующего деления клетки. Возможно также кратное увеличение количества ДНК без изменения числа хромосом – полиплоидия. В результате образуются полиплоидные клетки с повышенными функциональными возможностями (клетки печени).

5.4. Мейоз

Мейоз – способ деления клетки, сопровождающееся редукцией числа хромосом и переводом клетки из диплоидного состояния в гаплоидное. Путём мейоза образуются половые клетки (гаметы). Мейоз состоит из двух последовательных делений (мейоз I, мейоз II).

Биологическое значение мейоза

1. Цитологическая основа полового размножения.
2. Обеспечивает разнообразие генетического материала (обеспечивается комбинативная изменчивость).

3. Число образовавшихся клеток – 4.

I мейотическое деление называют редукционным. Оно включает 4 стадии.

Профаза I. Самая продолжительная в мейозе стадия. Ее условно делят на 5 стадий.

1) Лептотена. Увеличивается ядро. Начинается спирализация хромосом, каждая из которых состоит из двух хроматид.

2) Зиготена. Происходит конъюгация гомологичных хромосом. Гомологичными называют хромосомы, имеющие одинаковую форму и размеры. Хромосомы притягиваются и прикладываются друг к другу по всей длине.

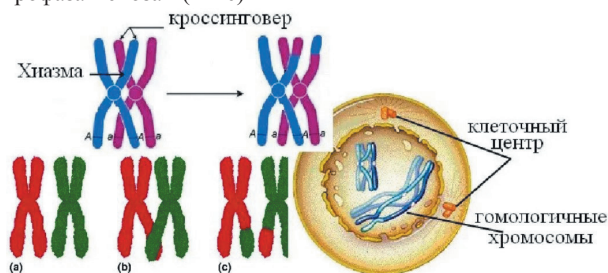
3) Пахитена – стадия «толстых» нитей. Сближение хромосом, начавшееся в зиготене, заканчивается. Сдвоенные хромосомы называют бивалентами. Они состоят из 4-х хроматид. Число бивалентов = гаплоидному набору хромосом клетки. Происходит дальнейшая спирализация хромосом. Тесный контакт между хроматидами дает возможность обмениваться идентичными участками в гомологичных хромосомах. Это явление называют кроссинговером (перекрест хромосом).

4) Диплотена. Возникают силы отталкивания хромосом. Хромосомы, составляющие биваленты, начинают отходить друг от друга. Расхождение начинается в области центромер. При этом гомологичные хромосомы остаются соединенными между собой в нескольких точках – хиазмах. В этих местах может произойти кроссинговер. Происходит дальнейшая спирализация и укорочение хромосом.

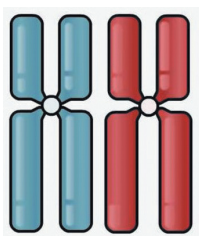
5) Диакинез. Отталкивание хромосом продолжается, но они остаются соединенными в биваленты своими концами. Ядрышко и ядерная оболочка растворяются, центриоли (нити веретена

деления) расходятся к полюсам. Набор генетического материала – $2n$ $4c$.

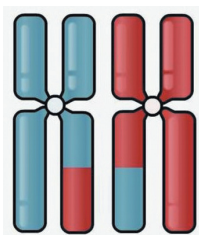
Профаза мейоза I ($2n4c$)



1. Спирализация ДНК в хромосомы.
2. Разрушение ядерной оболочки.
3. Движение центриолей к полюсам клетки.
4. Конъюгация.
5. Кроссинговер.

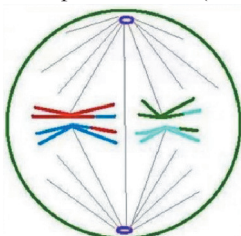


Конъюгация (лат. *conjugatio* – соединение) – сближение гомологичных хромосом друг с другом. В результате конъюгации образуются комплексы, состоящие из двух хромосом – биваленты (лат. *bi* – двойной и *valens* – сильный).



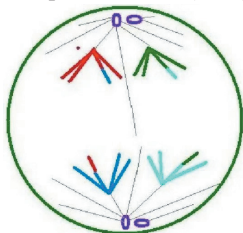
После конъюгации становится возможен следующий процесс – **кроссинговер** (от англ. *crossing over* – пересечение), в ходе которого происходит обмен участками между гомологичными хромосомами. Кроссинговер является важнейшим процессом, в ходе которого возникают рекомбинации генов, что создает уникальный материал для эволюции, последующего естественного отбора. Кроссинговер приводит к генетическому разнообразию потомства.

Метафаза мейоза I ($2n4c$)



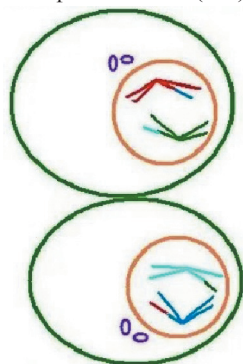
1. Биваленты (комплексы из двух хромосом) выстраиваются по экватору клетки.
2. Формируется веретено деления, нити которого крепятся к центромере (кинетохору) каждой хромосомы, составляющей бивалент.

Анафаза мейоза I ($2n4c$)



1. Нити веретена деления сокращаются, вследствие чего биваленты распадаются на отдельные хромосомы, которые и притягиваются к полюсам клетки.
2. В результате у каждого полюса формируется гаплоидный набор будущей клетки – $n2c$, за счет чего мейоз I и называется редукционным делением.

Телофаза мейоза I ($n2c$)



1. Происходит цитокинез – деление цитоплазмы.
2. Формируются две клетки с гаплоидным набором хромосом.
3. Очень короткая интерфаза после мейоза I сменяется новым делением – мейозом II.

После телофазы I в животной клетке начинается цитокинез, в растительной клетке – формирование клеточной стенки. У многих видов растений нет стадии телофазы I, клеточная стенка не образуется, и клетки из анафазы I сразу переходят в профазу II.

Интерфаза II есть только у животных клеток. При этом во время интерфазы II редупликация ДНК не происходит.

Мейоз II называют эквакционным. Это деление подобно митозу: в анафазе 2 к полюсам расходятся хроматиды, которые и становятся дочерними хромосомами. Из каждой исходной клетки в результате мейоза образуется четыре клетки с гаплоидным набором хромосом.

Мейоз II также делится на четыре фазы: профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II.

В *профазе II* ($n2c$) протекают те же процессы, что и в профазе I, за исключением конъюгации и кроссинговера.

В *метафазе II* ($n2c$) хромосомы располагаются вдоль экватора клетки.

В *анафазе II* ($2n2c$) хромосомы расщепляются в центромерах, и к полюсам растягиваются уже сестринские хроматиды.

В *телофазе II (1n1c)* вокруг скоплений дочерних хромосом формируются ядерные оболочки и ядрышки.

После цитокинеза генетическая формула всех четырех дочерних клеток – **1n1c**, однако все они имеют различный набор генов, что является результатом кроссинговера и случайного сочетания хромосом материнского и отцовского организмов в дочерних клетках.

5.5. Гаметогенез у животных и человека

У животных половые клетки, так же как и соматические, происходят из эмбриональных. Обособляющиеся в онтогенезе зачатковые клетки, из которых впоследствии развиваются половые железы и половые клетки, называют *зачатковым путем*. У разных животных обособление зачаткового пути происходит в разное время в онтогенезе, но у всех достаточно рано, так что можно говорить о ранней специализации половых клеток, предназначенных для воспроизведения потомства и передачи наследственной информации. Зачатковые клетки путем ряда повторных делений дают гониальные клетки – *гонии*. Вначале они сходны у особей обоих полов, но затем дифференцируются у самцов в *сперматогонии*, а у самок – в *оогонии*.

В процессе ряда митотических делений при сохранении диплоидного набора хромосом они уменьшаются в размере, потом перестают делиться. Клетки вступают в период роста, увеличиваясь в размерах. На этой стадии развития незрелые мужские половые клетки с диплоидным набором хромосом называют сперматоцитами первого порядка (*сперматоцит I*), а женские – ооцитами первого порядка (*ооцит I*). Между процессами созревания женских и мужских половых клеток существуют различия (таблицы 15, 16, рис. 18).

Сперматогенез. Сперматоцит I вступает в мейоз. У животных деления мейоза называют также *делениями созревания*. Еще в период роста в сперматоците I начинаются изменения, которые характерны для профазы мейоза. В период созревания в результате первого деления мейоза (редукционного) образуются сперматоциты второго порядка (*сперматоцит II*). Они гаплоидны. После второго деления созревания (эквационного) из каждого сперматоцита II образуются по две клетки. Эти клетки называют *сперматидами*. Итак, из одной диплоидной

клетки – сперматоцита I – в результате двух мейотических делений образуются четыре гаплоидные сперматиды. Процесс превращения сперматид в *сперматозоиды* в фазе формирования называют *спермиогенезом*. В нем участвуют все элементы ядра и цитоплазмы. Зрелый сперматозоид имеет головку, среднюю часть (шейку) и хвост. Ядро сперматиды преобразуется в головку сперматозоида. Цитоплазматические органоиды, структурно модифицируясь, превращаются в различные органы, обеспечивающие движение сперматозоида и проникновение его в яйцеклетку. Цитоплазма в сперматозоиде представлена очень тонким слоем.

Химический состав ядра сперматозоида сходен с ядрами клеток других тканей, но иногда белки-гистоны в нем замещены протаминами. Так как ядро сперматозоида содержит гаплоидное число хромосом, то и количество ДНК здесь оказывается в два раза меньшим, чем в ядре диплоидных клеток. С помощью электронного микроскопа установлено, что ядро сперматозоида имеет кристаллическое строение, обусловленное параллельным расположением молекул дезоксирибонуклеопротеида. Такое состояние может быть приспособительным для сохранения и переноса наследственной информации, поскольку сперматозоид вне мужского организма подвержен различным внешним воздействиям.

По морфологии сперматозоиды чрезвычайно разнообразны, и имеют свои особенности у каждого вида.

