

Н.В. Криничная, О.Н. Курдюкова

Общая биология

Учебное пособие

для студентов очной и заочной форм обучения
по специальности 06.03.01 «Биология»



**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
ЛУГАНСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ
ГОУ ВПО ЛНР «ЛУГАНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ ТАРАСА ШЕВЧЕНКО»**

Н.В. Криничная, О.Н. Курдюкова

Общая биология

Учебное пособие

для студентов очной и заочной форм обучения
по направлению подготовки 06.03.01 «Биология»


Луганск
2018

ББК 28.Оя73
УДК 57 (076)
К 82

Рецензенты:

- Кирничёв И.В.** – профессор кафедры биологии растений ГОУ ЛНР «Луганский национальный аграрный университет», доктор сельскохозяйственных наук, профессор;
- Жолудева И.Д.** – и.о. заведующего кафедрой садово-паркового хозяйства и экологии ГОУ ВПО ЛНР «Луганский национальный университет имени Тараса Шевченко», кандидат биологических наук, доцент;
- Косогова Т.М.** – доцент кафедры садово-паркового хозяйства и экологии ГОУ ВПО ЛНР «Луганский национальный университет имени Тараса Шевченко», кандидат биологических наук, доцент.

Криничная Н.В.

К 82 **Общая биология** : учебное пособие / Н.В. Криничная, О.Н. Курдюкова; ГОУ ВПО ЛНР «Луганский национальный университет имени Тараса Шевченко». – Луганск : Книта, 2018. – 132 с.

В учебном пособии по дисциплине «Общая биология» систематизируются современные сведения, входящие в курс общей биологии. Каждый раздел содержит обязательный для изучения основной материал. В учебном пособии освещены основные свойства жизни и эволюционные процессы последовательно на молекулярно-генетическом, онтогенетическом, популяционно-видовом и биогеоэкологическом уровнях организации. Изложены особенности проявления общебиологических закономерностей в онтогенезе. Учебное пособие отражает современные достижения биологической науки, играющие большую роль в обосновании места и роли биологических знаний в жизни человека.

Учебное пособие предназначено для студентов очной и заочной форм обучения по направлению подготовки 06.03.01 «Биология».

ББК 28.Оя73
УДК 57 (076)

Рекомендовано Учебно-методическим советом Луганского национального университета имени Тараса Шевченко в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению подготовки 06.03.01 «Биология»

(протокол № 3 от 9.10.2018 г.)

© Криничная Н.В., 2018
© ГОУ ВПО ЛНР «Луганский национальный университет имени Тараса Шевченко», 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
РАЗДЕЛ 1. БИОХИМИЯ	11
Тема 1.1. Химическая организация клетки	11
Тема 1.2. Обмен веществ	18
РАЗДЕЛ 2. ЦИТОЛОГИЯ	22
Тема 2.1. Строение клетки	22
Тема 2.2. Деление клетки	29
РАЗДЕЛ 3. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ	34
Тема 3.1. Синтез белка. Регуляция биосинтеза белка	34
Тема 3.2. Типы питания живых организмов	37
РАЗДЕЛ 4. ЭМБРИОЛОГИЯ	41
Тема 4.1. Индивидуальное развитие организма	41
РАЗДЕЛ 5. ВИРУСЫ	44
РАЗДЕЛ 6. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ	46
Тема 6.1. Введение в эволюционное учение. Эволюция биосферы	46
Тема 6.2. Развитие органического мира	52
Тема 6.3. Происхождение жизни	57
Тема 6.4. Микроэволюция и макроэволюция	63
Тема 6.5. Эволюция и генетика	66
Тема 6.6. Доказательства эволюции	70
Тема 6.7. Темпы эволюции и факторы её определяющие	73
Тема 6.8. Дивергенция. Конвергенция. Параллелизм	83

Тема 6.9. Возникновение адаптаций в результате естественного отбора	91
РАЗДЕЛ 7. ГЕНЕТИКА	94
Тема 7.1. Этапы развития генетики	94
Тема 7.2. Генетический код. Свойство генетического кода	97
Тема 7.3. Скрещивание. Цитологическое основы моногибридного скрещивания	99
РАЗДЕЛ 8. РАСЧЁТНЫЕ ЗАДАНИЯ И СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ	101
8.1. Генетика	101
8.2. Теория эволюции	112
Темы рефератов	114
Словарь терминов	115
Список рекомендованной литературы	126
Заключение	129
Приложения	130

ВВЕДЕНИЕ

Биология (греч. *Bios* – жизнь, *logos* – учение, наука) – наука о живой природе. Термин «биология» впервые был предложен в 1802 г. французским натуралистом Ж.Б. Ламарком и независимо от него немецким ботаником Г.Р. Тревиранусом. Предметом исследования биологии является многообразие ныне существующих и вымерших организмов, их происхождение, эволюция, распространение, строение, функционирование и индивидуальное развитие, связи друг с другом и с окружающей их неживой природой. Биология рассматривает общие и частные закономерности, присущие жизни во всех ее проявлениях и свойствах (обмен веществ, размножение, наследственность, изменчивость, приспособляемость, рост, развитие, раздражимость, подвижность).

Биология подразделяется на ряд самостоятельных наук и направлений в зависимости от изучаемых объектов, уровней организации живого, методов исследования, практического использования биологических знаний. Планированием количественных биологических экспериментов и обработкой результатов методами математической статистики занимается *биометрия*, являющаяся также одним из важнейших разделов биологии.

Органический мир не остается неизменным. Со времени появления жизни на Земле он непрерывно развивается в силу естественных материальных причин. Познание законов исторического развития (эволюции) органического мира – **одна из центральных задач общей биологии.**

Биология изучает все многообразие жизни на Земле, различные ее уровни организации: организменный, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Исследование организмов растений, животных, грибов, микробов позволяет выявить особенности их строения, химического состава клетки, установить присущие им процессы жизнедеятельности.

Во всем огромном многообразии мира растений, животных, грибов и микроорганизмов обнаружено единство их строения. Оно заключается в том, что в основе строения почти всех

организмов лежит биологическая структурная единица – **клетка**. Единство строения и жизнедеятельность клеток различных организмов – одна из важных общебиологических закономерностей, указывающих на общность происхождения органического мира. Изучение структуры и функции клетки – **важная задача общей биологии**. При изучении клетки особый интерес и значение представляет ее размножение, обеспечивающее материальную преемственность жизни.

Каждый организм тесно связан с окружающей его средой. Между организмом и средой осуществляется непрерывный обмен веществ и энергии. При этом организмы обнаруживают замечательную способность к саморегуляции. Это выражается в том, что организм, пока он жив, сохраняет свое строение, химический состав, физические свойства. Хорошо известно, например, что температура тела теплокровных животных независимо от изменений температуры окружающей среды остается постоянной. Амебы, живущие в пресной воде, сохраняют постоянными физические свойства цитоплазмы, состав солей, осмотическое давление внутри клеток. Они регулируют обмен веществ и энергии, сохраняя свою целостность. Вопрос о механизмах саморегуляции организмов представляет собой одну из проблем общей биологии.

За последние годы особенно бурно развивается отрасль науки, пограничная между биологией, химией и физикой, получившая название **молекулярной биологии**. **Задача молекулярной биологии** – изучение основных жизненных явлений (обмен веществ, наследственность, раздражимость) на уровне молекул, слагающих клетку. Молекулярная биология раскрывает широкие перспективы в управлении человеком жизненными процессами. Огромных успехов добилась **генетика** – наука об изменчивости и наследственности организмов, широко использующая методы молекулярной биологии не только в области теории, но и в практике. Генетика служит основой селекции, задача которой – улучшение существующих и создание новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

Перед генетикой открываются широкие перспективы по переделке на пользу человека наследственной природы различ-

ных организмов – микроорганизмов, растений, животных, используемых в медицине и народном хозяйстве.

На Земле обнаружено свыше 2 млн. видов растений, животных, грибов. **Биология** исследует закономерности распространения видов, приспособленность их к среде обитания, разнообразные связи между ними. Она изучает также структурную единицу вида — популяцию: ее численность, возрастной состав, связи между популяциями.

Популяции разных видов, всегда связанные с факторами внешней среды, входят в состав природных комплексов (пруд, лес, луг и т.п.). Каждый из таких комплексов, называемых биогеоценозами, складывается из определенных видов растений, животных, микроорганизмов. Изучением таких комплексов наряду с другими биологическими науками занимается экология – один из разделов общей биологии.

Вся система биогеоценозов образует своеобразную оболочку, населенную жизнью – **биосферу**. Ей принадлежит важная роль в формировании лика Земли, образовании горных пород, атмосферы, гидросферы. Достаточно указать, например, что наличие в воздушной оболочке Земли свободного кислорода всецело связано с жизнедеятельностью зеленых растений, выделяющих его в процессе фотосинтеза. Наличие свободного кислорода делает возможным существование современных животных и растений. Таким образом, общая биология изучает живую природу на всех уровнях ее организации – от организменного до биосферного.

Общие биологические проблемы

Общая биология – это комплексная наука о наиболее общих биологических закономерностях и теориях. Ф. Энгельс писал: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является обмен веществ с окружающей природой».

Критерии живого:

- 1) обмен веществ;
- 2) высокоупорядоченное строение;

- 3) активно реагируют на окружающую среду;
- 4) развиваются;
- 5) размножаются;
- 6) адаптированы к окружающей среде;
- 7) живые организмы обладают генетическим материалом, который передают потомкам.

Живые организмы обладают рядом признаков, отсутствующих у большинства неживых тел, но среди них нет ни одного такого, который бы был присущ только живому. Единственный способ описать жизнь – перечислить основные свойства живого.

Важнейшие биологические проблемы:

- 1) изучение структуры и функции клетки, как единицы живого (цитология);
- 2) изучение основных жизненных явлений на уровне молекул (молекулярная биология);
- 3) изучение изменчивости и наследственности организма (генетика);
- 4) познание законов исторического развития органического мира (эволюционное учение);
- 5) изучение взаимосвязей живых организмов со средой обитания (экология).

Уровни организации и изучение жизни:

- 1) молекулярный уровень (белки, НК);
- 2) клеточный уровень;
- 3) организменный уровень;
- 4) популяционно-видовой;
- 5) биогеоценотический. Популяции разных видов входят в состав природных комплексов (лес, луг, степь, пруд). Каждый из таких комплексов называется биогеоценозом;
- 6) биосферный. Вся совокупность биогеоценозов образует своеобразную оболочку, населенную жизнью – биосферой.

Общая биология изучает живую природу на всех уровнях ее организации – от молекулярного до биосферного.

Значение биологии:

1. *Для сельского хозяйства.* Изучение биологических закономерностей позволяет: 1) находить и применять наиболее рентабельные севообороты и посевные смеси; 2) осуществлять правильное районирование сортов растений и пород животных; 3) устанавливать оптимальные сроки охоты, регулировать лов рыбы; 4) выбирать эффективные методы борьбы с вредными насекомыми и возбудителями болезней; 5) создавать новые более продуктивные породы и сорта; 6) акклиматизировать растения и животных.

2. *Для промышленности.* **Бионика** – это наука, которая изучает строение и функционирование живых организмов с целью использования этих знаний для создания приборов, механизмов, машин.

3. *Для медицины:* 1) изучение наследственности человека позволяет бороться с наследственными болезнями; 2) одержать победу над раком и СПИДом можно только при помощи глубоких биологических знаний, которые раскрывают сущность процессов происходящих в больных клетках; 3) создание новых лекарственных препаратов.

4. *Для охраны природы:* 1) изучение биологических закономерностей позволяет определять последствия влияния человека на природу (распашка земель, рубка леса, осушение болот); 2) для сохранения исчезающих видов растений и животных необходимо изучение их биологических особенностей и условий существования.

Методы изучения клетки:

1) метод фиксации тканей. Фиксаторами являются различные растворы (спирт, формалин), под действием которых прекращаются химические процессы и сохраняются структуры клетки;

2) последовательное центрифугирования. Выделение отдельных органоидов клетки;

3) метод меченых атомов. Чтобы проследить за превращением какого-либо вещества в клетке, один из атомов в нем заменяют на радиоактивный изотоп;

4) метод культуры тканей. Кусочки тканей растений и животных помещают в питательную среду;

5) метод микрохирургии клетки. Извлечение из клетки ядра;

6) световая микроскопия. Разрешающая способность светового микроскопа ограничивается длиной световой волны. Наименьшая из волн = 200 Нм. 1 Мкм – один микрометр, 1 Мкм = 10^{-6} м. 1 Нм – один нанометр, 1 Нм = 10^{-9} м;

7) электронная микроскопия: а) сканирующий микроскоп;
б) трансмиссионный.

РАЗДЕЛ 1. БИОХИМИЯ

Тема 1.1. Химическая организация клетки

Неорганические вещества клетки

Макроэлементы: *O, C, H, Na, I, Fe, Cl, S, K* (от 65% до 0,001%). Микроэлементы: *Cu, Mn, Co, Al, Mo* (от 0,001 до 0,000001%). Ультромикроэлементы: уран, радий, золото, ртуть, углерод, цезий (концентрация <0,000001%). Органогенные элементы: кислород, углерод, водород, азот.

Вода. Биологическая роль воды

Вода определяет физические свойства клетки, ее объем упругость. Велико значение воды в образовании структуры молекул органических веществ. Значение воды как растворителя: многие вещества поступают в клетку из внешней среды в водном растворе и в водном же растворе отработанные продукты выводятся из клетки. Наконец вода является непосредственным участником многих химических реакций (расщепление белков, углеводов, жиров и др.). Вода составляет почти 80% массы клетки.

Является:

- 1) источником кислорода при фотосинтезе;
- 2) участвует в терморегуляции клеток и организмов.

Физические свойства воды:

- 1) молекула воды полярна;
- 2) вода обладает хорошей теплопроводностью;
- 3) имеет минимальную плотность при +4°C.

Клеточная теория:

1665 г. – англичанин Р. Гук, применил термин «клетка».

1838 г. – сформулирована клеточная теория М. Шлейден и Т. Шванном.

Теория:

1) клетки – основные элементы жизни, мельчайшие частицы, которые еще можно назвать живыми.

2) все организмы состоят из одной или нескольких клеток.

В 1855 г. Рудольф Вихров добавил еще одно утверждение.

3) все клетки образуются в результате деления других клеток.

Карл Бер открыл яйцеклетку млекопитающих.

Современная формулировка клеточной теории:

1) клетка – основная единица строения и развития всех живых организмов. Наименьшая единица живого.

2) клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны по своему строению, ассимиляционному составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.

3) размножение клеток происходит путем их деления. И каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки.

4) в сложных многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемым ими функциям и образуют ткани; из тканей состоят органы, которые тесно связаны между собой и подчинены нервным и гуморальным системам регуляции.

Минеральные соли

Катионы: натрий, калий – способствуют проведению веществ через клеточную мембрану; кальций – входит в состав крови, способствует ее свертыванию, входит в состав костей, стимулирует мышечное сокращение; железо – входит в состав гемоглобина; кобальт – входит в состав В₁₂; цинк – входит в состав инсулина; йод – входит в состав гормона щитовидной железы.