Оогенез. Это развитие женских половых клеток-яйцеклеток. Оно в принципе сходно со сперматогенезом, однако есть и существенные различия.

Во-первых, стадия роста ооцитов первого порядка (ооцит I) более продолжительна, чем стадия роста сперматоцитов I, так как в этот период в ооците – будущей яйцеклетке – происходит накопление питательных веществ. Во-вторых, из каждого ооцита I после двух мейотических делений хотя и образуются четыре *оотиды*, но только одна из них (яйцеклетка) способна к дальнейшему развитию и оплодотворению. Три оотиды с гаплоидным набором хромосом и без достаточного запаса цитоплазмы даже не обособляются в полноценные самостоятельные клетки. Образование их идет следующим образом. После первого деления созревания, кроме ооцита II, выделяется первое *полярное тельце*; иначе их называют *направительными* или *редукционными тельцами*. Полярное тельце делится, образуя две оотиды. В результате второго деления созревания образуются яйцеклетка и второе полярное тельце, т. е. третья оотида.

Таким образом, в процессе оогенеза из четырех клеток, возникающих в результате двух мейотических делений, только одна превращается в яйцеклетку.

Табл. 15. Характеристика фаз гаметогенеза

Фазы гаметогенеза	Характеристика фаз		
	Основная сущность фазы	Клетки в конце фазы	
Размножение	Митоз гаметогоний	Сперматогонии (2n 2c)	Овогонии (2n 2c)
Рост	Репликация ДНК	Сперматоциты 1-го порядка (2n 4c)	Ооциты 1-го порядка (2n 4c)
Созревание	Мейоз 1	Сперматоциты 2-го порядка (n 2c)	Ооциты 2-го порядка (n 2c) и 1-е полярное тельце (n 2c)
	Мейоз 2	Сперматиды (n c)	Яйцеклетка (n c) и три полярных тельца (n c)
Формирование	Формирование сперматозоидов	Сперматозоиды (n c)	–

Табл. 16. Характеристика спермато- и овогенеза у человека

	Сперматогенез	Овогенез
Фазы гаметогенеза, протекающие в эмбриональный период	Фаза размножения (частично)	Фазы размножения (2–5 мес), роста, деления, созревания – мейоз (с 6–7 мес и к 9 мес прерывается)
Фазы, протекающие в пубертатный (у муж. пола – 14–16, жен. – 12–14 лет) и репродуктивный периоды (у муж. до 65–75, жен. – 45–50 лет)	Начиная с пубертатного периода все фазы: размножения (интенсивно), роста и деления, созревания, постепенно угасая (к концу репродуктивного периода)	Периодически (1 раз в 4 недели) в 1–2 ооцитах I возобновляется мейоз и прерывается на метафазе II. Если яйцеклетка оплодотворяется, мейоз завершается.
Продолжительность превращения одной гаметогонии в гамету	около 3 мес	12–50 лет
Интенсивность гаметогенеза	В одном эякуляте 350–400 млн сперматозоидов	За весь репродуктивный период 450–500 яйцеклеток
Характер течения гаметогенеза	Непрерывный, синхронный	Прерывистый, асинхронный
Обновление гамет	Обновляются	Нет
Возможность накопления мутаций в гаметах	Низкая	Высокая, но есть ферменты репарации ДНК

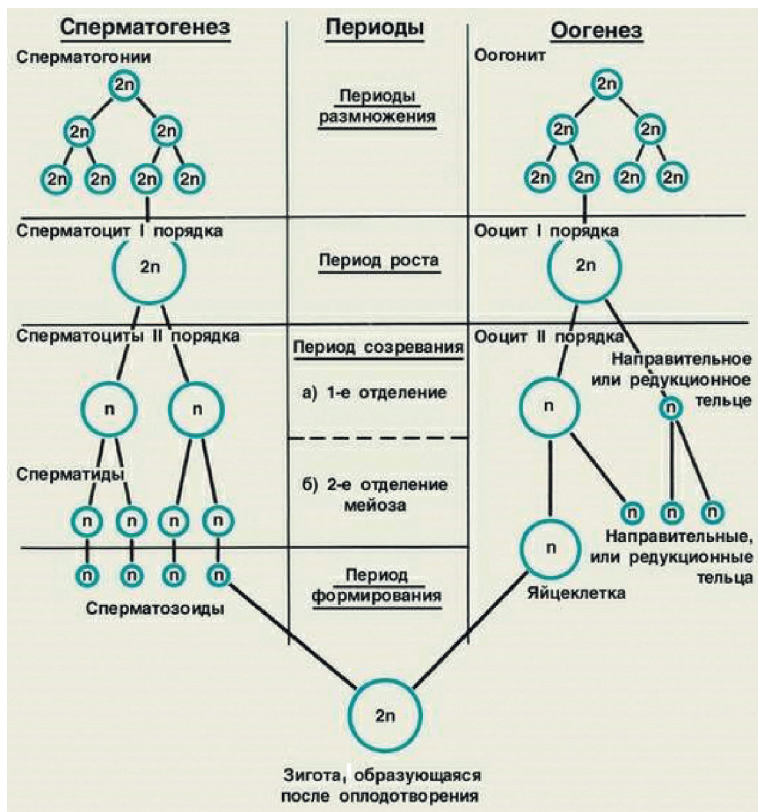


Рис. 18. Гаметогенез

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Какие функциональные и цитологические отличия соматических и половых клеток?
2. Докажите, в чём эволюционное преимущество разделения полов?
3. Какие особенности образования и строения мужских и женских половых клеток?
4. Какой способ размножения эволюционно возник раньше? Приведите доказательства.
5. Чем отличается amitosis от других типов деления клеток и для каких организмов он характерен?

6. Что такое митоз? В чём его биологический смысл?
7. Какие процессы происходят в интерфазном ядре?
8. Расскажите о процессе митоза.
9. Сколько клеток образуется в результате митоза и с каким набором хромосом?
10. Как называются первый и второй этапы мейоза?
11. На какие фазы делят мейоз I? Опишите их.
12. На какие фазы делят мейоз II? Опишите их.
13. Происходит ли синтез ДНК и удвоение хроматид после мейоза I?
14. Сколько клеток получается в результате мейоза? Сколько хромосом и хроматид в каждой клетке?
15. Какая сущность мейоза I и мейоза II?
16. В чем отличие митоза от мейоза?
17. Какие существуют формы размножения?
18. Какие зоны выделяют в процессе прохождения сперматогенеза и овогенеза? Какой способ деления клеток характерен для каждого из этих зон?
19. Сколько гамет образуется из одного сперматоцита и из одного овоцита I порядка?
20. Какое строение яйца птицы?
21. Почему гаметы являются носителями наследственной информации?

II. Ситуационные задачи

1. В клетке животного $2n$ набор хромосом равен 34. Определите количество ДНК перед митозом, после митоза, после 1 и 2 делений мейоза.
2. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в сперматозоиде и в соматической клетке перед началом деления и после окончания. Ответ поясните.
3. Если у женского организма с генотипом Мм, ген М при мейозе попадает в яйцеклетку, куда попадёт ген м?
4. Известно, что трутни развиваются из неоплодотворённых яйцеклеток ($n = 16$). Какой набор хромосом имеют соматические клетки и как у них образуются сперматозоиды?
5. У крупного рогатого скота 60 хромосом. Гибриды между ними плодовиты. Сколько хромосом в ооцитах второго порядка у гибридов?

6. Сколько функционирующих гамет образуются в норме их 100 первичных сперматоцитов? 100 вторичных ооцитов?

7. Хромосомный набор соматических клеток речного рака равен 116. Определите хромосомный набор и число молекул ДНК в одной из клеток в профазе митоза, в метафазе митоза и телофазе митоза. Поясните, какие процессы происходят в эти периоды и как они влияют на изменение числа ДНК и хромосом.

8. Хромосомный набор соматических клеток пшеницы равен 28. Определите хромосомный набор и число молекул ДНК в клетках семязачатка перед началом мейоза, в конце телофазы мейоза I и телофазы мейоза II. Объясните, какие процессы происходят в эти периоды и как они влияют на изменения числа ДНК и хромосом.

9. В клетках эндосперма семян лилии 21 хромосома. Как изменится число хромосом и молекул ДНК в конце телофазы мейоза I и мейоза II по сравнению с интерфазой у этого организма? Ответ поясните.

10. Какой хромосомный набор характерен для клеток зародыша и эндосперма семени, листьев цветкового растения. Объясните результат в каждом случае.

Тема 6. Основные понятия генетики.

Законы Г. Менделя

Задание для самоподготовки

Знать: 1) опыты Менделя по моногибридному скрещиванию и выводы из них; 2) цитологическое обоснование «чистоты гамет»; 3) закон Менделя о свободном комбинировании признаков и его цитологическое обоснование; 4) менделирующие признаки у человека; 5) отклонения в наследовании признаков от закона Менделя: множественный аллелизм; 6) формы взаимодействия аллельных генов (доминирование, кодоминирование, промежуточное наследование, сверхдоминирование, аллельное исключение и межаллельная комплементация); 7) понятие генотипа как системы взаимодействия генов; 8) пенетрантность и экспрессивность генов; 9) основные понятия и термины генетики организменного уровня.

План

1. Основные понятия генетики. Методы генетики.
2. Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Г. Менделя.
3. Закон расщепления, или второй закон Г. Менделя.
4. Закон независимого комбинирования (наследования) признаков, или третий закон Г. Менделя.
5. Закон чистоты гамет.
6. Цитологические основы первого и второго законов Менделя.
7. Закон независимого комбинирования (наследования) признаков, или третий закон Менделя.
8. Цитологические основы третьего закона Менделя.
9. Взаимодействие аллельных генов.
10. Основные понятия генетики. Методы генетики.

Генетика – наука о закономерностях наследственности и изменчивости.

Датой «рождения» генетики можно считать 1900 г., когда Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии независимо друг от друга «переоткрыли» законы наследования признаков, установленные Г. Менделем еще в 1865 г.

Аллельные гены – гены, расположенные в идентичных локусах гомологичных хромосом.

Ген – функционально неделимая единица генетического материала, участок молекулы ДНК, кодирующий первичную структуру полипептида. В широком смысле ген – участок ДНК, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака.

Генотип – совокупность генов организма.

Гетерозигота – организм, имеющий аллельные гены разной молекулярной формы; в этом случае один из генов является доминантным, другой – рецессивным.

Гибриды – организмы, получающиеся в результате скрещивания.

Гомозигота – организм, имеющий аллельные гены одной молекулярной формы.

Дигибридное скрещивание – скрещивание по двум парам признаков.

Доминантный ген – аллель, определяющий развитие признака не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состоянии.

Доминантный признак – признак, который проявляется всегда.

Изменчивость – свойство организмов приобретать новые по сравнению с родителями признаки. В широком смысле под изменчивостью понимают различия между особями одного вида.

Локус – местоположение гена в хромосоме.

Моногибридное скрещивание – скрещивание по одной паре признаков.

Наследственность – свойство организмов передавать свои признаки от одного поколения к другому.

Полигибридное скрещивание – скрещивание по нескольким парам признаков.

Признак – любая особенность строения, любое свойство организма. Развитие признака зависит как от присутствия других генов, так и от условий среды, формирование признаков происходит в ходе индивидуального развития особей. Поэтому каждая отдельно взятая особь обладает набором признаков, характерных только для нее.

Расщепление – явление, при котором часть гибридов второго поколения несёт доминантный признак, а часть – рецессивный (это явление всегда подчиняется определённым количественным закономерностям).

Рецессивный ген – аллель, определяющий развитие признака только в гомозиготном состоянии.

Рецессивный признак – признак, который подавляется доминантным.

Фенотип – совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма.

6.1. Методы генетики

Основным является **гибридологический метод** – система скрещиваний, позволяющая проследить закономерности наследования признаков в ряду поколений. Впервые разработан и использован Г. Менделем.

Отличительные особенности метода:

1) целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т.д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков;

2) строгий количественный учет наследования признаков у гибридов;

3) индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений.

Под альтернативными признаками понимаются различные значения какого-либо признака, например, признак – цвет горошин, альтернативные признаки – желтый цвет, зеленый цвет горошин.

Кроме гибридологического метода, в генетике используют:

– **цитогенетический** – изучение материальных структур наследственности – микроскопическое изучение структуры и числа хромосом;

– **биохимический** – обнаружение изменений в биохимических параметрах организма, связанных с изменением генотипа;

– **онтогенетический** – изучение проявления гена в процессе онтогенеза;

– **популяционный** – изучение генетического состава популяций, выяснение распространения отдельных генов в популяциях, выявление частоты аллелей и генотипов;

– **генеалогический** – составление и анализ родословных, изучение характера и типа наследования признаков;

– **близнецовый** – изучение природы различных признаков (морфологических, физиологических, поведенческих), выявление роли среды и наследственности в формировании признаков у близнецов;

– **популяционно-статистический** – изучение генетической структуры популяций;

– **генная инженерия** – использование природных или искусственно созданных генов;

– **математический анализ** – статистическая обработка полученных данных.

Генетическая символика

Предложена Г. Менделем, используется для записи результатов скрещиваний:

P (perenta) – родители;

F (filie) – потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения (F_1 – гибриды первого поколения – прямые потомки родителей, F_2 – гибриды второго поколения – возникают в результате скрещивания между собой гибридов F_1);

× – значок скрещивания;

♂ – мужская особь;

♀ – женская особь;
А – доминантный ген;
а – рецессивный ген;
АА – гомозигота по доминанте;
аа – гомозигота по рецессиву;
Аа – гетерозигота.

6.2. Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Г. Менделя

Успеху работы Менделя способствовал удачный выбор объекта для проведения скрещиваний – различные сорта гороха.

Особенности гороха:

1) относительно просто выращивается и имеет короткий период развития;

2) имеет многочисленное потомство;

3) имеет большое количество хорошо заметных альтернативных признаков (окраска венчика – белая или красная; окраска семян – зеленая или желтая; форма семени – морщинистая или гладкая; окраска боба – желтая или зеленая; форма боба – округлая или с перетяжками; расположение цветков или плодов – по всей длине стебля или у его верхушки; высота стебля – длинный или короткий);

4) является самоопылителем, в результате чего имеет большое количество чистых линий, устойчиво сохраняющих свои признаки из поколения в поколение.

Опыты по скрещиванию разных сортов гороха Мендель проводил в течение восьми лет, начиная с 1854 г. 8 февраля 1865 г. Г. Мендель выступил на заседании Брюннского общества естествоиспытателей с докладом «Опыты над растительными гибридами», где были обобщены результаты его работы.

Опыты Менделя были тщательно продуманы. Если его предшественники пытались изучить закономерности наследования сразу многих признаков, то Мендель свои исследования начал с изучения наследования всего лишь одной пары альтернативных признаков.

Мендель взял сорта гороха с желтыми и зелеными семенами и произвел их искусственное перекрестное опыление: у одного сорта удалил тычинки и опылил их пылью другого сорта. Гибриды первого поколения имели желтые семена. Аналогичная

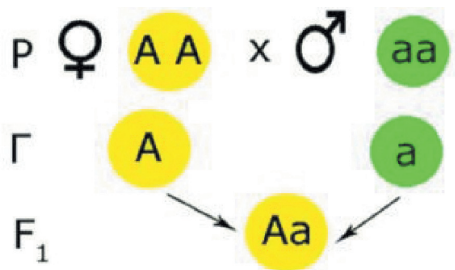


Рис. 19. Генетическая схема закона единообразия Менделя
(А – желтый цвет горошин, а – зеленый цвет)

картина наблюдалась и при скрещиваниях, в которых изучалось наследование других признаков: при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую формы семян, все семена полученных гибридов были гладкими, от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми все полученные – красноцветковые. Мендель пришел к выводу, что у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй как бы исчезает. Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал доминантным, а подавляемый – рецессивным.

При моногибридном скрещивании гомозиготных особей, имеющих разные значения альтернативных признаков, гибриды являются единообразными по генотипу и фенотипу (рис. 19).

6.3. Закон расщепления, или второй закон Г. Менделя

Г. Мендель дал возможность самоопылиться гибридам первого поколения. У полученных таким образом гибридов второго поколения проявился не только доминантный, но и рецессивный признак. Результаты опытов приведены в табл. 17.

Табл. 17. Результаты опытов Г. Менделя
по наследованию окраски семян гороха

Признаки	Доминантные		Рецессивные		Всего
	Число	%	Число	%	
Форма семян	5474	74,74	1850	25,26	7324
Окраска семядолей	6022	75,06	2001	24,94	8023
Окраска семенной кожуры	705	75,90	224	24,10	929

Признаки	Доминантные		Рецессивные		Всего
	Число	%	Число	%	
Форма боба	882	74,68	299	25,32	1181
Окраска боба	428	73,79	152	26,21	580
Расположение цветков	651	75,87	207	24,13	858
Высота стебля	787	73,96	277	26,04	1064
Всего	14949	74,90	5010	25,10	19959

Анализ данных таблицы позволил сделать следующие выводы:

1) единообразия гибридов во втором поколении не наблюдается: часть гибридов несет один (доминантный), часть – другой (рецессивный) признак из альтернативной пары;

2) количество гибридов, несущих доминантный признак, приблизительно в три раза больше, чем гибридов, несущих рецессивный признак;

3) рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а лишь подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

Явление, при котором часть гибридов второго поколения несет доминантный признак, а часть – рецессивный, называют **расщеплением**. Причем, наблюдающееся у гибридов расщепление не случайное, а подчиняется определенным количественным закономерностям. На основе этого Мендель сделал еще один вывод: при скрещивании гибридов первого поколения в потомстве происходит расщепление признаков в определенном числовом соотношении.

При моногибридном скрещивании гетерозиготных особей у гибридов имеет место расщепление по фенотипу в отношении 3:1, по генотипу 1:2:1 (рис. 20).

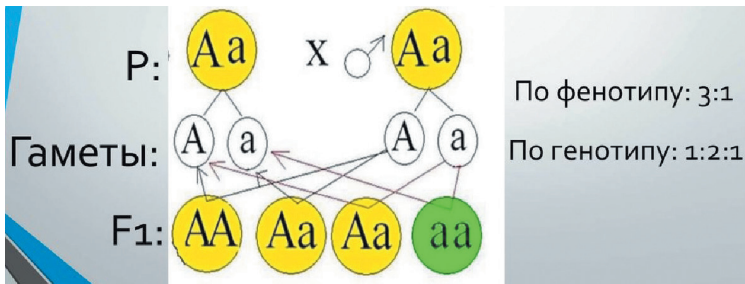


Рис. 20. Генетическая схема закона расщепления Г. Менделя
(А – желтый цвет горошин, а – зеленый цвет горошин)

6.5. Закон чистоты гамет

С 1854 г. в течение восьми лет Мендель проводил опыты по скрещиванию растений гороха. Им было выявлено, что в результате скрещивания различных сортов гороха друг с другом гибриды первого поколения обладают одинаковым фенотипом, а у гибридов второго поколения имеет место расщепление признаков в определенных соотношениях. Для объяснения этого явления Мендель сделал ряд предположений, которые получили название «гипотезы чистоты гамет», или «закона чистоты гамет». Мендель предположил, что:

- 1) за формирование признаков отвечают какие-то дискретные наследственные факторы;
- 2) организмы содержат два фактора, определяющих развитие признака;
- 3) при образовании гамет в каждую из них попадает только один из пары факторов;
- 4) при слиянии мужской и женской гамет эти наследственные факторы не смешиваются (остаются чистыми!).

В 1909 г. В. Иогансен назовет эти наследственные факторы генами, а в 1912 г. Т. Морган покажет, что они находятся в хромосомах.