Органические вещества клетки

1) *липиды* – это низкомолекулярные вещества с гидрофобными свойствами. Липиды: а) жиры – состоят из глицерина и жирных кислот; б) липоиды – жироподобные вещества в состав которых входит Н₂Р_О₃.

Функции жиров:

1) строительная. Входят в состав мембран, обеспечивая их полупроницаемость;

2) энергетическая. При расщеплении 1 г жира – 38,9 кДж (до СО₂ и воды);

3) теплорегуляционная;

4) источник воды в животных организмах;

5) жиры – главная форма хранения энергии, т.к. они могут храниться в концентрированном виде, без воды.

2) **углеводы** – биологические полимеры, мономером является глюкоза. Углеводы: а) моносахариды: глюкоза (виноградный сахар), фруктоза (плодовый сахар), галактоза, рибоза, дезоксирибоза; б) дисахариды: сахароза (свекловичный сахар), мальтоза (молочный сахар); в) полисахариды: инулин, пектины, крахмал, клетчатка, хитин, гликоген.

Функции углеводов:

- 1) энергетическая 1 г – 17,6 кДж.
- 2) строительная. Входит в состав мембран и оболочек.
- 3) запасующая (гликоген, крахмал).
- 4) рибоза и дезоксирибоза входят в состав НК.

3) **белки**. Составляют 50–80% всех органических веществ в клетке. Белки – непериодические полимеры (полиэтелен). а) $A - A_8 - A_3 - A_5 - A_1 - \dots$ – непериодические полимеры. Мономерами белков являются аминокислоты. **Пептидная связь** – это связь между двумя аминокислотами, возникающая при взаимодействии карбоксильной группы одной аминокислоты и аминогруппы другой аминокислоты. **Пептид** – это соединение аминокислот. **Белки** – полипептиды. Простые белки: при расщеплении разлагаются только на аминокислоты. Сложные белки: при расщеплении кроме аминокислот образуют вещества небелковой природы (нуклеопротеиды, гликопротеиды).

Пространственная структура белков:

1) первичная структура белка – это последовательность аминокислот;

2) вторичная структура – это спираль, поддерживаемая водородными связями;

3) третичная структура – пространственная конфигурация белка, специфичная для каждого белка, она поддерживается: а) ионными связями между «+» и «-» заряженными боковыми группами аминокислотами; б) ковалентными связями между атомами серы; в) гидрофобными связями;

4) четвертичная структура – у некоторых белков (гемоглобин) пространственная структура состоит из нескольких полипептидных цепей.

Денатурация – процесс разрушения нативной (природной) структуры белка. Полная: необратимая (всех структур). Частичная: обратимая (первичная структура сохраняется). **Ренатурация** – восстановление пространственной структуры белка (табл.1.1.1).

Таблица 1.1.1

Функции белков

№ п/п	Функции белков	Примеры белков, выполняющих функции
1	Строительная	Белки, входящие в состав всех мембранных структур
2	Каталитическая	Фермент каталаза – ускоряет распад перекиси водорода; фермент амилаза – ускоряет расщепление крахмала до глюкозы.
3	Сигнальная	Мембранные белки, обеспечивающие прием сигналов и передачу команд в клетку
4	Двигательная	Актин, миозин – белки, обеспечивающие мышечное сокращение
5	Транспортная	Гемоглобин транспортирует сывороточный альбумин, переносит молекулы жирных кислот.
6	Защитная	Антитела, вырабатываемые при проникновении в организм чужеродных белков.
7	Энергетическая	1 г – 17,6 кДж
8	Механическая	Кератин – главный компонент волос, ногтей, рогов, копыт, коллаген – главный компонент сухожилий, связок, хряща.

Ферменты

Молекулы одних ферментов состоят только из белков, других из двух частей. Апофермент (белковая часть) + кофермент (небелковая). Коферментами могут быть разные химические вещества в том числе и витамины. Ферменты: амилазы, липазы, пептидазы. **Активный центр фермента** – участок, обеспечивающий его каталитическую активность. Активность

фермента зависит от различных факторов: температура, кислотность. Большинство ферментов работают в нейтральной среде (НО! Пепсин, амилаза активны в слабощелочной среде).

Азотистые основания:

1) пуриновые – аденин *A*, гауанин *G*; 2) пиримидиновые – тимин *T*, цитозин *C*, урацил *U*.

ДНК

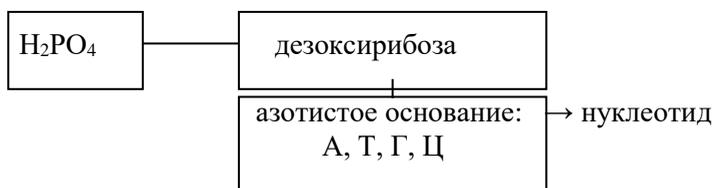
Схематическое изображение структуры нуклеотида ДНК:

Адениловый – аденин

Гуаниловый – гуанин

Тимидиловый – тимин

Цитодиловый – цитозин.



Длина одного нуклеотида – 0,34 Нм. Молекулярная масса 345. Когда нуклеотиды полимеризуются, фосфатная группа одного нуклеотида связывается с углеводом другого ковалентной связью, при этом образуется длинная цепь из чередующихся остатков углевода и фосфора, или так называемый сахаро-фосфатный остов. ДНК представляет собой двойную полинуклеотидную цепь свернутую правозакрученной спиралью. На одном витке – 10 нуклеотидов.

Правило Чаргаффа: суммарное количество пуриновых оснований равно сумме пиримидиновых оснований $A = T$, $G \equiv C$.

Принцип комплементарности: цепи молекулы ДНК соединяются друг с другом по принципу комплементарности. Комплементарные основания $A = T$, $G \equiv C$ соответствуют друг другу по химическому строению и пространственной структуре и подходят друг другу как ключ к замку.

Пространственная структура ДНК

ДНК – двойная полинуклеотидная цепь, свернутая правозакрученной спиралью. Основу цепи составляют два сахаро-фосфатных остова, они соединятся друг с другом комплементарными азотистыми основаниями. Сахаро-фосфатный остов поддерживается прочными ковалентными связями, между азотистыми основаниями связи водородные, причем между А и Т связь двойная, а между Г и Ц – тройная. Ширина цепи 2 нм, а длина может достигать тысяч нм.

Самоудвоение ДНК, или репликация:

Репликация происходит при помощи ферментов. Цепи ДНК отдаляются друг от друга и каждая служит матрицей для построения комплементарной цепи. Репликация – это реакция матричного синтеза.

1953 г. – американские ученые Уотсон и Крик, работая совместно, открыли пространственную структуру ДНК (удостоены Нобелевской премии).

ДНК и РНК – биологические полимеры. Мономерами являются нуклеотиды.

РНК

РНК – одинарная полинуклеотидная цепочка (табл.1.1.2).

Таблица 1.1.2

Состав молекулы РНК

<i>Основания</i>	<i>Нуклеотиды</i>	<i>Углевод</i>
аденин, урацил, гуанин, цитозин	аделиловый, уридиновый, гуаниловый, цитидиновый	рибоза

Виды РНК:

- 1) транспортная РНК (т-РНК);
- 2) информационная РНК (и-РНК);
- 3) рибосомальная РНК (р-РНК);
- 4) митохондриальная РНК (м-РНК).

Транскрипция (переписывание) – синтез и-РНК на ДНК (происходит в ядре) (табл.1.1.3).

Таблица 1.1.3

Характерные признаки молекул ДНК и РНК

<i>№ n/n</i>	<i>Признаки</i>	<i>ДНК</i>	<i>РНК</i>
1	Местонахождение в клетке	В ядре, также в митохондриях и хлоропластах	В ядре, цитоплазме, митохондриях, хлоропластах
2	Местонахождение в ядре	Хромосомы	Ядрышко
3	Строение макромолекулы	Двойная спирально скрученная полинуклеотидная цепь	Одинарная полинуклеотидная цепь
4	Мономеры	Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды
5	Состав нуклеотида	Дезоксирибоза, А, Т, Г, Ц, остаток фосфорной кислоты	Рибоза, А, У, Г, Ц
6	Типы нуклеотидов	Адениловый	
7	Свойства	Способна к самоудвоению (репликация), стабильна	Не способна к самоудвоению, лабильна
8	Функции	Химическая основа для хромосомного генетического материала (гена), синтез РНК	1) и-РНК передает наследственную информацию о структуре белка (от хромосом к рибосомам); 2) т-РНК транспортирует аминокислоты; 3) р-РНК входит в состав рибосом, участвует в синтезе белка.

Тема 1.2. Обмен веществ

Пластический обмен (ассимиляция) – это совокупность реакций синтеза, происходящего в клетке. **Энергетический обмен (диссимиляция)** – это совокупность реакций распада в клетке.

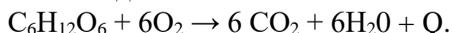
Обмен веществ (метаболизм) – это совокупность всех химических изменений и всех видов превращений вещества и энергии в организмах. Обеспечивает развитие, жизнедеятельность и самовоспроизведение организмов, их связь с окружающей средой и приспособление к изменениям окружающей среды.

Энергетический обмен

Растения за счет энергии синтезируют органические соединения (белков, жиров, углеводов). Животные, поедая растительную или животную пищу, получают готовые органические вещества. И животные растения имеют в своих клетках органоиды, которых энергия органических веществ превращает в энергию АТФ. Эти органоиды – митохондрии. Для животных это единственный способ получения энергии, для растений он необходим, когда наступает темнота и они используют запасы органического вещества, созданные ими на свету. Известно, что при горении органических веществ, состоящих из *C*, *H* и *O* образуются углекислый газ, вода и выделяется тепло. В живых клетках также идет окисление органического вещества и выделяются углекислый газ и вода. Однако биологическое окисление имеет коренные отличия от горения:

- 1) если при горении энергия выделяется бурно, то при биологическом окислении ступенчато, небольшими порциями;
- 2) при горении почти вся энергия выделяется в виде тепла, при окислении около 50% энергии превращается в энергию химических связей, остальные 50% выделяются также в виде тепла.

Итог окисления глюкозы при горении и при биологическом окислении одинаков:



Однако в клетке энергия освобождается ступенчато, она превращается не только в тепловую, но и в химическую и это происходит с помощью ферментных систем.

Этапы энергетического обмена:

1-й – подготовительный (происходит в органах пищеварения). Суть его в том, что сложные органические вещества под действием пищеварительных ферментов, расщепляются на простые, при этом выделяется только тепловая энергия. Белки → аминокислоты (желудок) (под действием пепсина), углеводы → глюкозы (ротовая полость); липиды → глицерин + жирные кислоты (кишечник);

2-й – бескислородный (гликолиз). Происходит в цитоплазме клеток, с мембранами не связан. В нем участвуют ферменты. Расщеплению подвергается глюкоза;

3-й – кислородный (гидролиз). Происходит только на мембранах митохондрий. В нем участвуют ферменты. Расщеплению подвергаются молочные и пировиноградная кислоты. В результате расщепления одной молекулы глюкозы образуются 38 молекул АТФ. Из них 2 молекулы образуются при гликолизе, 36 – при гидролизе.

Гликолиз – это процесс превращения глюкозы до пировиноградной кислоты, а затем до молочной, масляной или до этилового спирта. Переносчиками электронов и протонов в этих окислительно-восстановительных реакциях являются *НАД* и *НАД·Н*. (*НАД* – никотинамидадениндинуклеотид). *НАД* – сложное органическое вещество (кофермент), участвует в ферментативных реакциях окисления. Принимает водород и электроны от окисляемых веществ. *НАД·Н* – это восстановленная форма *НАД*, способная переносить протоны и электроны на другие вещества. Суммарное уравнение гликолиза:



глюкоза пировиноградная кислота

В анаэробных (бескислородных) условиях образуются пировиноградная кислота с участием *НАД·Н*. Восстанавливается, превращаясь в зависимости от типа клетки в разные продукты. В частности в мышечных клетках и в

молочнокислых бактериях она превращается до молочной кислоты: $C_3H_4O_3 + 2 НАД \cdot H \rightarrow C_3H_6O_3$ (молочная кислота) + 2 НАД. В клетках дрожжей она распадается на углекислый газ и уксусный альдегид. Альдегид при участии НАД·Н восстанавливается до этилового спирта. Энергия, выделяемая при расщеплении одной молекулы глюкозы, запасается всего лишь в двух молекулах АТФ.

Гидролиз. Окисляется фосфорилированием. Энергия используется при синтезе АТФ, это электрохимическая энергия. Она будет накапливаться, если противоположно заряженные частицы разделены барьером, который не дает им сойтись. Эту энергию можно заставить производить работу, дав возможность частицам проходить сквозь барьер. Барьером митохондриям служит внутренняя мембрана. Роль горючего выполняют атомы водорода, разделившиеся на простые и сложные. Пировиноградная кислота поступает внутрь митохондрий. На внутренней мембране митохондрий располагаются ферменты, участвующие в ее расщеплении. Эти ферменты составляют цикл, который назван по имени ученого, описавшего его – **циклом Кребса** (1953г., Нобелевская премия), или **циклом трикарбоновых кислот**. Ферменты цикла Кребса окисляют пировиноградную кислоту до углекислого газа. При этом за счет энергии ее окисления восстанавливаются молекулы переносчиков НАД⁺ до НАД·Н и ФАД до ФАД·Н₂ (ФАД – флавинаденинуклеотид). Образовавшиеся НАД·Н и ФАД·Н₂ передают свои атомы водорода в цепь переноса электронов, которая располагается во внутренней мембране митохондрий. Цепь переноса митохондрий разделяет атомы водорода на электроны и протоны и перекачивает протоны в *Н⁺-резервуар*. *Н⁺-резервуар* доставляет энергию для синтеза АТФ. Электроны соединяются с атомами кислорода и другими атомами водорода в результате образуется вода. Протоны движутся по каналам в мембране и их энергия используется для синтеза АТФ. Этот синтез происходит при помощи фермента АТФ-азы. Присоединения остатка фосфорной кислоты к АДФ называется **фосфорилированием**. Оно происходит только при помощи кислорода, поэтому весь процесс называется **окислительным**

фосфорилированием. Когда нам приходится интенсивно поработать, мы испытываем отдышку – нехватку кислорода. При этом клетки переходят на бескислородный режим работы. Глюкоза расщепляется до пировиноградной кислоты, восстанавливается до молочной кислоты, которая накапливается в мышцах. Окисление ее в цикле Кребса не происходит и цепь переноса электронов при это не работает. Гликолиз малоэффективен энергетически, но очень важен в периоды физического напряжения при нехватке кислорода. Жиры и белки также способны окисляться в цикле Кребса, т.к. глицерин и многие аминокислоты могут превращаться в пировиноградную кислоту и др. компоненты цикла Кребса. Таким образом, цикл Кребса является единым энергетическим «каналом», в котором сгорают и белки, и жиры, и углеводы.