Для доказательства своих предположений Г. Мендель использовал скрещивание, которое сейчас называют анализирующим (**анализирующее скрещивание** – скрещивание организма, имеющего неизвестный генотип, с организмом, гомозиготным по рецессиву).

Г. Мендель рассуждал следующим образом: «Если мои предположения верны, то в результате скрещивания F_1 с сортом, обладающим рецессивным признаком (зелеными горошинами), среди гибридов будут половина горошин зеленого цвета и половина горошин – желтого». Как видно из приведенной ниже генетической схемы, он действительно получил расщепление 1:1 и убедился в правильности своих предположений и выводов, но современники он понят не был. Его доклад «Опыты над растительными гибридами», сделанный на заседании Брюннского общества естествоиспытателей, был встречен полным молчанием.

Р	♀ Аа желтые	×	♂ аа зеленые
Типы гамет	А а		а
F	Аа желтые 50%		аа зеленые 50%

6.6. Цитологические основы первого и второго законов Г. Менделя

Во времена Менделя строение и развитие половых клеток не было изучено, поэтому его гипотеза чистоты гамет является примером гениального предвидения, которое позже нашло научное подтверждение.

Явления доминирования и расщепления признаков, наблюдавшиеся Менделем, в настоящее время объясняются парностью хромосом, расхождением хромосом во время мейоза и объединением их во время оплодотворения. Обозначим ген, определяющий желтую окраску, буквой **A**, а зеленую – **a**. Поскольку Мендель работал с чистыми линиями, оба скрещиваемых организма – гомозиготны, то есть несут два одинаковых аллеля гена окраски семян (соответственно, **AA** и **aa**). Во время мейоза число хромосом уменьшается в два раза, и в каждую гамету попадает только одна хромосома из пары. Так как гомологичные хромосомы несут одинаковые аллели, все гаметы одного организма будут содержать хромосому с геном **A**, а другого – с геном **a**.

При оплодотворении мужская и женская гаметы сливаются, и их хромосомы объединяются в одной зиготе. Получившийся от скрещивания гибрид становится гетерозиготным, так как его клетки будут иметь генотип **Aa**; один вариант генотипа даст один вариант фенотипа – желтый цвет горошин.

У гибридного организма, имеющего генотип **Aa** во время мейоза, хромосомы расходятся в разные клетки и образуется два типа гамет – половина гамет будет нести ген **A**, другая половина – ген **a**. Оплодотворение – процесс случайный и равновероятный, то есть любой сперматозоид может оплодотворить любую яйцеклетку. Поскольку образовалось два типа сперматозоидов и два типа яйцеклеток, возможно возникновение четырех вариантов зигот. Половина из них – гетерозиготы (несут гены **A** и **a**), $1/4$ – гомозиготы по доминантному признаку (несут два гена **A**) и $1/4$ – гомозиготы по рецессивному признаку (несут два гена **a**). Гомозиготы по доминанте и гетерозиготы дадут горошины желтого цвета ($3/4$), гомозиготы по рецессиву – зеленого ($1/4$).

6.7. Закон независимого комбинирования (наследования) признаков, или третий закон Г. Менделя

Организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Поэтому, установив закономерности наследования одной пары признаков, Г. Мендель перешел к изучению наследования двух (и более) пар альтернативных признаков. Для дигибридного скрещивания Мендель брал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по окраске семян (желтые и зеленые) и форме семян (гладкие и морщинистые). Желтая окраска (**A**) и гладкая форма (**B**) семян – доминантные признаки, зеленая окраска (**a**) и морщинистая форма (**b**) – рецессивные признаки.

Скрещивая растение с желтыми и гладкими семенами с растением с зелеными и морщинистыми семенами, Мендель получил единообразное гибридное поколение F_1 с желтыми и гладкими семенами. От самоопыления 15-ти гибридов первого поколения было получено 556 семян, из них 315 желтых гладких, 101 желтое морщинистое, 108 зеленых гладких и 32 зеленых морщинистых (расщепление 9:3:3:1).

Анализируя полученное потомство, Мендель обратил внимание на то, что:

1) наряду с сочетаниями признаков исходных сортов (желтые гладкие и зеленые морщинистые семена), при дигибридном скрещивании появляются и новые сочетания признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена);

2) расщепление по каждому отдельно взятому признаку соответствует расщеплению при моногибридном скрещивании. Из 556 семян 423 были гладкими и 133 морщинистыми (соотношение 3:1), 416 семян имели желтую окраску, а 140 – зеленую (соотношение 3:1).

Мендель пришел к выводу, что расщепление по одной паре признаков не связано с расщеплением по другой паре. Для семян гибридов характерны не только сочетания признаков родительских растений (желтые гладкие семена и зеленые морщинистые семена), но и возникновение новых комбинаций признаков (желтые морщинистые семена и зеленые гладкие семена).

При дигибридном скрещивании дигетерозигот у гибридов имеет место расщепление по фенотипу в отношении 9:3:3:1,

по генотипу в отношении 4:2:2:2:2:1:1:1:1, признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях (табл. 18).

Табл. 18. Генетическая схема закона независимого комбинирования признаков

Гаметы:	♂	AB	Ab	aB	ab
♀					
AB		AABB желтые гладкие	AABb желтые гладкие	AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие
Ab		AABb желтые гладкие	AAbb желтые морщинистые	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые
aB		AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие	aaBB зеленые гладкие	aaBb зеленые гладкие
ab		AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые	aaBb зеленые гладкие	aabb зеленые морщинистые

Анализ результатов скрещивания по фенотипу: желтые, гладкие – 9/16, желтые, морщинистые – 3/16, зеленые, гладкие – 3/16, зеленые, морщинистые – 1/16. Расщепление по фенотипу 9:3:3:1.

Анализ результатов скрещивания по генотипу:

- **AaBb** – 4/16,
- **AABb** – 2/16,
- **AaBB** – 2/16,
- **Aabb** – 2/16,
- **aaBb** – 2/16,
- **AABB** – 1/16,
- **Aabb** – 1/16,
- **aaBB** – 1/16,
- **aabb** – 1/16.

Формулы полигибридного скрещивания:

- $(3:1)^n$ – расщепление по фенотипу;
- $(1:2:1)^n$ – расщепление по генотипу;
- 2^n – количество типов гамет;
- 2^n – количество фенотипических классов;
- 3^n – количество генотипических классов;
- 4^n – число возможных комбинаций, сочетаний гамет,

где n – число аллелей, пар признаков

Третий закон Менделя справедлив только для тех случаев, когда гены анализируемых признаков находятся в разных парах гомологичных хромосом.

6.8. Цитологические основы третьего закона Менделя

Пусть **A** – ген, обуславливающий развитие желтой окраски семян, **a** – зеленой окраски, **B** – гладкая форма семени, **b** – морщинистая. Скрещиваются гибриды первого поколения, имеющие генотип **AaBb**. При образовании гамет из каждой пары аллельных генов в гамету попадает только один, при этом в результате случайного расхождения хромосом в первом делении мейоза ген **A** может попасть в одну гамету с геном **B** или с геном **b**, а ген **a** – с геном **B** или с геном **b**. Таким образом, каждый организм образует четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25%): **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Во время оплодотворения каждый из четырех типов сперматозоидов может оплодотворить любую из четырех типов яйцеклеток. В результате оплодотворения возможно появление девяти генотипических классов, которые дадут четыре фенотипических класса.

6.9. Взаимодействие аллельных генов

1. **Полное доминирование** – доминантный (преобладающий) ген полностью подавляет действие рецессивного гена при гомозиготном (**AA**) и гетерозиготном (**Aa**) наследовании. В фенотипе отражается только один признак, за который отвечает доминантный ген. Однако это не означает, что рецессивный признак полностью исключается. Расщепление признаков по фенотипу во втором поколении будет в соотношении 3:1, т. е. у одной особи полностью проявится рецессивный ген. Свойственно всем живым организмам, включая человека (пример: положительный резус-фактор человека всегда доминирует над отрицательным: $Rh^+ > rh^-$).

2. **Неполное доминирование = Промежуточное проявление признаков.** Доминантный ген не полностью подавляет действие рецессивного гена. Это отражается на фенотипе в виде неполного проявления признака («усреднение» двух альтернативных

признаков). Во втором поколении наблюдается расщепление по генотипу и фенотипу в соотношении 1:2:1.

3. **Кодоминирование** – полное проявление двух аллельных генов, в фенотипе у гетерозигот одновременно отражаются альтернативные формы признака, доставшиеся от родителей. В этом случае сложно определить доминантный и рецессивный гены, т. к. подавления признака не происходит (пример: наследование групп крови человека системы АВО) (табл. 19).

Табл. 19. Наследование групп крови системы АВ0

Группа крови	Фенотип		Гены	Генотипы
	антигены	антитела		
I (0)	–	α, β	I^0	I^0I^0
II (A)	A	β	I^A	I^AI^A, I^AI^0
III (B)	B	α	I^B	I^BI^B, I^BI^0
IV (AB)	AB	–	I^A, I^B	I^AI^B

4. **Множественный аллелизм** – один и тот же ген может иметь в популяции более двух аллелей. Аллельные гены находятся в аналогичных участках хромосом. Множество аллелей обозначается индексами – A^1, A^2, A^3 и т.д. Причина аллелизма – спонтанные изменения гена (мутации), сохраняемые в генофонде в ходе естественного отбора (примеры – дрозофила имеет 12 вариантов гена, отвечающего за цвет глаз, у человека три аллельных гена определяют группу крови).

5. **Сверхдоминирование** – доминантный ген в гетерозиготном состоянии имеет более сильное проявление, чем в гетерозиготном (пример – у дрозофилы известна рецессивная летальная мутация, гетерозиготы обладают большей жизнеспособностью, чем гомозиготы).

Типы скрещиваний

1. **Анализирующее скрещивание** – используется для определения генотипа организма, имеющего фенотипическое проявление доминантного признака. Для этого скрещивают гомозиготную рецессивную особь с исследуемой, генотип которой необходимо установить, так как по фенотипу нельзя установить генотип у особей с доминантными признаками.

2. **Возвратное скрещивание (backcross – беккросс-скрещивание)** – это скрещивание гибрида с одной из родительских форм, несущей исследуемую пару аллелей в гомозиготном состоянии. Такое скрещивание применяют в двух случаях: для

преодоления бесплодия гибридов первого поколения при отдаленной гибридизации или для усиления в гибридном потомстве желаемых свойств одной из родительских форм. Во втором случае возвратное скрещивание называют насыщающим. Насыщающие скрещивания наиболее эффективны при передаче признаков, обладающих высокой наследуемостью, например, устойчивость к болезням у растений.

3. Реципрокные скрещивания – два эксперимента по скрещиванию, характеризующиеся прямо противоположным сочетанием пола и исследуемого признака. В одном эксперименте самца, имеющего определенный доминантный признак, скрещивают с самкой, имеющей рецессивный признак. Во втором, наоборот. Скрещивают самку с доминантным признаком и самца с рецессивным признаком.

Используются для определения роли пола в наследовании признака, а также позволяют определить, от какого из родителей передаются потомству цитоплазматические наследственные факторы. Для проведения реципрокных скрещиваний родительские формы должны быть чистыми линиями. В настоящее время, в связи с развитием молекулярной генетики, практическое значение реципрокных скрещиваний снизилось.

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Что служит предметом изучения генетики?
2. Что такое наследственность?
3. Что такое изменчивость?
4. Что такое генотип?
5. В какие годы и в какой стране жил и работал Г. Мендель и на каких растениях проводил свои опыты? Благодаря чему Г. Менделю в отличие от других учёных удалось вскрыть законы наследования признаков?
6. I, II, III законы Г. Менделя.
7. Дайте цитологическое обоснование II закону Г. Менделя.
8. Дайте цитологическое обоснование III закону Г. Менделя.
9. Закон чистоты гамет. Раскройте его цитологическое обоснование.
10. Какие вы знаете типы скрещиваний?
11. Отклонения от закона Г. Менделя

12. Дайте определение, что такое ген, генотип, фенотип, аллель, локус, гомозигота и гетерозигота.

13. Какие правила и закономерности проявляются при дигибридном скрещивании? Проиллюстрируйте их примерами.

14. В чем проявляется множественное действие генов и какие причины этого явления?

15. Раскройте сущность анализирующего скрещивания. Какое его практическое применение?

II. Ситуационные задачи

Задачи на полное доминирование. Моногибридное скрещивание

1. У мышей серый цвет шерсти доминирует над белым. Определите, каким будет потомство F_1 и F_2 , а также потомство возвратного скрещивания от скрещивания чистопородного серого самца с белой самкой.

2. У томатов красная окраска плодов доминирует над жёлтой, в потомстве от скрещивания двух растений получено 12 красноплодных и 14 желтоплодных растений. Определите генотипы скрещенных растений.

3. Карий цвет глаз доминирует над голубым; голубоглазый мужчина, оба родителя которого кареглазые, и кареглазая женщина, у матери которой глаза голубые, а у отца карие, имеют кареглазого сына и голубоглазую дочь. Определите генотипы всех указанных лиц и составьте схему родословной.

Задачи на отклонение от законов Г. Менделя

4. Определите, каким будет расщепление по фенотипу в F_2 моногибридного скрещивания, если женская особь производит гаметы в соотношении **0,6 A:0,4 a**, а мужская в соотношении **0,8 A:0,2 a**.

5. Определите, каким будет расщепление по фенотипу в F_2 моногибридного скрещивания, если на ранних этапах эмбриогенеза гибнет 80% зигот AA и 20% Aa.

6. При скрещивании кремовых морских свинок между собой получено 9 кремовых потомков, 5 жёлтых и 4 белых. Определите генотипы родителей и потомков и характер наследования признаков.

7. Определите, какие группы крови могут быть у детей, если у матери вторая группа крови, а у отца третья.

8. У мальчика первая группа крови, а у его сестры – четвёртая; определите возможные генотипы их родителей по группам крови.

9. У карпов встречаются особи обычные чешуйчатые, а также линейные. При скрещивании чешуйчатых карпов с чешуйчатыми, потомство оказалось только чешуйчатым. При скрещивании линейных с линейными – в потомстве появились 1/3 чешуйчатых и 2/3 линейных. При этом плодовитость снижается на 25%. Определите генотипы чешуйчатых и линейных карпов и дайте характеристику генам.

Задачи на независимое дигибридное скрещивание

10. У тыквы белая окраска плодов доминирует над жёлтой, а дисковидная форма над шаровидной. Растение тыквы с белыми дисковидными плодами, опылённое пыльцой неизвестного растения в потомстве дало 38 растений с белыми дисковидными; 36 – с белыми шаровидными; 13 – с жёлтыми дисковидными и 12 с жёлтыми шаровидными плодами. Определите генотипы потомства и фенотип неизвестного растения.

11. От скрещивания двух сортов земляники, один из которых имеет красные ягоды и усы, а у второго ягоды белые и усы отсутствуют. Все растения F_1 имеют усы и розовые ягоды. Можно ли вывести сорт растений с розовыми ягодами и безусый и как его размножить?

12. Полидактилия (шестипалость) и близорукость передаются как доминантные аутосомные признаки. Какая вероятность рождения детей без аномалий в семье, где оба родителя имеют все эти недостатки, но являются гетерозиготными по обоим признакам?

Тема 7. Сцепление генов.

Закон Томаса Моргана.

Сцепленное с полом наследование

Задание для самоподготовки

Знать: 1) закон Т. Моргана и его цитологическое обоснование; 2) расчёт расстояния между генами в хромосомах у дрозофилы и человека; 3) методики составления генетических карт хромосом для дрозофилы и человека; 4) наследование пола у дрозофилы и человека, птиц и насекомых; 5) сцепленное с полом наследование: понятия гемизиготности и голандрических признаков; 6) зависимость от пола и ограниченные полом признаки.

План

1. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности. Кроссинговер.
2. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом.
3. Цитоплазматическая (нехромосомная) наследственность.

7.1. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности. Кроссинговер

При изучении закономерностей наследования, открытых Г. Менделем, гены находились в разных парах гомологичных хромосом и наследовались независимо. Но для любого организма характерна индивидуальность хромосом в кариотипе. Признаков у организма намного больше, чем хромосом. Так, у человека 23 пары (46) хромосом. Генов же от 20 до 25 тыс. В каждой хромосоме находится множество генов. Они наследуются сцеплено с хромосомой. Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют *группы сцепления*. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом, поэтому у человека 23 группы сцепления. Наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называется *сцепленным наследованием*. Гены, находящиеся в одной хромосоме, сцеплены не абсолютно. Во время мейоза при конъюгации гомологичные хромосомы обмениваются частями – происходит кроссинговер.

О наличии сцепленного наследования судят по характеру расщепления, по фенотипу в потомстве анализирующего скрещивания дигетерозиготы. При сцепленном наследовании оно должно отличаться от соотношения 1:1:1:1 – характерного для независимого наследования.

Дигетерозигота при сцепленном наследовании может быть в двух формах:

- AB/ab – цис-фаза;
- Ab/aB – транс-фаза.

Сцепление генов может быть полным и неполным. При полном сцеплении гены всегда наследуются совместно. При неполном сцеплении возможна рекомбинация генов в результате кроссинговера.

Опыты Томаса Моргана по сцепленному наследованию

Закономерности сцепленного наследования были изучены в 20-х годах XX века американским генетиком Томасом Морганом

на мухах дрозофилах. Дрозофилы используют при постановке опытов на организменном уровне, они скороспелые (цикл развития составляет всего 15 дней), неприхотливые, дешёвые в содержании, плодовитые. Имеют мало хромосом: в половых клетках – 4, а в соматических – 8. У этих насекомых легко определяется пол (у самки брюшко вытянутое, а у самца конец брюшка пигментирован).

У дрозофил гены длины крыльев (Vg – нормальные и vg – короткие) и окраски тела (B – серая и b – черная) находятся в одной паре гомологичных хромосом, то есть относятся к одной группе сцепления.

При скрещивании мух, имеющих серый цвет тела и зачаточные крылья, с мухами черного цвета и нормальными крыльями в первом поколении все мухи имели серый цвет тела и нормальные крылья.

$$\begin{array}{lcl}
 P_1: & \text{♀ } \frac{B Vg}{B Vg} & \times \quad \text{♂ } \frac{b vg}{b vg} \\
 \text{гаметы} & (B Vg) & (b vg)
 \end{array}$$

$$F_1: \frac{B Vg}{b vg}$$

сер. тело, норм. крылья

В результате анализирующего скрещивания с рецессивной гомозиготной особью получалось разное потомство в зависимости от того, какая особь была рецессивной.

В *первом случае* потомство 1:1 получается потому, что гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются сцеплено. У самца мухи дрозофилы сцепление полное, и гены наследуются совместно, кроссинговера не происходит.

1 случай:

$$\begin{array}{lcl}
 P_{ан}: & \text{♀ } \frac{b vg}{b vg} & \times \quad \text{♂ } \frac{B Vg}{b vg} \\
 \text{гаметы} & (b vg) & (B Vg) \quad (b vg) \\
 F_{ан.}: & \frac{B Vg}{b vg} & , \quad \frac{b vg}{b vg}
 \end{array}$$

сер, норм. черн., зачат.