РАЗДЕЛ 2. ЦИТОЛОГИЯ

Тема 2.1. Строение клетки

Организмы: одноклеточные (хламидомонада), колониальные (вольвакс), многоклеточные. Колониальные организмы имеют неспециализированные клетки, одинаковые по строению и функциям. Организмы: доядерные (прокариотические) (бактерии, с/з водоросли), ядерные (эукариотические).

История открытия строения клеточной мембраны

В начале века Овертон обнаружил, что скорость проникновения веществ в клетки прямо пропорционально растворенным липидам. Овертон предположил, что мембраны содержат большое количество липидов: вещества растворяются в них и проходят сквозь мембрану. В 1925 г. Гортер и Грендел выделили из клеточной мембраны эритроцитов липиды. Полученные липиды они распределили по водной поверхности слоем толщиной в одну молекулу. Площадь поверхности воды, покрытая липидами, оказалась в два раза больше, чем площадь исходных эритроцитов. Был сделан вывод: мембраны имеют два слоя липидных молекул. Существует несколько теорий молекулярного строения мембран. В настоящее время принята жидкостно-мозаичная модель мембраны: молекулы липидов расположены в два слоя, таким образом, что их гидрофобные концы расположены в глубине мембраны, а гидрофильные – снаружи. В мембрану вкраплены белковые молекулы, одни из них пронизывают мембрану насквозь, другие – находятся на внутренней и внешней поверхности мембраны. Модель называется жидкостно-мозаичной, т.к. она предполагает, что в мембранах имеется много белков и они не стоят на месте, а как бы плавают в жидких липидных слоях мембраны. К некоторым белкам на наружной поверхности присоединены сахара, такие белки называются гликопротеидами.

Функции клеточной мембраны:

- 1) образует барьер, отграничивающий внутреннее содержание клетки от внешней среды;
- 2) транспорт веществ;

3) соединение клеток между собой.

Поступление веществ через клеточную мембрану:

1. Пассивный транспорт. Переносчик на одной стороне мембраны соединяется с молекулой или ионом, а на другой стороне отдает их, пройдя с ними через мембрану. Клетка не расходует на это никакой энергии, т.к. перенос происходит по градиенту концентрации. Например: так поступает глюкоза в клетки мышц, печени, эритроцитов.

2. Активный транспорт. Осуществляется также при помощи белков-переносчиков, но перемещение веществ происходит против градиентов их концентрации, при этом клетка затрачивает энергию *АТФ*. Например: Na^+/K^+ (натрий-калиевый насос). Откачивает ионы натрия и накачивает ионы калия.

3. Вода проходит сквозь клеточную мембрану путем осмоса (**осмос** – это односторонняя диффузия растворителя через полупроницаемую мембрану, отделяющую раствор от чистого растворителя или от раствора с меньшей концентрацией. Обусловлен стремлением системы к выравниваю концентрации).

Осмос происходит по градиенту концентрации через особые поры в мембране. Зависит от:

- 1) концентрации раствора по обе стороны мембраны;
- 2) давления, создаваемого каждым раствором.

При прочих равных условиях вода стремится переходить через мембрану от менее концентрированного раствора к более концентрированному. Однако при этом, в какой-то момент вода, поступившая в более концентрированный раствор может развить такое давление, что оно будет вытеснять ее наружу с такой же скоростью с какой она поступает внутрь. Не обладая способностью накачивать и откачивать воду непосредственно, клетка регулирует приток и отток воды, применяя концентрацию растворимых в ней веществ. Чтобы поглотить больше воды, клетка поглощает больше ионов солей или глюкозы. Концентрация повышается, и вода поступает в клетки по законам осмоса. Каждый раствор характеризуется осмотическим давлением. Оно равно внешнему избыточному давлению, которое нужно приложить, чтобы прекратить осмос. ***Гипертонический***

раствор – это раствор, осмотическое давление которого выше, чем внутри клетки. **Гипотонический** – это раствор, осмотическое давление которого ниже, чем внутри клетки. **Изотонический, или физиологический** – это раствор, осмотическое давление которого равно давлению в клетке. **Плазмолиз** – отхождение цитоплазмы от оболочки под влиянием гипертонического раствора. **Деплазмолиз** – проникновение воды в клетку и восстановление объема цитоплазмы. **Тургор** – это внутреннее гидростатическое давление живой клетки, вызывающее напряжение клеточной оболочки.

Ядро

Промежуток между двумя делениями клетки называется **интерфазой**. Ядро интерфазной клетки состоит из ядерной мембраны, ядерного сока (кариоплазмы), из ядрышка и хроматина. Хроматин – это совокупность молекул ДНК, связанных с белками-гистонами. Ядро делящейся клетки состоит из ядерной мембраны, кариоплазмы, хромосомы. Хромосомы образуются при спирализации (скручивании) хроматина (табл. 2.1.1, 2.1.2)

Таблица 2.1.1

Основные различия эукариот и прокариот

<i>№ n/n</i>	<i>Признак</i>	<i>Эукариоты</i>	<i>Прокариоты</i>
1	2	3	4
1	Клеточная стенка		Обладает значительной прочностью и состоит из углеводов
2	Ядро	Имеют ядро, ядерный сок, ядрышко, хромосомы	Не имеют ядра
3	Хромосомы	Линейные содержат белок	Кольцевые; содержат мало белка
4	Вакуоли	Маленькие у животных, большие у растений	Не имеют

Продолжение таблицы

1	2	3	4
5	ЭПС	Имеют ЭПС, образует трубочки и каналы	Не имеют ЭПС
6	Рибосомы	Имеют рибосомы, состоящие их субъединиц	Имеют рибосомы (с/з водоросли); обеспечивают синтез белка
7	Комплекс Гольджи	Имеют; состоит из трубочек и каналов	Не имеют
8	Лизосомы		
9	Митохондрии	Имеют	Не имеют

Таблица 2.1.2

Строение клетки

<i>№ n/n</i>	<i>Органойд</i>	<i>Строение</i>	<i>Функции</i>
1	2	3	4
1	Клеточная мембрана	Молекулярная структура, состоящая из белков и липидов	Отделяет содержимое клетки от внешней среды
2	Цитоплазма (гиалоплазма, плазматический комплекс)	Однородное, мелкозернистое вещество, состоящее преимущественно из белков	Связаны коллоидные свойства цитоплазмы: вязкость, сократимость, внутренне движение. Является внутренней средой клетки, местом осуществления всех химических реакций

Продолжение таблицы

1	2	3	4
3	ЭПС	Ультрамикроскопическая структура мембран, образующей трубочки и канальцы. Вся сеть объединена в единое целое с ядерной мембраной и наружной клеточной мембраной. Гранулярная ЭПС несет на себе рибосомы; гладкая – лишена их.	<p>1) обеспечивает транспорт веществ, как внутри клетки так и между соседними;</p> <p>2) делит клетку на отдельные секции – компартменты, в которых одновременно происходит множество реакций;</p> <p>3) гранулярная ЭПС участвует в синтезе белка;</p> <p>4) гладкая ЭПС участвует в синтезе углеводов и жиров</p>
4	Рибосомы	Ультрамикроскопические органоиды, шаровидной или грибовидной формы. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц. В каждой из субъединиц находится РНК и белок. Образуются ядрышками, а потом поступают в цитоплазму. Могут находиться либо в свободном состоянии, либо на каналах ЭПС. Обычно объединены в группы – полисомы.	Синтез белка

Продолжение таблицы

1	2	3	4
5	Митохондрии	Микроскопические органоиды. Имеют двух мембранное строение. Внешняя мембрана гладкая, внутренняя образует выросты – кристы. В матриксе находятся рибосомы, ДНК, РНК.	Являются дыхательным и энергетическим центром. В матриксе с помощью ферментов идет расщепление органических веществ и синтез АТФ.
6	Пластиды (органоиды только растительной клетки)		
А	Хлоропласты	Зеленые пластиды. Микроскопические органоиды чечевицеобразной формы. Имеют двух мембранное строение. Наружная – гладкая, углеводам образует выросты – тилакоиды. Различают тилакоиды стром и тилакоиды гран. В гранах находятся пигменты – хлорофилл и каротиноиды. Имеют собственные рибосомы, ДНК и РНК.	Фотосинтез, т.е. создают органические вещества из минеральных (углекислого газа и воды) при помощи хлорофилла. Могут образовываться из лейкопластов, а осенью превращаться в хромопласты.

Продолжение таблицы

1	2	3	4
Б	Лейкопласты	Микроскопические двухмембранные органоиды. Внутренняя мембрана образует два, три выроста.	Служат местом накопления запасных питательных веществ, главным образом крахмала. На свету их строение усложняется и они превращаются в хлоропласты.
В	Хромопласты	Красные, оранжевые, желтые пластиды. Микроскопические двухмембранные органоиды. Округлые, но те которые образовались из хлоропластов имеют форму кристалла.	Придает лепесткам окраску привлекательную для опылителей. В осенних листьях и зрелых плодах содержатся кристаллические каротиноиды.
7	Аппарат Гольджи	Микроскопический органоид мембранного строения. Состоит из полостей, трубочек, пузырьков.	В трубочках накапливаются продукты синтеза. Упакованные в пузырьки они поступают в цитоплазму: одни используются, другие – выводятся из клетки.

Продолжение таблицы

1	2	3	4
8	Лизосомы	Микроскопические мембранные органоиды, наполнены лизирующими (растворяющими) ферментами	1) переваривание пищи при фаго- и пиноцитозе; 2) защитная; 3) автолиз отдельных органоидов или всей клетки
9	Клеточный центр	Ультромикроскопическая структура немембранного строения. Состоит из двух центриолей. Каждая имеет вид цилиндра. Расположены перпендикулярно.	Принимает участие в делении клеток животных и низших растений
10	Вакуоль		1) регулирует осмотическое давление; 2) служит для выведения из клетки продуктов обмена.

Тема 2.2. Деление клетки

Способы деления клетки:

- 1) amitoz – прямое деление клетки;
- 2) mitoz – не прямое деление клетки.

Интерфаза – клетка растет, выполняет основные функции, удваивает хромосомы.

Фазы митоза:

- Профаза:
- 1) спирализация хромосом;
 - 2) образование веретена деления;
 - 3) растворение ядерной оболочки.

Метафаза: 1) хромосомы располагаются на экваторе клетки;
2) нити веретена деления прикрепляются к центромерам каждой хромосомы.

Анафаза: расхождение хроматид к полюсам клетки. В результате у каждого из полюсов клетки оказывается столько же хромосом, сколько было в материнской клетке, причем набор их одинаков. Каждая хромосома состоит теперь из одной хроматиды, а не из двух.

Телофаза: 1) полное разделение ядра;
2) образование ядерной оболочки;
3) деление цитоплазмы;
4) деспирализация хромосом.

Формы размножения в органическом мире

1) **бесполое размножение** – размножение, участие в котором принимает одна родительская особь, которая делится, почкуется или образует споры. А) *деление клетки* – тело делится пополам и образуются две дочерние особи, каждая из которых представляет собой целый самостоятельный организм (бактерии, с/з водоросли); б) *почкование* – небольшой участок тела родительской особи отделяется, растет и превращается в новую особь (дрожжевые организмы, гидры, гидроидные и коралловые полипы, ряд других беспозвоночных); в) *образование спор* (водоросли, некоторые грибы, папоротник); г) *вегетативное размножение* – частью тела (формы разнообразны):

- отводками (виноград, орех, слива);
- усам (земляника, лютик ползучий);
- корневыми отпрысками (лиственные, хвойные деревья, травы);
- порослью (на корнях и пнях деревьев);
- луковицами (лук, тюльпан);
- клубнями (картофель);
- черешками (деревья и кустарники).

2) **половое размножение** – участвуют две особи: мужская и женская, у каждой из них образуются половые клетки – гаметы. В организме женской особи образуются яйцеклетки, мужской особи – сперматозоиды. Его преимущество перед бесполом размножением в том, что оно создает возможность рекомбинации наследственных признаков.

Созревание половых клеток

Созревание половых клеток происходит в половых железах. *Каждая железа состоит из трех зон:*

1) зона размножения. В зоне размножения клетки оогенной и сперматогенной ткани делятся митотически, образуя ооциты и сперматоциты первого порядка, содержащие $2n$;

2) зона роста. В зоне роста сперматоциты и ооциты первого порядка увеличиваются в размерах, синтезируют ДНК и достриивают вторые хроматиды;

3) зона созревания. В зоне созревания происходит мейоз – два последовательных деления, во время которых из диплоидной клетки образуется четыре гаплоидные.

При сперматогенезе из одного сперматоцита первого порядка образуется четыре зрелых сперматозоида. При оогенезе из одного ооцита первого порядка образуется одна яйцеклетка и три направительных тельца. Все этапы сперматогенеза у мужчин происходят в период полового созревания. У женщин размножение и рост ооцитов происходит в зародышевый период. А в период полового созревания яйцеклетки созревают.

Мейоз состоит из двух следующих друг за другом делений – редукционного и эквационного (митотического). Удвоение хромосом происходит только перед первым делением, т.е. на два деления приходится одно удвоение. В этом и состоит причина уменьшения вдвое числа хромосом в половых клетках.

Редукционное деление

В интерфазу, предшествующую этому делению, хромосомы удваиваются.

- Профаза I:
- 1) лептонема – спирализация хромосом;
 - 2) зигонема – конъюгация хромосом;
 - 3) пахинема – кроссинговер;

- 4) дипломема – постепенное отталкивание хромосом;
- 5) диакинез – биваленты располагаются на периферии ядра.

- Метафаза I: гомологичные хромосомы располагаются на экваторе клетки.
- Анафаза I: к полюсам клетки расходятся по одной из каждой пары гомологичных хромосом.
- Телофаза I: 1) образуются две клетки с гаплоидным набором хромосом – сперматоциты и ооциты первого порядка.

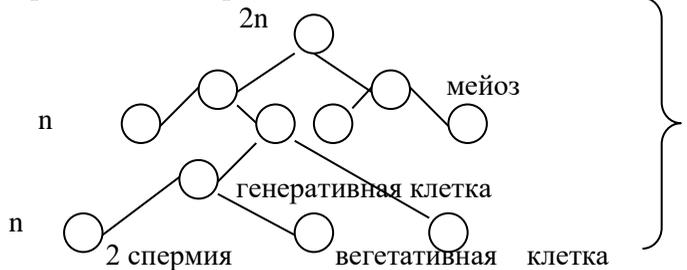
Эквационное деление

Следует непосредственно за первым, минуя интерфазу (удвоение хромосом не происходит). Проходит по типу митоза. Оба гаплоидных ядра делятся синхронно.

- Профаза II: 1) образование веретена деления;
2) разрушение ядерной оболочки.
- Метафаза II: 1) двуххроматидные хромосомы располагаются на экваторе клетки.
- Анафаза II: 1) к полюсам клетки расходятся по одной хроматиде из каждой хромосомы.
- Телофаза II: 1) образуются клетки с гаплоидным набором хромосом.

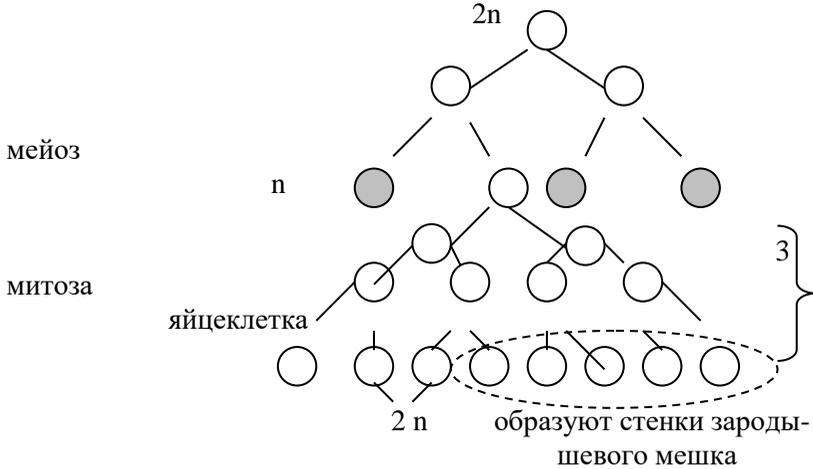
Развитие сперматозоидов

Развитие сперматозоидов (происходит в пыльниках)



Пыльцевое зерно – это вегетативная клетка + 2 спермия.

Развитие яйцеклеток (происходит в завязи)



Зародышевый мешок – это яйцеклетка + диплоидная центральная клетка.

Сущность двойного оплодотворения состоит в том, что один спермий сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, а второй – с центральной диплоидной клеткой, из которой развивается эндосперм. **Партеногенез** – развитие неоплодотворенной яйцеклетки (тли, пчелы, одуванчики, индюки).

РАЗДЕЛ 3. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

Тема 3.1. Синтез белка.

Регуляция биосинтеза белка

Реализация генетического кода в живых клетках, т.е. синтез белков, происходит при помощи двух матричных процессов:

- 1) транскрипции;
- 2) трансляции.

Транскрипция – переписывание. Первый этап реализации генетической информации, заключается в синтезе информационной РНК на соответствующем участке ДНК. ДНК в ядре находится в виде комплекса с белками-гистонами. Гистоны обеспечивают: 1) структурную организацию хромосомы, а также являются 2) репрессорами, т.к. препятствуют считыванию генетической информации с ДНК. Начало считывания генетической информации связано с освобождением определенного гена от гистонов. Это происходит при помощи ферментов. Ферменты могут узнавать определенные гены и прикрепляться к ним. В прикрепившихся молекулах белка происходит фосфолирование и они приобретают отрицательный заряд, благодаря чему вступают во взаимодействие с положительно заряженными гистонами и сползают с ними с ДНК. С освободившегося гена начинается переписывание информации, т.е. транскрипция. Существовало мнение, что информационная РНК комплементарна ДНК, которая служит матрицей. Однако в настоящее время доказано, что комплементарной ДНК является только молекула-предшественник информационной РНК – про-и-РНК. Синтез молекул про-и-РНК происходит под действием специального фермента – РНК-полимеразы. Этот фермент расплетает двойную спираль ДНК и копирует одну из ее цепей в соответствии с принципом комплементарности. По мере движения РНК-полимеразы, растущая цепь РНК отходит от матрицы и двойная спираль ДНК позади фермента восстанавливается. Участок ДНК, на котором начинается транскрипция называется промотором, а участок, где заканчивается процесс называется терминатором. Молекула про-и-РНК гораздо длиннее зрелой и-РНК. В процессе созревания и-РНК у бактерий происходит отщепление концов молекул. У молекул эукариот созревание про-

исходит иначе: молекула про-и-РНК содержит в себе ряд инертных участков, не кодирующих аминокислоты, или интронов. В процессе созревания специальные ферменты вырезают интроны и сшивают оставшиеся участки. Процесс, связанный с созреванием про-и-РНК, называется *процессингом*. Он происходит в ядре и во время перехода и-РНК в цитоплазму.

Трансляция – второй этап реализации генетической информации. Она заключается в синтезе полипептидной цепи на матрице и-РНК. В трансляции кроме и-РНК участвуют рибосомы и транспортная РНК. Молекулы т-РНК имеют два активных центра. К одному из них прикрепляются молекулы аминокислот. Прикрепление происходит с участием АТФ особыми ферментами. Второй активный центр состоит из трех нуклеотидов и называется *антикодоном*. Антикодон может взаимодействовать с комплементарным кодоном на молекулах и-РНК и передавать соответствующую аминокислоту для синтеза белка.

Трансляция состоит из нескольких этапов:

- 1) инициация;
- 2) элонгация – удлинение комплементарной цепи;
- 3) терминация – окончание синтеза.

На этапе инициации меньшая субъединица рибосомы, а также инициаторная РНК «узнают» кодон-инициатор. После этого присоединяется большая субъединица рибосомы и начинается собственно синтез белка. В ФЦР (функциональный центр рибосом) одновременно находятся два триплета. Молекулы транспортных РНК присоединяются антикодонами к соответствующим по принципу комплементарности кодоном и-РНК. Между аминокислотами возникает пептидная связь. Разрушается пептидная связь между первой аминокислотой и ее т-РНК, которая удаляется, а дипептид остается связанным со второй т-РНК. Рибосома перемещается на один кодон по мере продвижения рибосомы по молекуле и-РНК. Эти процессы повторяются, т.е. происходит элонгация. При узнавании кодонов-терминаторов ферменты катализируют освобождение полипептидной цепи от рибосом. При синтезе белка и-РНК входит в состав полирибосомы. На ней одновременно могут находиться до ста рибосом. Синтезированные

полипептидные цепи поступают в комплекс Гольджи и ЭПС, где завершается построение белковой молекулы. Здесь же белки взаимодействуют с углеводами, липидами, образуя гликопротеидные комплексы. Эти комплексы либо используются в клетке, либо выводятся из нее.

Весь процесс биосинтеза белка можно представить в виде схемы:

транскрипция процессинг трансляция
ДНК → про-и-РНК → и-РНК → белок

Центральная догма в молекулярной биологии:
информация может передаваться с НК на НК или на белок, но не может передаваться с белка на белок или белка на НК.

репликация транскрипция трансляция
ДНК → ДНК → и-РНК → белок

Регуляция биосинтеза белка

Все клетки организма, за исключением половых, имеют удвоенное количество ДНК. Таким образом, каждая клетка содержит полную информацию о всем организме, но использует лишь часть этой информации. Это объясняется тем, что большинство генов находится в подавленном (репрессированном) состоянии. Кроме, того в определенный момент клетка синтезирует только те белки, которые ей нужны в это время. Таким образом, биосинтез белка в клетке постоянно регулируется. Эта регуляция возможна на двух уровнях:

1) на уровне транскрипции. При этом разрушаются старые и-РНК и образуются новые, соответствующие потребностям клетки;

2) на уровне трансляции. В этом случае регуляция определяет, какие и-РНК создаются рибосомами и как часто.

Регуляцию на уровне транскрипции объясняет концепция оперона.

Оперон – это функциональная система хромосомы, на которой синтезируется одна и-РНК и которая контролируется одним репрессором. Оперон состоит из одного гена-оператора и одного или нескольких структурных генов.

РНК-полимераза присоединяется к промотору и начинает синтез про-и-РНК. При этом она должна пройти через ген-оператор. Если ген-оператор не заблокирован белком-репрессором, происходит транскрипция. Белок-репрессор может соединяться или с геном-оператором (тогда он блокирует транскрипцию), или с индуктором, тогда ген-оператор свободен. Индукторы – это вещества, способные усиливать синтез определенного фермента. Индукторами могут быть различные субстраты, например, лактоза. Белок, образовавшийся после транскрипции, взаимодействует с индуктором, освобождая репрессор, который прекращает транскрипцию. Если в клетку поступают новые порции индуктора, то он освобождает ген для транскрипции, взаимодействуя с геном-репрессором.

Тема 3.2. Типы питания живых организмов

По типу питания все организмы разделяются на автотрофов и гетеротрофов. **Автотрофы** – организмы, осуществляющие фотосинтез. Для удовлетворения своих энергетических потребностей они не нуждаются в получении пищи от других организмов, а создают питательные вещества в ходе фотосинтеза. К автотрофам относятся все зеленые растения. Однако не все клетки зеленого растения являются автотрофами. Для некоторых из них временно или постоянно характерен гетеротрофный тип питания. Например: клетки камбия, клетки семядоли, лепестки цветков. Иногда все растение может быть с начала автотрофным, а потом гетеротрофным. Например: повилика, или наоборот, зародыш в начале прорастания семян. **Гетеротрофы** – организмы, не способные создавать свою собственную пищу и вынуждены получать ее от других. К

гетеротрофам относятся все животные, грибы, некоторые высшие растения-паразиты (петров крест, заразиха), бактерии (кроме фото- и хемосинтезирующих).

История открытия фотосинтеза

В конце XVII в. считалось, что растения создают питательные вещества из воды и питательных веществ почв. Это убеждение основывалось на жизненном опыте, а также на некоторых опытах. Например: голландец Ван-Гельмондт посадил дерево ивы, весившее 2,3 кг в кадку, содержащую 90,8 кг почвы. В течение 5 лет он ничего не вносил в почву и только поливал дерево. При повторном взвешивании дерево весило 76,9 кг, а вес почвы уменьшился на 0,06 кг. Был сделан вывод, что все растительное вещество образуется из воды. Пристли в опытах со свечой, мышью и растением, доказал, что растение способно исправлять воздух, испорченный горением свечи. В конце XVIII в. установлено, что растения способны поглощать углекислый газ, выделяя при этом кислород. Эти процессы происходят только на свету. Позже, в XIX в., рассматривая освещенные листья в микроскоп, исследователи заметили, что крахмальные зерна при фотосинтезе увеличиваются. Был сделан вывод, что непосредственным продуктом фотосинтеза являются углеводы. Суммарное уравнение фотосинтеза: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \uparrow$. Существенный вклад в изучение фотосинтеза был внесен Тимирязевым (основоположник русской школы физиологии растений). Он раскрыл энергетические закономерности фотосинтеза, как процесса использования света для образования органических веществ в растениях.

Фотосинтезирующие ферменты

Фотосинтез происходит в хлоропластах. В мембраны гран встроены фотосинтезирующие ферменты – хлорофилл и каротиноиды. Хлорофилл кажется зеленым, т.к. поглощает красную и синюю часть спектра и отражает зеленые лучи. По химическому строению хлорофилл – это сложное циклическое соединение порфирина, содержащее атомы магния. Каротиноиды играют в фотосинтезе вспомогательную роль. Они поглощают зеленую часть спектра и передают свою энергию хлорофиллу.

Химизм и энергетизм фотосинтеза

I. *Световая фаза фотосинтеза.* В световую фазу энергия света используется для того, чтобы заставить электроны переходить от одного переносчика к другому по электронно-транспортной цепи. Именно этот поток электронов обуславливает превращение световой энергии в химическую в виде АТФ и в виде особых нагруженных водородов-переносчиков. Этот процесс состоит из нескольких этапов:

1) свет, попадая на хлорофилл, сообщает ему достаточно энергии для того, чтобы от хлорофилла мог оторваться электрон. Этот электрон передается от одного переносчика к другому по электронно-транспортной цепи. Эта передача заканчивается взаимодействием электронов с протонами воды и молекулами-переносчиками водородов $НАД^+$. В результате образуется восстановленная форма переносчика $НАД·Н$. Этот процесс происходит на наружной поверхности мембран и $НАД·Н$ переходит в стром;

2) хлорофилл, утративший электрон, восстанавливает его за счет фотолиза воды. При фотолизе образуется также молекулярный кислород и протоны водорода, которые пополняют H^+ -резервуар внутри тилакоида;

3) H^+ -резервуар служит источником энергии для синтеза АТФ. Проходя по каналам, имеющимся в мембран, ионы водорода попадают на наружную поверхность мембраны, где фермент АТФаза синтезирует из АДФ и остатка фосфорной кислоты АТФ.

II. *Темновая фаза фотосинтеза.* Реакции световой фазы поставляют в строму хлоропласта $НАД·Н$ и АТФ. Здесь эти соединения используются в серии реакций, фиксирующий углекислый газ в форме углеводов. На первом этапе углекислый газ присоединяется к пятиуглеродному сахару. Образующаяся при этом углеродная структура нестабильна и распадается на две трехуглеродные молекулы. Каждая из триоз принимает по одной фосфатной группе от АТФ, что обогащает молекулы энергией. Затем каждая из триоз присоединяет по одному атому водорода, после чего триозы объединяются, образуя углеводы. Некоторые триозы могут объединяться, образуя пептозы, которые снова могут включаться в цикл фиксации углекислого газа. Этот цикл называ-

ется *циклом Кальвина*, в честь открывшего его ученого (Нобелевская премия 1961 г.) (табл. 3.2.1).

Таблица 3.2.1

Сравнение фотосинтеза и дыхания

<i>Признаки</i>	<i>Дыхание</i>	<i>Фотосинтез</i>
Какой газ поглощается?	Кислород	Углекислый газ
Какой газ выделяется?	Углекислый газ	Кислород
В каких условиях происходит?	При наличии воздуха	На свету
В каких клетках происходит?	Во всех	Зеленые клетки пластид
В каких органоидах клеток происходит?	Митохондрии	Хлоропласты
Что происходит с органическим веществом?	Окисляются	Синтезируются
Что происходит с энергией?	Выделяется	Запасается

Хемосинтез – преобразование энергии реакций окисления неорганических веществ, в энергию синтезируемых органических соединений. *Космическая роль растений*: у зеленых растений питание осуществляется главным образом путем фотосинтеза, при котором используется энергия солнечных лучей, поглощаемая пигментом хлорофиллом. Благодаря фотосинтетической деятельности первых зеленых растений в первичной атмосфере Земли появился кислород, возник озоновый экран, создались условия для биологической эволюции. *Зеленые растения являются*: 1) источником органического вещества; 2) источником кислорода; 3) источником озона.

РАЗДЕЛ 4. ЭМБРИОЛОГИЯ

Тема 4.1. Индивидуальное развитие организма

Онтогенез – это полный цикл развития каждой особи, начиная с развития зиготы и заканчивая смертью. В основе онтогенеза лежит реализация генетической информации в определенных условиях внешней среды. *Типы онтогенеза:* 1) непрямой – личиночный тип; 2) прямой – неличиночный и внутриутробный. Личиночный тип развития встречается у видов, яйца которых бедны желтком (насекомые, земноводные). Организмы в своем развитии имеют несколько личиночных стадий. Личинки ведут активный образ жизни, в большинстве случаев сами добывают себе пищу. Этот тип развития сопровождается превращением – метаморфозом. Неличночный тип развития – у рыб, у птиц, у пресмыкающихся, яйца которых богаты желтком для завершения развития. Внутриутробное развитие характерно для высших млекопитающих и человека. Яйцеклетки при этом типе развития почти не содержат питательного материала. Все жизненные функции осуществляются через материнский организм. Этот тип развития обеспечивает выживание зародыша, но детеныш нуждается в длительном выкармливании молоком.