Если скрестить дигетерозиготную самку с гомозиготным самцом (2 случай), то часть мух будет похожа на родителей (не-кроссоверные), а у других особей произойдет рекомбинация признаков (кроссоверные).

$$\begin{array}{l}
 \text{Р}_{\text{ан.}}: \quad \quad \quad \text{♀ } \frac{B Vg}{b vg} \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ } \frac{b vg}{b vg} \\
 \\
 \text{Г некроссоверные } \quad (B Vg) \quad (b vg) \quad (83\%) \quad \quad \quad (b vg) \\
 \\
 \text{кроссоверные} \quad \quad (b Vg) \quad (B vg) \quad (17\%)
 \end{array}$$

$$\begin{array}{l}
 \text{F}_{\text{ан.}}: \quad \frac{B Vg}{b vg}, \quad \frac{b vg}{b vg}, \quad \frac{b Vg}{b vg}, \quad \frac{B vg}{b vg} \\
 \\
 \text{сер., норм.} \quad \text{чер., зач.} \quad \quad \quad \text{чер., норм.} \quad \text{сер., зач.} \\
 \\
 \text{некроссоверные} \quad (83\%) \quad \quad \quad \text{кроссоверные} \quad (17\%)
 \end{array}$$

В результате этого анализирующего скрещивания появилось 4 типа потомков:

- 41,5% серых с нормальными крыльями;
- 41,5% черных с короткими крыльями;
- 8,5% серых с короткими крыльями;
- 8,5% черных с нормальными крыльями.

Такое наследование характерно для неполного сцепления генов.

При сцепленном наследовании во время мейоза при образовании гамет происходит кроссинговер, в результате которого образуются *кроссоверные гаметы*, сочетающие признаки обоих родителей. Их 17% (8,5% + 8,5%). 83% особей (41,5% + 41,5%) образуются из гамет, у которых не было кроссинговера, их называют *некроссоверными*.

По анализирующему скрещиванию можно рассчитать величину кроссинговера.

Величина кроссинговера = частота кроссинговера = процент кроссинговера – это отношение числа рекомбинантных (кроссоверных) особей к общему числу потомков анализирующего скрещивания, выраженного в процентах.

$$\% \text{ кроссинговера} = \frac{\text{количество рекомбинантных особей}}{\text{общее количество F (анализирующего)}}$$

Частота кроссинговера характеризует расстояние между генами. Чем больше расстояние между генами, тем меньше сила их сцепления, тем чаще происходит кроссинговер. На этом основании Томас Морган высказал предположение, что частота кроссинговера определяется относительным расстоянием между генами и предложил выражать его в процентах кроссинговера.

Расстояние между генами измеряют в морганидах или сантиморганидах.

1 морганида = 1 сантиморганида = 1% кроссинговера.

Перекомбинации, возникающие при неполном сцеплении генов в хромосомах, имеют значение для эволюции органического мира, т. к. увеличивают возможности комбинативной изменчивости.

Морган и его сотрудники показали, что, установив группу сцепления, можно построить генетические карты и указать порядок расположения генов. *Генетической картой хромосом* называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления, с указанием расстояния между ними. Пример: генетическая карта хромосом у кишечной палочки (рис. 21).

На основании проведенного эксперимента Т. Морган сформулировал закон сцепленного наследования: **гены, находящиеся**

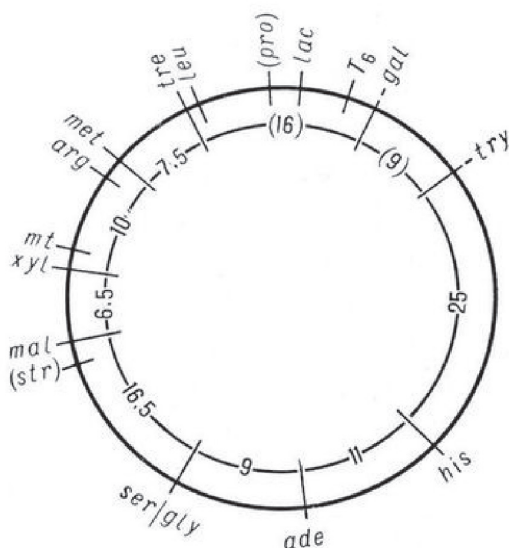


Рис. 21. Генетическая карта хромосомы бактерии кишечной палочки

в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются совместно. Из этого закона были выведены основные закономерности сцепленного наследования, которые легли в основу хромосомной теории наследственности:

- гены располагаются в хромосомах в линейной последовательности;
- каждая хромосома представляет группу сцепления;
- каждый ген занимает в хромосоме определенное место – локус;
- число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом;
- между гомологичными хромосомами происходит обмен аллельными генами;
- расстояние между генами пропорционально проценту кроссинговера между ними.

Установлено, что кроссинговер, произошедший в одном месте хромосомы подавляет кроссинговер в близлежащих районах. Это явление называется **интерференция**. Интерференция – это количественная величина.

Факторы, влияющие на кроссинговер

I. Факторы среды:

1. Различные типы излучений – УФ, рентгеновские лучи, γ-лучи, радиация – повышают частоту кроссинговера и вызывают разрывы молекулы ДНК.

2. Многие химические агенты, нарушающие структуру ДНК или препятствующие её репликации, повышают величину кроссинговера.

3. У дрозофилы оказывает влияние изменение температуры.

II. Физиологическое состояние:

Например, у дрозофилы с возрастом частота кроссинговера увеличивается; обезвоживание понижает частоту кроссинговера.

III. Хромосомные перестройки. Многие из них снижают частоту кроссинговера.

IV. Гетерогаметность пола. У некоторых видов организмов частота кроссинговера ниже у гетерогаметного пола, чем у гомогаметного. Например, у самцов дрозофил и самок тутового шелкопряда кроссинговер вообще отсутствует.

Таким образом, частота кроссинговера – величина постоянная, при неизменяющихся условиях внешней среды, поэтому на генетических картах можно показать лишь относительное положение генов.

7.2. Генетика пола.

Наследование, сцепленное с полом

Людей давно интересовало, от чего зависит пол человека или животного. Например, Аристотель утверждал, что пол зависит от дуновения ветра во время зачатия. Если дует северный ветер, то на свет появится самец, а если южный – самка.

Мендель утверждал, что пол наследственно детерминирован. На это утверждение его натолкнули результаты расщепления по полу 1:1. Очевидно, один *гетерогаметен* по полу, а другой – *гомогаметен*. Хромосомы, которые имеют отношение к определению пола, называются половыми. Они обозначаются X и Y.

Пол – совокупность признаков и свойств живых организмов, обеспечивающих воспроизводство генетической информации индивидуума и передачу её от родителей к потомкам из поколения в поколение за счёт образования гамет.

Первичные половые признаки – морфологические и физиологические особенности, которые обеспечивают образование гамет и соединение их в процессе оплодотворения.

Вторичные половые признаки – признаки непосредственно не обеспечивающие процесса гаметогенеза, спаривания и оплодотворения, но играющие некоторую вспомогательную роль в половом размножении. Они контролируются генами, функционирующими на средних этапах онтогенеза. И формируют морфологические и физиологические признаки, по которым один пол отличается от другого.

Тип определения пола

Существует несколько типов определения пола (табл. 20).

1. **Программное** определение пола (перед оплодотворением). У коловраток, тлей определение пола происходит в процессе созревания яйцеклеток. У этих организмов развиваются два сорта яйцеклеток: крупные и мелкие. В дальнейшем из крупных яйцеклеток появляются самки, из мелких – самцы.

2. **Эпигамное** определение пола (после оплодотворения). У морского червя *Bonnellia viridis* самки крупные с раздвоенным хоботком, ведут сидячий образ жизни, самцы – микроскопические. Из яиц выходят личинки, которые с одинаковым успехом могут стать как самцами, так и самками. Если личинки попадают на хоботок самки, то под действием гормонов, выделяемых

самкой, превращаются в самцов. А если они ведут свободный образ жизни, то превращаются в самок. У крокодилов половые хромосомы вообще не обнаружены. Пол зародыша, развивающегося в яйце, зависит от температуры окружающей среды: при высоких температурах развивается больше самок, при более низких – больше самцов. У некоторых рыб внешние факторы также оказывают заметное влияние на вторичное переопределение пола.

3. **Сингамное** определение пола (в момент оплодотворения). Это генетическое определение пола, оно зависит от баланса хромосом. У клопа рода *Protenor* самка имеет две половые хромосомы (XX), а самец – одну (X0). У человека и дрозофилы женские особи имеют две одинаковые X-хромосомы, а мужские – разные X и Y. У птиц и бабочек гетерогаметными по полу являются самки (XY), а самцы – гомогаметные (XX). У перепончатокрылых (пчёлы, осы, наездники, муравьи) самцы развиваются из неоплодотворённых яиц (партеногенетически) и имеют гаплоидный набор хромосом (n), а самки – из оплодотворённых (2n).

Табл. 20. Хромосомное определение пола у разных групп организмов

Группы организмов	Определение пола		
	♀ Женский	♂ Мужской	Тип
Некоторые отряды насекомых	XX	XO	XO
Большинство рыб, растений, млекопитающие, дрозофила, некоторые отряды насекомых	XX	XY	XY
Бабочки, пресмыкающиеся, птицы, некоторые виды растений, рыб	XY	XX	XY
Некоторые виды насекомых (моль)	XO	XX	XO
Перепончатокрылые	2n	n	n-2n

Балансовая теория определения пола

В 1922 г. американский генетик Бриджес показал, что пол у дрозофилы зависит от соотношения числа половых X-хромосом и наборов аутосом (A). Величину $\frac{X}{A}$ называют половым индексом. Если $\frac{X}{A}=1$, то формируется нормальная самка. Если $\frac{X}{A} = X \frac{1}{2}$, то это нормальный самец. Если $\frac{X}{A} > 1$ – метосамки или

сверхсамки. Это особи с ослабленными признаками женского пола и ослабленной жизнеспособностью.

Если $\frac{X}{A} < \frac{1}{2}$, следовательно формируются метосамцы или сверхсамцы. Это особи с ослабленными признаками мужского пола. Если $\frac{1}{2} < \frac{X}{A} < 1$, то образуются интерсексы – особи, имеющие сглаженные, неопределённые признаки пола.

Если аутосомный набор нормальный диплоидный, то особи с набором Х0 будут самцами. Y-хромосомы не влияют на формирование особенностей мужского пола, но её присутствие необходимо для обеспечения нормальной фертильности самцов. Поэтому особи Х0 – стерильны. Мухи с генотипом ХХY – самки с пониженной плодовитостью.