Периоды онтогенеза:

I. Предзиготный. Предзиготный период (гаметогенез, ведущий к образованию гамет). В зависимости от количества желтка и его распределения различают яйца трех типов: 1) **изолецитальные** – желтка не много и он распределен равномерно (млекопитающие); 2) **телolecитальные** – желтка много и он сосредоточен на одном из полюсов – вегетативном. Противоположный полюс называют анимальным (рептилии, земноводные, птицы); 3) **центролецитальные** – желтка мало и он расположен в центре (насекомые);

II. Эмбриональный (эмбриогенез). Образование зиготы – рождение детеныша. Зародыш млекопитающих и человека до образования зачатков органов называется **эмбрионом**, после – **плодом**. *Стадии эмбрионального развития:*

1) зигота – одноклеточная стадия развития многоклеточного организма;

2) дробление – характер дробления зависит от типа яйцеклетки. Дробление может быть полным (в изолецитальных яйцах) и неполным (в телolecитальных). В процессе дробления увеличивается число бластомеров. Но бластомеры не вырастают до размеров исходной клетки, а с каждым дроблением становятся мельче. Во время дробления митозы следуют быстро друг за другом и к концу периода зародыш лишь немного крупнее зиготы;

3) бластула. Дробление заканчивается появлением однослойного зародыша, т.е. бластулы. Полость бластулы называется первичной полостью;

4) стадия зародышевых листков. Стадия зародышевых мешков, или гастрюла. Гастрюляция происходит в результате перемещения эмбрионального материала и образовании двух- или трехслойного зародыша. Гастрюляция проходит в два этапа: а) двухслойный зародыш: экто- и эндодерма; б) трехслойный зародыш: экто-, эндо- и мезодерма. У животных с изолецитальными типом яйца гастрюляция идет путем впячивания. Вегетативный полюс бластулы впячивается внутрь как стенки продырявленного мяча. И из шара образуется двухслойный зародыш. Наружный слой – эктодерма, внутренний – эндодерма, полость – первичная кишка, а вход в кишку – бластопор или первичный рот. У первичноротых животных (большинство беспозвоночных) бластопор превращается в окончательный рот. У вторичноротых (хордовые) из него образуется анальное отверстие, а рот прорывается на противоположном конце тела. На стадии двух зародышевых листков заканчивают свое развитие губки и кишечнополостные. У более высокоорганизованных животных развивается третий зародышевый мешок – мезодерма. У хордовых это происходит путем отшнуровывания мезодермальных каналов, которые вырастают между экто- и эндодермой, формируя вторичную полость тела;

5) –6) гистогенез (развитие тканей) и органогенез (развитие органов). Из *эктодермы* развиваются ткани нервной системы. В начале она имеет вид нервной пластинки, затем превращается в нервную трубку, которая тянется вдоль всего тела. На переднем

конце трубки в дальнейшем формируется головной мозг. Кроме того, из эктодермы развивается наружный покров кожи – эпидермис и его производные: ногти, волосы, сальные и потовые железы, эмаль зубов. *Из эндодермы* формируется хорда, эпителий, выстилающие железы и пищеварительные органы, а также легкие. *Из мезодермы* образуются кровеносная, выделительная системы, а также скелет и мышцы. Хорда и нервная трубка называются **осевым комплексом**.

III. Постэмбриональный. Для насекомых – развитие с полным превращением: 1) яйцо; 2) личинка; 3) куколка; 4) имаго. Развитие с неполным превращением: 1) яйцо; 2) личинка; 3) имаго.

Для высших млекопитающих и человека:

I. Предзиготный.

II. Прелатальный (до рождения).

III. Постатальный (после рождения).

Взаимное влияние тканей и органов зародыша

В процессе эмбрионального развития ткани и органы зародыша могут оказывать влияния друг на друга. Например: если пересадить зачаток глаза одного зародыша под эктодерму другого, то там может развиваться хрусталик дополнительного глаза. Такое влияние называется **индукцией**. В этом случае зачаток глаза индуцировал развитие дополнительного хрусталика. Индукцию можно наблюдать также при пересадке спинного края бластопора от одного зародыша к другому. Этот участок является индуктором осевых органов. В результате у зародыша образуется два комплекса осевых органов.

Теории онтогенеза

Единой теории онтогенеза в настоящее время нет, но согласно данным современной науки на онтогенез влияют три группы факторов: 1) генетические; 2) взаимовлияние органов и тканей в зародышей период; 3) факторы внешней среды.

РАЗДЕЛ 5. ВИРУСЫ

Вирусы были предсказаны в 1892 г. Д.И. Ивановским при исследовании мозаичной болезни листьев табака. Ивановский предположил, что эта болезнь вызывается не бактериальным или грибковым возбудителем, а еще меньшими и совсем простыми формами живых существ, некоторые могут проходить через фильтры с наименьшими порами. Поэтому вирусы назвали фильтрующимися. Большинство вирусов имеют ультрамикроскопические размеры. Взрослые вирусы называются вироспорами и состоят из белковой оболочки – капсиды и НК ДНК или РНК. На стадии вироспоры никакие проявления жизни не обнаруживаются: нет обмена веществ, нет размножения, нет типичных клеточных органоидов, в составе вироспор нет воды. Поэтому в науке нет единого мнения о том, можно ли вирусы на этой стадии считать живыми. Они кристаллизуются наподобие неживого вещества, но, попадая в клетки чувствительных к ним организмов, проявляют все признаки жизни. Таким образом, в форме вирусов обнаружен как бы «переходный мост» между живыми организмами и безжизненным органическим веществом. В какой-то мере можно говорить, что вирус представляет собой диалектическое единство живого и неживого: он одновременно и неживое вещество и живое существо.

Стадии жизненного цикла вирусов:

- 1) вироспора;
- 2) прикрепление вируса к живой клетки;
- 3) внедрение в клетку;
- 4) латентная стадия;
- 5) образование нового поколения вирусов;
- 6) выход вироспор из клетки.

Клетки организма при встрече с вирусом продуцируют специальные антитела против него. Однако, благодаря способности изменить свою «белковую одежду», т.е. белковую оболочку, образовавшиеся антитела уже не действуют на них. Вирусы – возбудители болезней человека и животных, имеют ДНК и РНК, а вирусы, вызывающие болезни растений, имеют

только РНК. Белковый слой выполняет защитную функцию для НК, образуя своеобразную капсулу. Оболочка вируса действует как шприц, впрыскивая его материал в подходящую клетку. Здесь вирусная ДНК или РНК подчиняет себе генетический материал клетки, вынуждая клетку синтезировать новые белки для оболочки вируса и вирусный генетический материал. Затем все еще под воздействием вируса клетка образует фермент, который ее же и разрушает, при этом освобождается множество новых вирусов. В число вирусных заболеваний человека относятся: бешенство, грипп, корь, бородавки, желтуха, СПИД.

Бактериофаги

Бактериофаги – вирусы бактерий. Известно более 100 бактериофагов. Большинство из них специализируются на уничтожении определенных организмов, которые являются возбудителями болезней. Например: холера, дизентерия, брюшной тиф.

Происхождение вирусов

Существует несколько теорий:

- 1) вирусы – это первичные примитивные организмы;
- 2) вирусы происходят от организмов, имевших более высокую специализацию, но сильно упростившихся в связи с паразитизмом;
- 3) вирусы – это группы генов, которые обрели автономность.

РАЗДЕЛ 6. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Тема 6.1. Введение в эволюционное учение.

Эволюция биосферы

Эволюционная теория – комплексная дисциплина, построенная на основе эволюционного учения и на отношениях растительных и животных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой во время исторического развития Земли. Эволюция – необратимое и направленно историческое развитие живой природы. Сопровождается изменением генетического состава популяций, образованием и вымиранием видов, формированием адаптаций, преобразованием экосистем и биосферы в целом. Эволюция характеризуется наследственностью, изменчивостью, отбором организмов. В ходе эволюции организмы и экосистемы приспосабливаются к постепенно меняющимся абиотическим и биотическим условиям среды. Термин «эволюция» ввел швейцарский ученый Ш. Бонне.

Весь процесс эволюции биосферы можно подразделить на следующие основные этапы:

1) образование первичной биосферы с биотическим круговоротом. Этот этап начался более 3 млрд. лет назад и закончился в основном в кембрийском периоде палеозойской эры;

2) дальнейшая эволюция биосферы в связи с появлением и развитием многоклеточных организмов. Начался этот этап в кембрийском периоде более 0,5 млрд. лет назад и продолжался до появления человека современного физического типа;

3) развитие биосферы в условиях существования человеческого общества. Данный этап эволюции начался 40–50 тыс. лет назад и продолжается в настоящее время.

Первые два этапа эволюции биосферы проходили под действием биологических механизмов эволюции. Поэтому они объединяются вместе в так называемый период биогенеза, т.е. возникновения и развития жизни как таковой. Третий этап носит название ноогенеза, что означает развитие под действием человеческого сознания. Биосфера, развивающаяся под влияем человека, получила название ноосферы.

Период биогенеза

Биогенез – процесс возникновения живого из неживого в процессе эволюции Земли. Биосфера появилась на Земле вместе с первыми живыми организмами. С тех пор, параллельно с эволюцией живых организмов изменялась и биосфера. Первыми живыми организмами были анаэробные (*анаэроб* – организм, способный жить в бескислородной среде) гетеротрофные (*гетеротрофные организмы* – организм, использующие для своего питания готовые органические вещества) одноклеточные. Уже они обеспечивали накопление органических веществ в виде биомассы, питаясь готовыми органическими веществами, образовавшимися абиогенно, и концентрируя их в больших количествах. Эти они открывали возможность дальнейшей эволюции гетеротрофных анаэробных организмов. Однако не везде органические вещества в зарождавшейся биосфере находились в больших количествах и были доступны первичным организмам. В результате естественного отбора возникли автотрофные организмы (*автотрофные организмы* – организмы, синтезирующие из неорганических (гл. образом воды, двуокиси углерода, неорганических соединений азота) все необходимые для жизни органические вещества, используя энергию фотосинтеза (все зеленые растения – автотрофы), способные самостоятельно образовывать органические вещества из неорганических). Первые хемосинтезирующие бактерии оставили в биосфере следы существования в виде залежей марганцевых и железных руд, бокситов, серы.

Первые фотосинтезирующие водоросли стали усваивать углекислый газ и выделять кислород, в результате чего начал изменяться состав атмосферы. В верхних слоях атмосферы кислород образовал озоновый экран, защищающий поверхность Земли от губительного действия космически и ультрафиолетовых лучей Солнца. Наличие свободного кислорода в атмосфере привело к возникновению и развитию на Земле организмов с аэробным типом дыхания, в том числе много клеточных, а озоновый экран послужил важной предпосылкой выхода живых организмов из водной среды в наземную. Быстрое накопление кислорода в атмосфере способствовало активному размножению и широкому

расселению многоклеточных организмов в разные среды, а переход из одной среды в другие нередко сопровождается повышением уровня организации живых существ. Высокоорганизованные растения и животные отличаются более высокой энергией жизнедеятельности по сравнению с примитивными организмами. Это выражается в том, что у первых более интенсивный обмен веществ, они более энергично осуществляют биогенную миграцию атомов. В связи с этим они более интенсивно изменяют окружающую среду.

В процессе эволюции биосферы на этапах биогенеза происходили важные изменения:

- 1) увеличение количества организмов и рост биомассы;
- 2) повышение уровня организации, сложности строения растений и животных, расширение среды их обитания;
- 3) усиление изменения в биосфере за счет жизнедеятельности организмов.

Человечество не является извечным хозяином этой планеты. По существу мы поселились здесь совсем недавно. Если представить себе, что история Земли длится ровно год, то 1 января окажется днем ее сотворения, а 31 декабря – днем сегодняшним. Исторические вехи этого года: первая простейшая бактерия появилась тут в феврале, а первая рыба – в конце ноября. Динозавры возникли примерно 10 декабря, а к 25-му числу уже исчезли с лица планеты. Первое существо, которое можно назвать человеком родилось 31 декабря, а человечество в известном виде появилось минут через 15 – вечером 31 декабря (в 23.45).

Наследственная изменчивость

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств особей на определенной стадии. **Генотип** – совокупность всех генов, присущих данной особи. **Норма реакции** – пределы, в которых может изменяться фенотипическое проявление разных генов. **Наследственность** – это свойство всех организмов сохранять и передавать особенности строения и функций от предков к потомству. **Изменчивость** – общее свойство организмов приобретать новые признаки (различия между особями в пределах вида).

Виды изменчивости по Дарвину:

1) определенная изменчивость (групповая) – это сходное изменение всех особей в одном направлении под влиянием внешних условий (сбрасывание рогов, изменение окраски шерсти у зайцев зимой и летом).

2) неопределенная (индивидуальная) – появление разнообразных незначительных отличий у особей одного вида (крылья бабочек, форма рогов).

3) соотносительная (коррелятивная) – организм – единое целое, поэтому изменение одного признака часто влечет за собой изменение других (окраска корнеплодов и листьев, длина шеи и ног у птиц).

Во времена Дарвина причины наследственности не были известны. В настоящее время, когда открыты материальные основы наследственности, различают следующие формы изменчивости.

Искусственный отбор является главной движущей силой в образовании новых пород животных и сортов растений, приспособленных к интересам человека. Ведет к изменению органа или признака, совершенствование которого желательно для человека. Дарвин установил, что при искусственном отборе постоянно появлялись новые породы и сорта, которые были более совершенны и разнообразны по своим признакам по сравнению с ранее существовавшими. **Борьба за существование** – сложные и многообразные отношения особей внутри видов, между видами и с окружающей средой. **Естественный отбор** – процесс, в

результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.

Примеры действия естественного отбора на внутренние признаки:

1) в ряде районов Африки распространена болезнь – серповидноклеточная анемия. Эритроциты человека венозной крови приобретают форму серпа и часто разрушаются. Возникает тяжелое малокровие (анемия) в результате чего человек отстает в развитии или даже погибает. Казалось бы, отбор должен был уничтожить в течении 1–2 поколений этот летальный ген. Но в полной мере эта болезнь проявляется только у гомозигот. У гетерозигот анемия проявляется в более слабой форме и вместе с тем они не восприимчивы к малярии. Поэтому там, где есть малярия естественный отбор поддерживает равновесие между концентрацией в популяции «летального» и «здорового» гена. Из этого примера видно, что отбор действует не потому или иному признаку изолировано, а определяет повышение жизнеспособности всего организма в целом. Развитие генетики полностью оправдало предположение Дарвина о том, что отбор по одному признаку не возможен. Например: мутация «полифен» у дрозофиллы. Эта мутация одновременно изменяет жилкование, форму и положение крыльев, а также строение лапок, глаз, пигментацию брюшка);

2) впервые черная, а не белая бабочка березовой пяденицы была поймана в 1848 г. в Англии. 70-м годам 20 в. темными оказались 90% бабочек. После того, как в середине 70-х годов загрязнение окружающей среды уменьшилось и березы стали светлыми, стало наблюдаться постепенное снижение сила темных особей в природе;

3) пример действия естественного отбора на вредителей. В 50-е годы 20 в. были открыты очень эффективные родентициды – препараты, убивающие грызунов. Особенно эффективным был Варфарин. Он вызывал несвертываемость крови у грызунов. Сначала результаты борьбы были великолепными –

крысы почти полностью исчезли. К 1972 г. вся Великобритания была вновь заселена крысами – они были устойчивы к Варфарину. К 1985 г. известно 450 видов насекомых, грызунов, растений, микроорганизмов не чувствительных к применяемым человеком ядов.

Формы естественного отбора:

1) половой – борьба за обладание особями другого пола;
 2) движущий – поддерживающий различия в изменяющихся условиях;

3) стабилизирующий – действует в относительно постоянных условиях внешней среды. И направлен на поддержание средней нормы реакции признака (рис. 1,2).

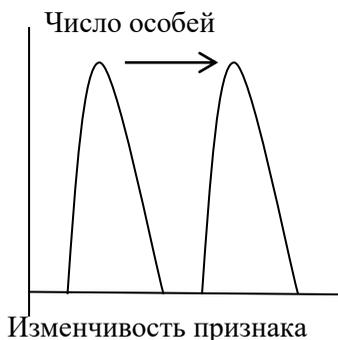


Рис. 1

Движущие естественный отбор до тех пор смещает средние значения признака, пока популяция приспосабливается к новым условиям. Эта форма отбора приводит к закреплению новой формы реакции к соответствующим изменившимся условиям

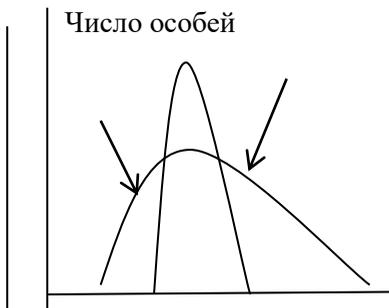


Рис. 2

Современные данные об эволюционных факторах

1) *мутационный процесс* – внезапное изменение генов. Мутации могут быть соматическими или половыми.. Наследуются, а значит имеют значение для эволюции только мутации в по-

ловых клетках. Мутации, ведущие к смерти, называются *летальными*.

2) *дрейф генов* – случайное, ненаправленное изменение частоты генов в популяциях.

3) *волны жизни (популяционные волны)* – колебания численности особей, составляющих популяции. Волны жизни часто могут быть причиной дрейфа генов. Последствия дрейфа генов: 1) может возрасть генетическая однородность популяции, т.е. ее гомозиготность); 2) вопреки естественному отбору может удержаться мутация, снижающая жизнеспособность особей; 3) благодаря популяционным волнам может происходить быстрое и резкое возрастание концентрации редких генов.

4) изоляция: а) географическая – причиной этой изоляции является разрыв ареала обитания (реки, горы); б) экологическая (различные сроки размножения).

Тема 6.2. Развитие органического мира

Нашу планету населяют тысячи видов растений и животных. Они различаются по форме, размерам, способу жизни и являются компонентами разнообразных экологических биоценозов. Историю развития жизни ученые разделили на более или менее продолжительные отрезки времени эры. Каждому такому отрезку присуща характерная только для него флора и фауна. Все эры и периоды получили свои названия (табл. 6.2.1).

Архейская – самая древняя эра в истории развития Земли, эра возникновения жизни.

Протерозойская – эра возникновения простейших организмов.

Палеозойская – эра древней жизни, характеризуется формированием всех типов растений и животных.

Мезозойская – эра средней жизни, отличается развитием пресмыкающихся, птиц и первых млекопитающих.

Кайнозойская – эра формирования всех современных форм растений и животных. Эта эра продолжается и в наше время.

Таблица 6.2.1

Развитие органического мира

<i>Эра</i>	<i>Период</i>	<i>Длительность (млн. лет)</i>
Архейская		900
Протерозойская		2000
Палеозойская	Кембрийский	330
	Ордовик	
	Силур	
	Девон	
	Карбон	
	Пермь	
Мезозойская	Триас	173
	Юра	
	Мел	
Кайнозойская	Палеоген	65
	Неоген	
	Антропоген	

Архей начинается с того времени, когда Земля сформировалась как планета – около 4 млрд. лет тому назад. Продолжительность его – 900 млн. лет. Именно тогда возникли условия для зарождения жизни: молодая планета начала остывать, вследствие высокой температуры поверхности пара воды, окружавшие планету, стали конденсироваться – образовались моря и океаны. Находящийся в атмосфере кислород окислял металлы. В это время начинает действовать естественный отбор на молекулярном уровне. Из нуклеиновых кислот, белков и жиров формируются подобные клетке структуры – коацервантные капли. Путем естественного отбора выделились 4 класса органических веществ, позднее сформировавших клетку, – белки, жиры, углеводы и нуклеиновые кислоты.

Возникновение жизни на Земле:

Ароморфозы архейской эры:

- 1) возникновение клеточной формы жизни (прокариоты) с/з водоросли, бактерии;
- 2) появление эукариот;

- 3) возникновение фотосинтеза;
- 4) возникновение полового процесса;
- 5) возникновение многоклеточности.

Ароморфозы протерозойской эры:

1) появление животных с двухсторонней симметрией тела, которая привела к дифференцировке его на передний и задний конец и брюшную и спинную сторону. Значение симметрии – поведение животного изменяется, возрастает подвижность, ловкость и жизнедеятельность в целом;

2) обилие зеленых водорослей, бактерий;

3) появление первичных хордовых – подтипа бесчерепных (ланцетник); беспозвоночные, включая высокоразвитых – иглокожие и членистоногие.

Ароморфозы палеозойской эры:

1) кембрийский период – крупные многоклеточные водоросли: одни – прикрепленные ко дну, другие – плавающие в толще воды; животные, относящиеся к современным типам: простейшие, кишечнорастворные, черви, моллюски, членистоногие, хордовые;

2) силурийский – пышное развитие кораллов; выход растений на сушу – псилофиты.

3) каменноугольный – расцвет папоротникообразных. Появление семенных папоротников (появление семени – крупный ароморфоз), расцвет земноводных, появление первых пресмыкающихся, появление насекомых, пауков, скорпионов; крупный ароморфоз – дифференциация и специализация органов;

4) пермский – богатая флора голосеменных; быстрое развитие пресмыкающихся;

5) девонский – леса; появление кистеперых рыб.

Ароморфозы мезозойской эры:

1) триасовый период – появление покрытосеменных; появление первых млекопитающих;

2) юрский – появление птиц

3) меловой.

Ароморфозы кайнозойской эры:

1) палеоген – на месте теплых морей поднялись горные хребты Кавказа, Крыма, Альп, Карпат, Пиренеев, Аппенин и Гималаев, которые отгородили СНГ от тропиков и субтропиков;

2) неоген;

3) антропоген.

Важнейшее правило эволюции – ее необратимость. *Систематика* – наука, изучающая многообразие организмов и занимающаяся классификацией их по различным группировкам – таксонам.

Правила эволюции:

1) правило необратимости эволюции – организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в роду его предков;

2) правило прогрессивной специализации – группа, вступившая на путь специализации в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации;

3) правило происхождения от неспециализированных предков – обычно новые группы берут начало не от высших представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных.

Развитие человека и антропогенез

Место человека в систематике животного мира можно представить в виде таблицы 7.

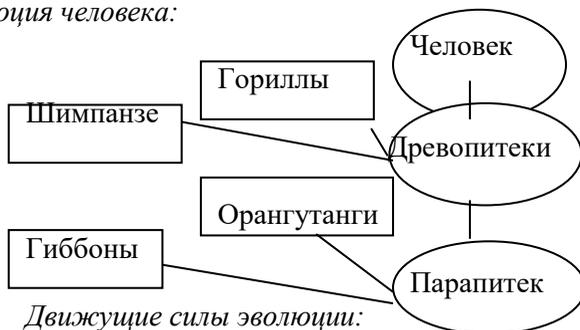
Ни один из видов современных обезьян не является для человека предковой формой. Сходство человека и обезьян основывается на их близком родстве и едином происхождении от общей предковой формы. Эволюция обратного хода не имеет.

Таблица 7

Место человека в систематике животного мира

<i>Систематическая группа</i>	<i>Признаки</i>
Тип Хордовые	В эмбриональном развитии человека существуют признаки, характерные для всех хордовых – хорда и нервная трубка на спинной стороне тела; жаберные щели в глотке
Подтип Черепные	Развитие позвоночного столба; двух пар конечностей; расположение сердца на брюшной стороне
Класс Млекопитающие	Волосы покров; млечные железы; сильно развитая кора больших полушарий; живорождение
Подкласс Плацентарные	Питание плода через плаценту
Отряд Приматов	Конечности хватательного типа; ногти на пальцах; одна пара сосков (млечных желез); замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза; рождение (как правило) одного детеныша
Надсемейство Узконосые обезьяны	Большое число извилин на полушариях; 4 основные группы крови; развитие мимической мускулатуры; редукция хвостового отдела; узкая перегородка между ноздрями
Семейство Люди	
Род Человек	
Вид Человек разумный	

Эволюция человека:



Движущие силы эволюции:

- 1) биологические: наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор;
- 2) социальные: речь, мышление, сознание, образ жизни.

Тема 6.3. Происхождение жизни

Вопрос возникновения жизни волновал человека с давних пор. И во все времена находились люди, которые пытались решить эту вечную загадку. Так возникло несколько теорий происхождения жизни на Земле. Самые распространенные из них утверждают, что жизнь:

- 1) некогда была создана Творцом;
- 2) возникла из неживого вещества;
- 3) существовала всегда;
- 4) занесена на нашу планету извне;
- 5) появилась в результате физических и химических процессов на Земле.

Что касается первой теории, то, пожалуй, у каждой религии есть своя точка зрения на то, как и когда была создана жизнь. Сотворение мира представляется одноразовым актом, который не поддается наблюдению. Вот почему наука никогда не сможет ни подтвердить, ни опровергнуть данную теорию.

Теория самопроизвольного зарождения жизни (возникла из неживого) ведет свое начало от гипотез Аристотеля. Согласно им определенные «частицы» вещества содержат некое «активное

начало», которое при соответствующих условиях может создать живой организм. Опровергали и доказывали данную теории вплоть до XIX в. Споры между сторонниками и противниками теории самопроизвольного возникновения жизни настолько затянулись, что в 1859 г. французская Академия наук назначила большую премию тому, кто смог бы по-новому осветить данный вопрос. Эту премию в 1862 г. получил французский ученый Луи Пастер. Он показал, что бактерии распространяются по воздуху, и если воздух, попадающий в колбы с простерилизованным бульоном, свободен от них, то бактерий в бульоне не будет. Пастер использовал в своих опытах колбы с изогнутым S-образным горлом, которое служило ловушкой для бактерий. Воздух же свободно проходил в колбы и выходил из них. Таким образом Пастер доказал справедливость теории биогенеза (живое происходит только от живого) и окончательно опроверг теорию спонтанности в зарождении жизни. Это означало, что живые организмы любого размера происходят только от других живых организмов. С тех пор вопрос о том, откуда взялся первый живой организм, стал самым острым вопросом в биологии.

Следующая теория, согласно которой жизнь существовала всегда и переносится с планеты на планету с помощью метеоритов. После открытия давления света Лебедевым, было выдвинуто предположение, что жизнь переносится в виде спор не на метеоритах, которые раскаляются при вхождении в планетные слои атмосферы, а переносятся в мировом пространстве, движимые давлением света.

В 1924 г. академик Опарин, а в 1929 г – американский ученый Холдейн высказали мнение, что атмосфера первичной Земли была не такой, как сейчас. Главными ее особенностями по их мнению, являлись восстановительный характер и отсутствие свободного кислорода. В этих условиях под воздействием мощных электрических зарядов и солнечного излучения в атмосфере могли образоваться из аммиака, метана и воды простые органические соединения. В 1953 г. Миллер провел ряд экспериментов, в которых воссоздал условия первобытной Земли. Ему удалось получить из аммиака, метана, водорода и воды большой набор раз-

личных органических соединений: углеводов, карбоновых кислот, углеводов, аминокислот, альдегидов, пуринов и пиримидинов. Молекулы большинства этих веществ служат основными структурными единицами, из которых построены биополимеры современных живых организмов. И что особенно важно, обязательное условие протекания всех процессов – отсутствие кислорода.

Следующим шагом, видимо, стало образование более крупных полимеров из малых органических мономеров. Стабильность полимерных молекул возрастает с увеличением их длины, поэтому большее время должны были существовать более длинные молекулы.

Опарин полагал, что решающая роль в превращении из неживого органического в живое органическое принадлежит белкам. Именно они могли объединиться в агрегаты и, главное, катализировать реакции собственного удвоения. Молекулы белков, нуклеиновых кислот и других биополимеров в водном растворе способны образовывать сгустки, подобные тем, которые наблюдаются в водных растворах желатина. Такие сгустки Опарин назвал коацерватными каплями, или коацерватами. Коацерваты могли быть покрыты оболочкой и обмениваться некоторыми веществами с окружающей средой. Естественно предположить, что внутри коацерватных капель какие-то вещества вступали в химические реакции. Такой ход событий, по мнению Опарина, привел к усложнению коацерватов, пока у них не появилась способность к самоудвоению. С этого момента, по-видимому, можно говорить о возникновении примитивного самовоспроизводящего гетеротрофного организма, питательной средой для которого служили органические вещества «первичного бульона». Хотя опариновскую гипотезу происхождения жизни признают многие ученые, американский астроном Фред Хайл недавно высказал мнение, что мысль о возникновении жизни в результате описанных выше случайных взаимодействий молекул «столь же нелепа и неправдоподобна, как утверждение, что ураган, пронесшийся над мусорной свалкой, может привести к сборке Боинга-747».

Из всего сказанного очевидно, что проблема возникновения жизни остается нерешенной. Научной теории, объясняющей данный процесс, пока не существует. Механизм перехода от сложных неживых органических веществ к простым живым организмам все еще принадлежит к нераскрытым тайнам природы. Таким образом, за каждым из нас оставлена свобода выбора верить в ту или иную гипотезу происхождения жизни на Земле.

Происхождение земли и атмосферы

Земля возникла при конденсации космического вещества из первичного газопылевого облака. С тех пор за счет выпадения космической пыли и метеоритов масса Земли постепенно увеличивалась. Из-за вращения газопылевого облака произошел разогрев, который привел к расплавлению всей массы Земли. Постепенное охлаждение поверхностных слоев привело к образованию земной коры. При остывании планеты ниже 100°C началась конденсация водяных паров из атмосферы в виде дождя. В результате этих дождей образовались воды Мирового океана. Азот образовался в результате аммиака и выделялся при вулканической деятельности. Кислород возник в ходе фотосинтеза.