Это были первые работы в данной области. Поэтому автором балансовой теории является Бриджес. В настоящее время балансовая теория общепринята, а факты, накопленные генетикой с того времени, позволили окончательно её сформулировать.

Пол особи определяется балансом генов, детерминирующих мужской или женский пол, локализованных на определённых хромосомах генома. Это могут быть и половые хромосомы и аутосомы, в зависимости от конкретного вида организма.

У человека к настоящему времени описано шесть различных генов, баланс которых определяет пол особи. Но в отличие от дрозофилы, Y-хромосома играет решающую роль в определении мужского пола.

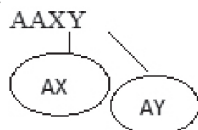
7.3. Наследование, сцепленное с полом

У большинства видов развитие признака пола находится под генетическим контролем и зависит от присутствия в клетках организма особых половых хромосом (гетерохромосом).

Пол, имеющий в кариотипе одинаковые половые хромосомы, образует один тип гамет. Все они содержат гаплоидный набор аутосом, обозначаемый буквой А, и одну Х-хромосому. Такой пол называется гомогаметным.



Пол, у которого половые хромосомы разные, образует 2 типа гамет, отличающихся по половым хромосомам. Такой пол называется гетерогаметным.



В каждой яйцеклетке человека есть 22 аутосомы и одна X-хромосома. Сперматозоиды – это гаметы двух видов: половина сперматозоидов содержит 22 аутосомы и половую хромосому X, другая половина содержит 22 аутосомы и половую хромосому Y.

Наследование признаков, гены которых находятся на половых хромосомах, называют *наследованием, сцепленным с полом*. Пол наследуется как менделирующий признак (по законам Менделя). Поскольку пара половых хромосом отличается друг от друга по величине и форме, то аллели генов могут быть только в X-хромосоме, а в Y-хромосоме отсутствовать. Признаки, определяемые этими генами, наследуются сцеплено с полом. Такой характер передачи признаков называют **«крисс-кросс»** («крест-накрест», англ.), то есть признаки от матери передаются сыновьям, а от отца – к дочерям. Например, наследование цвета глаз у мух дрозофил:

$$P: \text{♀} X^a X^a \times \text{♂} X^A Y$$

белые красные

глаза глаза

$$G: \text{♀} \begin{matrix} \bigcirc \\ X^a \end{matrix} \quad \text{♂} \begin{matrix} \bigcirc \\ X^A \end{matrix} \begin{matrix} \bigcirc \\ Y \end{matrix}$$

$$F_1 X^A X^a \quad X^a Y$$

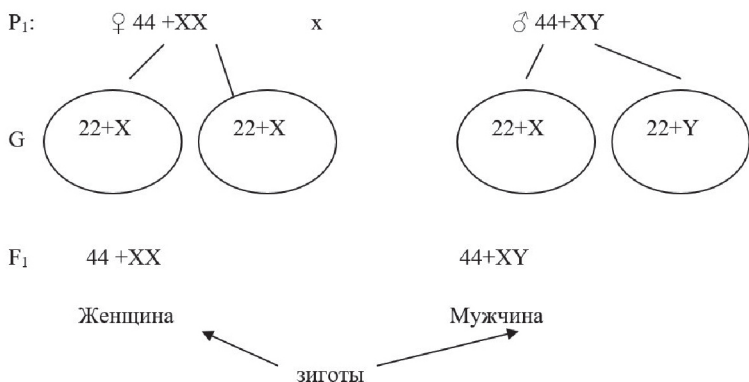
красные белые

глаза глаза

Ген, который находится в X-хромосоме гетерогаметного организма в одинарной дозе, проявляет себя полностью и называется

гемизиготным, сам организм – *гемизиготой*. Например, у человека это гены гемофилии, дальтонизма; у дрозофилы – ген белоглазости. Самцы млекопитающих, большинства рыб, дрозофилы, а также самки птиц, рептилий, бабочек являются гемизиготными.

Генетическое определение пола будущего организма осуществляется в момент оплодотворения. Пол будущего организма зависит от того, какая гамета гетерогаметного пола (муж.) участвует в этом процессе, т. е. каким сперматозоидом будет оплодотворена данная яйцеклетка. В момент оплодотворения гетерогаметный пол (мужской) отдает свою X-хромосому дочерям, а сыновья получают от него Y-хромосому.



Вслед за определением пола в образовавшейся зиготе следует дифференциация, т. е. развитие половых различий. Зародыш животных изначально генетически бисексуален: у каждого зародыша имеются зачатки для развития как мужского, так и женского пола. Зачаточные, различные в половом отношении гонады у эмбрионов животных имеют двойственную природу. Они состоят из внешнего слоя (кортекса), из которого в процессе дифференциации развиваются женские половые клетки, и из внутреннего слоя – медуллы, из которой развиваются мужские гаметы. В ходе дифференциации пола идет развитие одного из слоев гонады в зависимости от того, какие половые хромосомы в ней имеются. У мужского пола быстрее развивается медуллярная ткань, в результате гонады превращаются в семенники. У женского пола ускоряется развитие кортикального слоя, и гонады превращаются в яичники. В соответствии с этими преобразованиями дифференцируются и половые пути, которые тоже закладываются одинаковыми у особей обоих полов. Процесс дифференциации пола

у животных и растений контролируется гормонами (например, адреналин и интерферон).

Признаки организма, связанные с полом, подразделяют на 3 категории.

1. *Признаки, сцепленные с половыми хромосомами.* Например, у человека сцеплены с полом рецессивные гены (гемофилии, дальтонизма, атрофии зрительного нерва и др.) и доминантные гены (рахита, темной эмали зубов и др.), располагающие в X-хромосоме и имеющиеся у лиц обоих полов.

Если гены находятся в Y-хромосоме (*голландрическое наследование*), то признаки, ими обусловленные, передаются от отца к сыну. Например, так наследуется волосатость ушей.

2. Признаки, проявление которых различно у представителей разных полов – *признаки, ограниченные полом*. Эти признаки могут определяться генами, расположенными как на аутосомах, так и на половых хромосомах. Возможность развития признака зависит от пола организма. Например, тембры голоса баритон и бас характерны только для мужчин; гены удойности и жирности молока имеются у коров и быков, но проявляются только у коров.

3. *Признаки, контролируемые полом.* Их развитие обусловлено генами, расположенными в аутосомах обоих полов, но степень их проявления разная у особей мужского и женского полов, особенно у гетерозигот. Изменение доминирования генов обусловлено у людей половыми гормонами. Например, у мужчин ген облысения доминантный, а у женщин – рецессивный и проявляется только в гомозиготном состоянии, поэтому лысых мужчин больше, чем женщин. Еще пример: пенетрантность гена подагры у мужчин 80%, а у женщин ~20%, подагрой чаще болеют мужчины.

7.4. Цитоплазматическая (нехромосомная) наследственность

Показано, что собственную ДНК содержат митохондрии, пластиды и клеточный центр, и они способны к самовоспроизведению.

Совокупность наследственных задатков цитоплазмы называют *цитоплазматическими генами* (раньше *плазмоном*), а сами задатки – плазмогенами.

Плазмогены делят на две группы: гены ДНК – содержащих органоидов клетки и инфекционные агенты, или симбионты

клетки – вирусы, плазмиды. Гены митохондрий – *хондриогены*, гены пластид – *пластогены*.

Если клетка эвглени зеленой утрачивает пластиды, она не может снова их образовать, несмотря на сохранившееся ядро. Обычно в клетке эвглени находятся около 100 хлоропластов. Однако, как вы знаете, в темноте эвглена переходит к гетеротрофному питанию, и ее пластиды не размножаются, хотя сама эвглена продолжает делиться. Через несколько поколений, в условиях нехватки света, появляются особи, которым «не хватило» хлоропластов. У потомков этой эвглени никогда не будет этих органоидов.

Характерная черта цитоплазматической наследственности – это наследование по линии матери. Действительно, и пластид, и митохондрий в яйцеклетке может быть много, а вот в мужских гаметах этих органоидов обычно нет, так как эти клетки практически лишены цитоплазмы. В сперматозоидах присутствуют митохондрии, но они все равно не проникают в яйцеклетку, так как при слиянии гамет в яйцеклетку попадает только ядро сперматозоида, содержащее генетический материал. Таким образом, все митохондрии и пластиды зиготы достаются ей в наследство только от материнского организма.

Показано, что хромосомная и нехромосомная наследственность могут взаимодействовать, приводя к сложным случаям наследования. Например, большинство белков митохондрий закодировано в ядерных генах и наследуется по правилам Менделя, а оставшиеся белки кодируются в ДНК самих митохондрий, которые передаются только по материнской линии. В митохондриях обнаружены гены ферментов клеточного дыхания, а также гены, обуславливающие устойчивость к некоторым неблагоприятным воздействиям.

В цитоплазме бактерий имеются плазмиды — кольцевые фрагменты ДНК, располагающиеся отдельно от основной молекулы ДНК бактериальной клетки. В клетках некоторых эукариот, например, дрожжей, также обнаруживаются молекулы ДНК, которые могут обеспечивать устойчивость дрожжей к токсическим веществам.

Контроль уровня знаний

I. Вопросы для самоконтроля

1. Раскройте сущность положения хромосомной теории наследственности. В чём сущность закона Т. Моргана?

2. Укажите цитологические основы и биологическое значение процесса кроссинговера.

3. Опишите хромосомный механизм определения пола у человека и животных.

4. Раскройте особенности наследования признаков, сцепленных с полом.

5. В чем выражается взаимодействие генов и какая причина этого явления?

6. Дигетерозигота при сцепленном наследовании может быть в двух формах, в каких? Покажите схематично. Как форма дигетерозиготы при сцепленном наследовании может повлиять на фенотип потомства?

7. Сцепление генов может быть полным и неполным. Напишите алгебру сцепленного наследования при: а) полном сцеплении генов (цис- и трансфаза); б) неполном сцеплении (цис- и трансфаза).

8. По анализирующему скрещиванию можно рассчитать величину кроссинговера. Как её определяют и что она показывает?

9. Какие вы знаете типы кроссинговера?

10. Факторы, влияющие на кроссинговер.

11. Что такое интерференция при кроссинговере?

12. Что такое Х-сцепленное и голандрическое наследование?

13. Что вы знаете о картировании хромосом.

14. Дайте определение: пол, первичные и вторичные половые признаки.

15. Какие бывают типы определения пола?

16. Что такое сцепленное с полом наследование? Как его можно определить по анализу родословных (генеалогический метод)?

17. Что такое ограниченные полом признаки? Приведите примеры.

18. Дифференциация пола в онтогенезе. Какие факторы могут повлиять на дифференциацию пола.

II. Ситуационные задачи

Задачи на сцепленное наследование

1. У кукурузы ген устойчивости к ржавчине и ген узких листьев находятся в одной хромосоме. Частота кроссинговера между ними 20%. Оба гена рецессивные. Какое потомство можно ожидать от скрещивания кукурузы неустойчивой к ржавчине с широкими листьями (дигетерозигота, цис-фаза) с растением, устойчивым к ржавчине с узкими листьями.

2. У кур раннее оперение доминирует над поздним, а рябое оперение – над чёрным. Гены признаков сцеплены с полом и дают 20% кроссинговера. Скрестив чёрную курицу с ранним оперением с гомозиготным позднооперившимся рябым петухом, какое потомство следует ожидать в F_2 .

3. У мышей нормальная шерсть доминирует над длинной, а прямая – над извитой. В анализирующем скрещивании получили:

27 – нормальная прямая шерсть;

99 – нормальная извитая шерсть;

98 – длинная прямая шерсть;

24 – длинная извитая шерсть.

Как наследуются эти пары признаков и какой генотип гетерозиготного родителя?

4. У томатов высокий рост стебля доминирует над низким, а шаровидная форма плода – над грушевидной. Гены высоты стебля и формы плода сцеплены и находятся на расстоянии 20 морганид. Какое потомство получится от скрещивания дигетерозиготного растения с растением, имеющим грушевидные плоды и низкий рост?

5. Определите, какие типы гамет могут образоваться у дигетерозиготного организма ($aB//Ab$), если: а) кроссинговер произошёл вне фрагмента $A-B$; б) кроссинговер произошёл в участке хромосом между локусами генов A и B ; в) между гомологичными хромосомами не произошёл кроссинговер.

6. Гены, влияющие на наличие резус-фактора и форму эритроцитов, находятся в одной аутосоме на расстоянии 3 морганид. Женщина получила от отца доминантные гены, один из которых отвечает за резус-положительность, а другой – за эллиптическую форму эритроцитов, а от матери – оба рецессивных гена резус-отрицательности и нормальной формы эритроцитов. Ее супруг резус-отрицателен и имеет нормальную форму эритроцитов. Определите вероятность рождения ребенка, фенотипически сходного по этим признакам: а) с матерью; б) с отцом.

Задачи на сцепленное с полом наследование

7. Рецессивный ген гемофилии находится в X -хромосоме. Отец девушки болен гемофилией, а мать её в этом отношении здорова и происходит из семьи, где не было носителя гена гемофилии. Девушка выходит замуж за здорового юношу. Что можно сказать об их детях обоего пола?

8. От скрещивания серых мух дрозофил между собой в потомстве жёлтыми были только самцы. Как это объяснить?

9. Ген чёрной масти кошек сцеплен с полом, аллель этого гена соответствует рыжей масти. Ни один из этих аллелей не доминирует, так как гетерозиготные гены животных имеют черепаховую пятнистую окраску. Какими будут котята от скрещивания черепаховой кошки с рыжим котёнком? Почему черепаховые коты встречаются крайне редко?

10. Петух гетерозиготен по сцепленной с полом рецессивной летали. Какое соотношение полов от скрещивания такого петуха с нормальными курами?

11. У человека в Y-хромосоме находится ген, определяющий развитие перепонки между 2 и 3 пальцами. Определите, какими будут дети и внуки у мужчины с перепонками между пальцами.

12. У человека признак раннего облысения является зависимым от мужского пола. У нормальных, в отношении указанных признаков, родителей родился сын с признаком раннего облысения. Введите буквенные обозначения и определите генотип указанных лиц.

Использованные и рекомендованные источники

Учебники и учебные пособия

1. Биология в 2 ч. Часть 1: учебник для вузов / В.Н. Ярыгин [и др.]; под редакцией В.Н. Ярыгина, И.Н. Волкова. – 7-е изд., перераб. и доп. – Москва: Юрайт, 2022. – 427 с.

2. Дмитричева Л.Е., Глушковская Н.Б. Практикум по анатомии и гистологии организмов. Санкт-Петербург: РГГМУ, 2022. – 132 с.

3. Зеленева Ю.В., Баукенова Э.А. Биология: рекомендации к лекционным занятиям: учебное пособие: в 2 ч. – Тамбов: Принт-Сервис, 2015. – Ч. I. – 151 с.

4. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции: учебник для студентов высших учебных заведений. – 3-е издание, перераб. и доп. – СПб.: Изд-во Н-Л, 2015. – 720 с.

5. Ленченко Е.М. Цитология, гистология и эмбриология: учебник для вузов. – 2-е изд., испр. и доп. – Москва: Юрайт, 2022. – 347 с.

6. Обухов Д.К., Кириленкова В.Н. Биология: клетки и ткани: учебное пособие для среднего профессионального образования. – 3-е изд., перераб. и доп. – Москва: Юрайт, 2022. – 358 с.

7. Юдакова О.И. Биология: выдающиеся ученые: учебное пособие для среднего профессионального образования. – 2-е изд. – Москва: Юрайт, 2022. – 264 с.

Интернет-источники

1. МегаОбучалка. URL: <https://megaobuchalka.ru> (дата обращения: 03.08.2022).

2. Введение. Организация жизни на Земле. Место человека в природе. Биологические предпосылки его жизнедеятельности – презентация онлайн. URL: <https://ppt-online.org/412498> (дата обращения: 03.08.2022).

10. Строение и функции биологических мембран. URL: <https://medrox.ru/raznoe/funkcii-biologicheskikh-membran-tablica.html> (дата обращения: 03.08.2022).

11. Биология как наука, ее достижения, методы познания живой природы. Роль биологии в формировании современной естественнонаучной картины мира. URL: https://examer.ru/oge_po_biolologii/teoriya/biologicheskij_tekst_propushhennye_terminy_i_ponyatiya_iz_chisla_predlozhennyh (дата обращения: 03.08.2022).

12. Мир бактерий. Микробиология простым языком. URL: <https://dmnesterov.ru> (дата обращения: 03.08.2022).

Содержание

Тема 1. Биология как наука. Жизнь, её свойства и уровни организации живой природы. Биология клетки	3
1.1. Предмет и методы биологии	3
1.2. Основы цитологии. История изучения клетки.	
Клеточная теория	7
1.3. Вирусы – неклеточная форма жизни.	9
1.4. Прокариотическая клетка.	11
1.5. Сравнительная характеристика строения и функций эукариотических клеток: животной, растительной, грибной	13
Контроль уровня знаний	18
Тема 2. Химическая организация клетки	22
2.1. Элементный химический состав клетки.	22
2.2. Неорганические компоненты: вода и минеральные соли.	
Свойства и функции	23
2.3. Органические соединения: углеводы, липиды, белки.	25
Контроль уровня знаний	33
Тема 3. Нуклеиновые кислоты. Синтез ДНК, РНК и белков	35
3.1. Органические соединения клетки: нуклеиновые кислоты, АТФ	35
3.2. Генетический код. Свойства генетического кода.	43
3.3. Реакции матричного синтеза. Репликация.	
Транскрипция. Трансляция	45
Контроль уровня знаний	51
Тема 4. Обмен веществ и превращение энергии	54
4.1. Типы питания живых организмов.	54
4.2. Понятие о метаболизме	56
4.3. Энергетический обмен	57
4.4. Пластический обмен. Фотосинтез.	61
4.5. Хемосинтез	64
Контроль уровня знаний	64
Тема 5. Деление клеток. Размножение. Гаметогенез	69
5.1. Размножение организмов. Половой диморфизм	69
5.2. Клеточный цикл. Интерфаза	73
5.3. Митоз. Амитоз. Эндомитоз	74

5.4. Мейоз	77
5.5. Гаметогенез у животных и человека	80
Контроль уровня знаний	83
Тема 6. Основные понятия генетики. Законы	
Г. Менделя	85
6.1. Методы генетики.	87
6.2. Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Г. Менделя	89
6.3. Закон расщепления, или второй закон Г. Менделя	90
6.5. Закон чистоты гамет	92
6.6. Цитологические основы первого и второго законов Г. Менделя	93
6.7. Закон независимого комбинирования (наследования) признаков, или третий закон Г. Менделя	94
6.8. Цитологические основы третьего закона Менделя	96
6.9. Взаимодействие аллельных генов	96
Контроль уровня знаний	98
Тема 7. Сцепление генов. Закон Томаса Моргана.	
Сцепленное с полом наследование	100
7.1. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности. Кроссинговер	101
7.2. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом.	106
7.3. Наследование, сцепленное с полом.	108
7.4. Цитоплазматическая (нехромосомная) наследственность	111
Контроль уровня знаний	112
Использованные и рекомендованные источники	115

Учебное издание

Зеленева Ю.В.,
Глушковская Н.Б.,
Дмитричева Л.Е.

БИОЛОГИЯ

ЧАСТЬ I

Начальник РИО А.В. Ляхтейнен
Редактор Л.Ю. Кладова
Верстка М.В. Ивановой

Подписано в печать 12.12.2022. Формат 60×90 $\frac{1}{16}$. Гарнитура Times New Roman.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 7,5. Тираж 10 экз. Заказ № 1314.
РГГМУ, 192007, Санкт-Петербург, Воронежская ул., 79.