Практические проблемы теории эволюции Эмпирические правила эволюции (важнейшие)

Согласно *правилу необратимости эволюции*, эволюция является необратимым процессом, и организмы не могут вернуться к прежнему состоянию, уже пройденному их предками ранее. Каждое эволюционно значимое изменение представляет собой комбинацию многих мутаций, подхваченных естественным отбором. Поэтому возвращение генофонда данной группы организмов к состоянию, характерному для предков, статистически практически невероятно. Однако в ряде случаев за счет обратных мутаций возможно повторное возникновение отдельных признаков атавистического происхождения.

Правило прогрессивной специализации утверждает, что филогенетическая группа, эволюционирующая по пути приспособления к данным конкретным условиям, и в дальнейшем будет продвигаться по пути углубления специализации. Уменьшает

экологическую пластичность видов и часто является причиной их вымирания при изменившихся условиях.

Одна из важнейших проблем человечества сегодня – проблема взаимоотношений его с биосферой. Человек, вторгаясь в природу, еще не научился предвидеть и предупреждать нежелательные последствия своего вмешательства. Люди используют для борьбы с вредителями гексахлоран, диелдрин, ртутные препараты и другие сверхядовитые вещества. Это немедленно вызывает эволюционный «ответ» природы – возникновение устойчивых к пестицидам рас насекомых, «суперкрыс», резистентных к антикоагулянтам и т.д. С другой стороны то же воздействие ведет к гибели многих животных и растений, которые не являются прямыми объектами хозяйственного воздействия.

Часто таким же катастрофическим становится промышленное загрязнение. Тонны стиральных порошков, попадая в сточные воды, убивают высшие организмы и вызывают невиданное прежде развитие цианей и некоторых микроорганизмов. В результате большие территории и акватории на планете как бы оказываются отброшенными на миллиарды лет назад. Эволюция в этих случаях принимает уродливые формы.

Во всех случаях происходит нарушение равновесия биосферы, энергетических потоков, идущих через биогеоценозы, генетической информации, передающейся из поколения в поколение. Изучение последствий изменения равновесного состояния в любых развивающихся сообществах – эволюционная проблема. Без ее исследования нельзя рационально вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли. Поэтому голоса в защиту природы, ранее звучавшие лишь с позиций эстетики, превращаются в предупреждение о важности сохранения уникального генофонда Земли. Никто сегодня не может сказать, для чего завтра понадобится генофонд волка, гаттерии или махаона. Но уже теперь мы понимаем, что генофонды всех без исключения живых существ представляют собой ни с чем не сравнимый дар эволюционного процесса. Даже частичное его уничтожение является безумием с эволюционной точки зрения.

Для охраны окружающей среды необходимо создание полезных форм с принципиально новыми свойствами. Например, в результате направленной селекции для утилизации пластмассовых отходов (полимерных или пленочных материалов) были получены микроорганизмы, способные расти и производить усвояемые белки, питаясь низкомолекулярными углеводородами нефти. Это микроэволюционное достижение.

Однако использование новейших методов генной и клеточной инженерии чревато неожиданными эволюционными последствиями. Благодаря разработке методов гибридизации ДНК, клонирования и переноса генов, слияния ядер в протопластах появились технические возможности создания живых организмов с непредвиденными признаками и свойствами. Исследователю не дано заранее знать, какими свойствами будет обладать организм, «собранный», к примеру, из ДНК гороха, свиньи и лягушки. Например, подопытный микроорганизм) может выйти из лаборатории и, пройдя эволюционные «притирки» в экосистемах, оказаться убийственным для некоторых организмов. Поэтому существуют в подобных лабораториях несколько уровней методов и норм, гарантирующих безопасность экосистем при подобных исследованиях.

Итак, мы пришли к выводу, что в наше время – время активного изменения биосферы – эволюционное учение становится одной из важных дисциплин в биологии. Именно теории эволюции дает возможность понять стратегию взаимоотношений человека с окружающей живой природой и позволяет ставить вопрос об управляемой эволюции.

Тема 6.4. Микроэволюция и макроэволюция

Таблица 6.4.1

Формы отбора

<i>Характеристика</i>	<i>Искусственный отбор</i>	<i>Естественный отбор</i>
Исходный материал для селекции	Индивидуальные признаки организма	Индивидуальные признаки организма
Отбирающий фактор	Человек	Условия среды
Путь изменений: Благоприятных Неблагоприятных	Отбираются, становятся производительными Отбираются, бракуются, уничтожаются	Остаются, накапливаются, передаются по наследству Уничтожаются в борьбе за существования
Характер действия	Творческий – направленное накопление признаков, полезных человеку.	Творческий отбор приспособительных признаков, полезных для особи или вида, приводящих к возникновению новых органических форм
Результат отбора	Новые сорта растений, породы животных, штаммы микроорганизмов	Новые виды живых организмов
Формы отбора	Массовый, индивидуальный, бессознательный (стихийный), методический (сознательный)	Движущий, поддерживающий отклонения у особи в изменяющихся условиях среды; стабилизирующий, поддерживающий постоянство средней нормы реакции при неизменных условиях среды

Микроэволюцией принято называть эволюционные преобразования внутри вида, на уровне популяций, ведущие к внутривидовой дивергенции и видообразованию. Масштаб времени микроэволюции – сотни, чаще – тысячи лет. Вид представляет собой низшую таксономическую категорию. В природе вид существует в форме отдельной популяции.

Микроэволюционный процесс начинается с экологически необратимых преобразований популяции и заканчивается их репродуктивной изоляцией. Результатом микроэволюции является видообразование, т.е. процесс возникновения одного или нескольких новых видов ранее не существовавших. Различают несколько типов видообразования:

- межвидовая гибридизация – два вида дают начало новому;
- внутривидовое – новые виды возникают из одного исходного;
- аллопатрическое – происходящее в результате пространственной разобщенности популяций;
- симпатрическое – популяции занимают одну и ту же географическую область.

Здесь стоит сделать небольшое отступление и рассказать об адаптивной радиации, характеризующей эволюцию большинства растений и животных. Адаптивная радиация наблюдается в тех случаях, когда группа организмов попадает в новые места обитания, где у нее есть шансы выжить. Вследствие конкурентной борьбы за пищу и жизненное пространство каждая группа стремится распространяться и занимать как можно больше доступных экологических ниш. Эволюция в результате которой из одной предковой формы образуется множество разнообразных форм, занимающих разные места обитания, называется адаптивной радиацией. Она выгодна тем, что позволяет животным использовать новые источники пищи и избегать некоторых врагов.

Адаптивную радиацию, при которой один предковый тип дает начало нескольким линиям организмов, различным образом приспособленных к разным условиям жизни, называют дивергентной эволюцией. Часто встречается в природе и

противоположное явление, когда две или несколько неродственных групп адаптируются к сходным условиям среды и у них вырабатываются черты, имеющие поверхностное сходство. Развитие сходных комплексов признаков в группах совершенно различного эволюционного происхождения называется конвергентной эволюцией. Примерами конвергенции является развитие крыльев у летающих пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, а также у насекомых. У дельфинов (класс млекопитающих), у вымерших ихтиозавров (класс пресмыкающихся) и у рыб выработались обтекаемые формы тела, плавники и ластовидные конечности – признаки, придающие всем этим животным сходство.

Решить проблему видообразования – значит объяснить каким образом элементарные эволюционные изменения в популяции способны в конечном счете приводить к образованию новых видов, родов, семейств, отрядов и как именно возникают преграды, препятствующие межвидовому скрещиванию. Когда случаи скрещивания между группами внутри некоторой популяции становятся все более редкими, а получающиеся при этом гибриды все менее плодовитыми, такие группы в конце концов превращаются в отдельные виды. Любой фактор, затрудняющий скрещивание между группами или организмами, называется изолирующим фактором.

Самый обычной формой является *географическая изоляция*, при которой группы родственных организмов оказываются разделенными какой-либо физической преградой, например, морем, горным хребтом, рекой, пустыней. Изоляция обычно не бывает непрерывной: не исключено, что две разобщенные группы вновь встретятся и между ними произойдет скрещивание.

Так называемая *биологическая изоляция* возникает, когда две группы животных, обитающих в одной географической области, занимают различные местообитания. Иногда эта изоляция связана с тем, что период размножения у двух групп приходится на разное время года.

Макроэволюция – процесс эволюционных преобразований надвидового масштаба, происходящих на больших пространствах

на протяжении больших отрезков времени, в результате чего образуются крупные систематические группы роды, семейства, отряды и т.д. Макроэволюция совершается на основе микроэволюционных процессов.

Дивергентный характер эволюции. Видообразование

Дивергенция – это процесс расхождения признаков. И микро- и макроэволюция имеют дивергентный характер. В ходе эволюции размножаются и выживают преимущественно крайние формы, которые в меньшей степени конкурируют между собой. Промежуточные формы, для жизни которых необходимы сходная пища, место обитания находятся в менее выгодных условиях и, следовательно, быстрее вымирают. Это приводит к большому разрыву между крайними вариантами, образованию новых разновидностей. Вследствие расхождения признака, спустя длительное время один вид дает начало нескольким видам, которые приспособились к разным условиям внешней среды. Дивергенция под контролем естественного отбора приводит к дифференциации видов, к их специализации. Например: род синиц объединяет виды, которые живут в разных местах и питаются разной пищей; у бабочек семейства Белянок дивергенция пошла в направлении приспособления к поеданию растений (капуста, брюква). Итак, вследствие приспособления к различным условиям существования, одна форма (предок) дивергирует на несколько дочерних, которые характеризуются сходством (физиологическим или морфологическим).

Тема 6.5. Эволюция и генетика

В основе современной теории эволюции лежит популяционная генетика. Популяция – это группа особей, занимающих определенную территорию, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Наиболее обширные популяции включают миллионы и миллиарды особей (комнатная муха), небольшие популяции насчитывают всего около сотни особей (журавли). Популяция представляет собой элементарную

единицу эволюции. Гены, действующие независимо или совместно с факторами окружающей среды, определяют фенотипические признаки организмов и обуславливают изменчивость популяции. Фенотипы, приспособленные к условиям данной среды или «экологическим нишам», сохраняются в результате естественного отбора. Неадаптированные фенотипы подавляются и в конце концов вымирают.

Одно из основных понятий генетики – частота генов. Каждый ген может существовать в виде нескольких аллелей. Рассмотрим ген, который находится в популяции в виде двух аллелей: доминантного R и рецессивного r . Допустим, что общее количество особей популяции равно N . В таком случае N складывается из трех генотипов – RR , Rr и rr . Пусть количество особей с этими генотипами составляют соответственно числа A , B и C . Тогда $A + B + C = N$ – гаплоиды. Принимаем допущение, что все особи диплоидны, значит, общее число аллелей будет $2N$. Общее число аллелей $R = 2A + B$, а аллелей $r = B + 2C$.

Популяционная генетика позаимствовала у теории вероятностей два символа (p и q) для обозначения частоты, с которой доминантные и рецессивные аллели встречаются в данной популяции. Таким образом, $p(R) + q(r) = 1(N)$,

$$\text{где } p = \frac{2A + B}{2N} = \frac{A + 0,5B}{N};$$

$$q = \frac{B + 2C}{2N} = \frac{0,5B + C}{N}.$$

Допустим, что популяция некоего вида в исходном поколении содержит разные генотипы в соотношении: 60% RR , 20% Rr и 20% rr . Рассчитаем частоты аллелей R и r в исходном поколении:

$$p = \frac{A + 0,5B}{N} = \frac{0,6 + 0,5 \times 0,2}{1} = 0,7; \quad q = \frac{0,5B + C}{N} = \frac{0,5 + 0,2 \times 0,2}{1} = 0,3.$$

Если предположить, что все особи данной популяции одинаково плодовиты, то p и q автоматически становятся частотами гамет особей первого поколения:

Женские гаметы		Мужские гаметы
0,7 R	×	0,7 R
0,7 R	×	0,3 r
0,3 r	×	0,7 R
0,3 r	×	0,3 r

С учетом всех возможных попарных сочетаний гамет можно рассчитать частоты генотипов во *втором поколении*:

$$0,7R \times 0,7R : 0,7R \times 0,3r : 0,3r \times 0,7R : 0,3r \times 0,3r = 0,49RR : 0,21Rr : 0,21Rr : 0,09rr = 0,49RR : 0,42Rr : 0,09rr.$$

Математическая зависимость между частотами аллелей и генотипов в популяциях установлена в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом А. Вайнбергом независимо друг от друга. Эта зависимость получила название закона Харди-Вайнберга. Согласно закону Харди-Вайнберга, частота генов в популяции из поколения в поколение остается одинаковой, если:

- популяция достаточно велика;
- в ней не происходит отбора (спаривание происходит случайно);
- не возникает мутаций.

Математически данный закон выражается уравнением Харди-Вайнберга. Уравнение позволяет кратчайшим и прямым способом вычислять частоты генотипов в популяции на основе частот аллелей. Рассмотрим вновь генофонд, содержащий два аллеля гена R . Случайные сочетания гамет R и r дадут в этом случае зиготы в соотношении, которое определяется по формуле квадрата двучлена $(p+q)^2$. Иными словами, частоты генотипов $(p+q)^2 = p^2 RR + 2pq Rr + q^2 rr$. Эволюцию можно определить как постепенное изменение частот генов в популяции, когда равновесие, предусмотренное законом Харди-Вайнберга, нарушено. Одно из основных положений современной генетики и теории эволюции состоит в том, что популяция характеризуется определенным генофондом. Каждая особь в популяции обладает уникальным генотипом, однако если сложить все аллели данного гена в популя-

ции (A1, A2, A3, ...), то можно вычислить долю, или частоту каждого из них в общем генофонде.

Г. Харди и В. Вайнберг независимо друг от друга в 1908 г. провели математический анализ законов распределения генов в идеальных популяциях, т.е. в бесконечно больших популяциях, где нет отбора (давления отбора), мутаций (давления мутаций), а также нет какого-либо смещения популяций (давление миграции). Если мы представим, что в популяции концентрация доминантного гена А равна p , а концентрация его рецессивного аллеля a равна q , то в этих случаях общая их концентрация $p + q = 1$. Сочетание мужских и женских гамет такого состава $(pA + qa) \times (pA + qa)$ дает распределение генотипов по формуле $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$. В этом распределении можно легко убедиться, построив решетку Пеннета:

\times	pA	qa
pA	p^2AA	$PqAa$
qa	$pqAa$	$q^2 a$

Если в популяции для данного гена присутствуют три аллеля с частотой p , q и r , то частоты генотипов также соответствуют формуле биномиального распределения:

$$(p + q + r)^2 = p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1.$$

Представим, что аллели А и а встречаются с частотами 0,5, тогда в F_1 частоты генотипов будут:

\times	0,5A	0,5a
0,5A	0,25AA	0,25Aa
0,5a	0,25Aa	0,25 a

Таким образом, $0,25AA + 0,50 Aa + 0,25 aa = 1$.

В следующем поколении получают то же соотношение генотипов, как и в последующих поколениях. Пользуясь этим приемом и принимая иные значения p и q , легко убедиться, что уже в первом поколении в популяции устанавливается равновесие, сохраняющееся и во всех последующих.

Тема 6.6. Доказательства эволюции

(данные сравнительной анатомии, эмбриологии, биогеографии и палеонтологии)

Данные сравнительной анатомии

Сравнительная анатомия изучает форму и строение отдельных органов, а также их эволюционные изменения. При сравнительном изучении анатомических особенностей отдельных групп животных или растений становится ясно, что они во многом сходны.

1. О единстве происхождения организмов свидетельствуют следующие признаки: а) клеточное строение; б) общий план строения всех позвоночных животных – двусторонняя симметрия, наличие полости тела, спинного и головного мозга и т.д.

2. Органы, соответствующие друг другу по строению и происхождению, называются *гомологичными* (например, лапа собаки, нога слона, ластообразные конечности моржей, крыло птицы).

3. Сходные органы, выполняющие подобные функции, но не имеющие общего происхождения плана строения, называются *аналогичными*. Например, крыло бабочки (складка на втором сегменте груди) – крыло летучей мыши (кожная складка между передней и задней конечностями). Примером аналогичных органов у растений служат колючки и шипы, которые выполняют сходную функцию. Аналогия не играет роли в установлении родства между видами. Так же как и гомология, она может служить примером адаптивной радиации.

4. *Рудименты* – органы, утратившие в процессе эволюции первоначальное значение для сохранения вида и находящиеся в стадии исчезновения. К ним относится аппендикс у человека – рудиментарный остаток слепой кишки развитой у его предков.

5. *Атавизм* – случаи возврата отдельных особей к признакам предков (обильный волосяной покров у человека).

6. *Переходные формы*. Переходными формами называют такие, которые соединяют в своем строении признаки организмов низших и высших классов.

Данные сравнительной эмбриологии

1. Сходство зародышей. Зародыш хордовых, например, последовательно повторяет другие, более ранние типы животных: одноклеточных – кишечноротовых – подтипа бесчерепных. Это свидетельствует об общности происхождения всех хордовых.

2. Расхождение в признаках зародышей – по мере развития черты сходства между зародышами разных видов ослабевают – сначала появляются признаки рода, затем вида.

3. *Биогенетический закон Мюллера-Геккеля*: каждая особь в индивидуальном развитии (онтогенезе) кратко и сжато повторяет историю развития своего вида (филогенеза). Например:

- у человеческого зародыша есть жабры;
- головастики земноводных очень напоминают рыб;
- гусеницы бабочек и жуков очень похожи на кольчатых червей;
- из споры мха сначала появляется зеленая нить, похожая на нитчатую водоросль.

Имел большое значение для выяснения родственных связей между организмами.

Данные биогеографии

Биогеография изучает распределение животных растений на Земле. На нашей планете существует несколько зоогеографических зон, которые, не различаясь по типам и классам животных, могут иметь разные семейства, отряды и роды: Голарктическая зона, Индо-Малазийская зона, Эфиопская зона, Австралийская зона, Неотропическая зона. Некоторые из этих зон представляют собой интерес с точки зрения эволюции.

1. В Австралии живут сумчатые млекопитающие, произрастают древние голосеменные (саговники) и древовидные папоротники. Эта часть света раньше других отделилась от первичного общего материка и поэтому отличается своеобразием флоры и фауны, а также медленными темпами эволюции.

2. Существенно различаются животный и растительный мир Северной и Южной Америки. Это объясняется тем, что два континента соединились сравнительно недавно.

3. Крайне своеобразны флора и фауна Галапагосских островов и о. Байкал, $\frac{3}{4}$ обитающих в котором видов растений и животных являются эндемиками.

Палеонтология

Палеонтология – наука, изучающая ископаемые остатки вымерших организмов. Выявляет их сходство и различия с современными. Формы сохранности живых организмов: раковины, кости, слепки, отпечатки, окаменелости.

Главные пути и направления эволюции

Эволюционный процесс носит приспособительный характер и сопровождается изменением среды обитания для каждой из эволюционирующих групп. Отсюда – повышение организации, прогрессивное развитие жизни. Учение о биологическом прогрессе и его основных направлениях разработано А.Н. Северцовым
Главные направления эволюции:

Биологический прогресс – характеризуется следующими признаками: а) расширение ареала обитания; б) увеличение численности; в) образование новых популяций (увеличение численности дочерних таксонов).

Биологический регресс – характеризуется следующими признаками: а) сокращение ареала; б) уменьшение численности; в) уменьшение популяций. Характеризуется противоположными показателями. К регрессирующим относятся род выхухолей, состоящий всего из двух видов, семейство гинкговых, представленное лишь одним видом.

Главные пути эволюции:

1. Ароморфоз.

2. Идиоадаптация – изменение частного порядка, без повышения уровня организации, результат приспособления к разным условиям среды на том же уровне организации. Идиоадаптации ведут к увеличению видового разнообразия, быстрому повышению численности особей.

3. Дегенерация – упрощение уровня организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования, например у организмов ведущих паразитический (повилика) или прикрепленный образ жизни. Дегенерация связана

с крайней специализацией и часто сопровождается редукцией отдельных органов и систем.

Тема 6.7. Темпы эволюции и факторы его определяющие

Сопоставление палеонтологических и биогеографических данных показывает исключительные по своим масштабам различия в скорости эволюции отдельных видов, а также целых групп организмов. Эти различия не могут быть объяснены ни климатическими факторами, ни особыми свойствами различных организмов, взятыми в отдельности, так как в любую эпоху, в любых условиях одни организмы быстро развивались, а другие, их ближайшие родственники, надолго застывали на низших уровнях организации.

Скорость эволюции определяется всегда конкретным положением данного организма во внешней среде, т. е. условиями его борьбы за существование. Среди этих условий мы различаем, с одной стороны, экологические факторы и, с другой стороны, внутренние факторы, детерминированные предшествующей историей организма и совместно с первыми определяющие характер самой борьбы за существование, а вместе с тем и темп эволюции данного вида организмов.

Из экологических факторов мы выдвигаем большое значение наличия свободных пространств и экологических ниш для прогрессивной эволюции возможных иммигрантов. Еще большее значение имеет, однако, то специальное положение, в которое попадает организм в данном конкретном биоценозе – не только его обеспеченность пищей, но и его потребляемость, т.е. его место в пищевых взаимоотношениях. Наиболее благоприятно складываются соотношения для прогрессивной эволюции организмов, занимающих высшие звенья в пищевых рядах. Однако организмы, возглавляющие эти ряды, как наиболее защищенные от прямых врагов и легко достигающие максимальной плотности населения, быстро переходят (под влиянием активной взаимной конкуренции) на путь крайней специализации, ведущей в дальнейшем к утрате пластичности и известному застою в эволюции.

Очень большое значение имеет активность самого организма в его борьбе за свою жизнь, за размножение и за жизнь своего потомства. Беззащитность организма перед неблагоприятными физическими влияниями, перед хищниками и паразитами связана с преобладанием неизбирательной элиминации. Географическая и частично экологическая дивергенция таких форм имеет весьма ограниченный масштаб (хотя их эволюционная пластичность может быть потенциально весьма высокой).

Наличие пассивных форм защиты и, в особенности, общая пассивность, сидячий образ жизни, мощное развитие наружного скелета и т.п. также не способствуют прогрессивной эволюции. Они связывают организм со специальными условиями существования, вносящими значительные ограничения в возможность смены этой обстановки.

С другой стороны, активность организма в добыче пропитания, активная защита организма от агрессии со стороны хищников и его активная борьба с неблагоприятными факторами (миграции и т.п.) связана всегда с избирательным характером элиминации и ведет через естественный отбор наиболее приспособленных и наиболее активных особей к быстрой (при благоприятных условиях) прогрессивной эволюции. Однако более полная защищенность от хищников и других истребляющих факторов связана с «перенаселением», с взаимной конкуренцией особей данного вида и ведет к быстрой и иногда к «инадаптивной» специализации, к утрате пластичности и дальнейшему застою «консервативных» форм. Им на смену непрерывно выдвигаются менее защищенные и специализированные, но не менее активные формы той же группы, более мобильные и непрерывно приобретающие преимущества более общего значения.

Активность организма в борьбе за жизнь в большей или меньшей степени дополняется его способностью к индивидуальной адаптации. У сидячих, малоактивных организмов эта приспособляемость имеет в основном физиогенный характер и выражается главным образом в зависимых процессах роста, формообразования, пигментации. У подвижных, весьма активных животных большое значение приобретают функциональные приспособле-

ния, дополняемые более или менее сложными физиологическими регуляциями. В процессе эволюции индивидуальная приспособляемость приобретает очень совершенные формы – аккомодация ускоряется и становится легко обратимой. Наиболее легкой обратимостью отличаются собственно физиологические приспособления высших животных и особенно различные формы приспособительного поведения, связанные с существованием центральной нервной системы. В этой быстрой приспособляемости поведения выражается максимальная активность высших животных, являющаяся важной предпосылкой их дальнейшей ускоренной эволюции.

Темп эволюции предопределяется также и предшествующей историей организмов. Именно для прогрессивной эволюции характерны некоторые процессы общего значения, ведущие к неуклонному накоплению новых свойств, играющих роль положительных приобретений не только в жизни организмов и в их борьбе за существование, но и в их дальнейшей эволюции. В меняющихся условиях существования борьба за жизнь, хотя и выражается в каждый данный момент в соревновании особей на большую приспособленность к данной среде, но, в конце концов, сводится к соревнованию отдельных линий, популяций, подвидов и видов (а, следовательно, и высших таксономических объединений) не только в качествах, но и в темпах адаптации.

В основном процесс прогрессивной эволюции состоит в непрерывном приобретении новых норм реакций. При этом наибольшее значение имеют формы реагирования, ведущие к адаптациям более общего характера. В процессе эволюции происходит постоянная смена частных приспособлений и непрерывная аккумуляция адаптации, приобретающих более широкое значение. Наиболее общий характер имеют многие формы индивидуальной приспособляемости и, в частности, способность к функциональным аккомодациям. Приобретение таких более общих форм реагирования ведет к дальнейшей их дифференциации на частные реакции. Если такие дифференцировки получают в данных условиях значение постоянных приобретений организма, то они стабилизируются. Лабильность в общем сопровождается

тогда стабилизацией в частностях. Это один из характерных процессов прогрессивной эволюции.

Общее усложнение организации связано также с прогрессивной дифференцировкой факторов онтогенеза и, в первую очередь, с усложнением системы морфогенетических корреляций. Стабилизация формообразования, все более ограждаемого от возможных нарушений установлением специальных защитных механизмов, связана с тем же усложнением корреляционных систем регуляторного характера.

Система корреляций регуляторного характера защищает нормальное формообразование в известной степени и от нарушений со стороны небольших наследственных изменений, т. е. мутаций. Процесс мутирования приобретает в некоторой мере скрытый характер, и это способствует свободному накоплению многочисленных мутаций и созданию большого резерва наследственной изменчивости в данной популяции. Такой резерв может быть легко мобилизован при изменениях внешней среды и является одним из основных условий высокой мобильности, т. е. эволюционной пластичности организмов. Таким образом, прогрессивное развитие регуляторных механизмов ведет у высших животных к неуклонному повышению их мобильности. Оно дает основные предпосылки для возможности дальнейшей эволюции возрастающими темпами.

Прогрессивное усложнение организации, централизация нервной системы животных и общее увеличение активности и индивидуальной приспособляемости как животных, так и растительных организмов являются важнейшими факторами, определяющими успех в борьбе за жизнь. Активизация форм борьбы за существование ведет к усилению избирательного характера элиминации, к увеличению эффективности естественного отбора и повышению скорости эволюции. Если у низших, более пассивных организмов, при преобладании общей элиминации взаимная конкуренция ведет главным образом лишь к повышению плодовитости, к ускорению развития и увеличению темпов размножения, то при более активных формах борьбы за существование гораздо большее значение приобретают сама организация и разнообраз-

ные формы ее реагирования. Только теперь все более разворачивается творческая роль естественного отбора. С развитием индивидуальной приспособляемости организмов увеличивается значение регуляторных процессов, возрастает общая стойкость организма, усложняется аппарат индивидуального развития с его системой механизмов, защищающих нормальное формообразование. За все эти процессы развития максимальной устойчивости высших организмов ответственна стабилизирующая форма естественного отбора. В процессе прогрессивной эволюции ее роль непрерывно возрастает. Мы рассматриваем, наравне с индивидуальной приспособляемостью организмов, стабилизирующую форму естественного отбора как дальнейший фактор, способствующий возрастанию темпов прогрессивной эволюции высших форм жизни.

Палеонтология дает нам много материалов, показывающих действительное наличие возрастающих темпов эволюции наиболее совершенных и активных организмов любой геологической эпохи. Это касается, в особенности, темпов эволюции отдельных прогрессивных филогенетических ветвей. Это справедливо, однако, и для всего процесса эволюции в целом.

Так как адаптивность организма в размножении, в его быстром развитии и интенсивном росте, активность в добыче жизненных средств для себя и для своего потомства, активность в защите от врагов и в конкуренции с другими организмами естественно определяются интенсивностью процессов обмена веществ, то можно говорить о повышении темпов жизни как об одном из выражений прогрессивной эволюции. Наибольшая активность, наибольшая интенсивность жизни, будучи результатом эволюции, является вместе с тем благоприятной почвой для ее дальнейшего ускорения, так как наиболее активные формы борьбы за существование связаны и с наибольшей эффективностью естественного отбора. Имеются все условия для того, чтобы процесс эволюции принял характер самоускоряющегося движения. С наибольшей скоростью шла специализация высших организмов каждой данной эпохи. Этой скорости специализации кладется, однако, предел, диктуемый относительной медленностью перестройки существующей уже системы корреляций, без чего про-

грессивная эволюция невозможна (возможна лишь «инадаптивная» в этом случае специализация).

Быстрая эволюция организмов и, в особенности, высших позвоночных, объясняется сложным сочетанием целого ряда благоприятных факторов: их высоким положением (активной защищенностью), высоким уровнем индивидуальной приспособляемости и общей жизненной активности, а также исключительным развитием регуляторных механизмов, защищающих нормальный онтогенез и нормальную жизнедеятельность и способствующих высокой пластичности (мобильности) организма при исторических преобразованиях климатов земной коры и ее живого населения, при завоевании новых территорий и проникновении в новые экологические ниши. Высокие темпы индивидуальной жизни высших организмов непрерывно связаны и с высокими темпами их эволюции.

Индивидуальная изменчивость как материал для эволюции

Индивидуальная изменчивость как материал для исторического изменения организмов является, следовательно, весьма гетерогенной. Хотя еще Дарвин отметил, что основное значение в этом смысле имеет наследственная изменчивость (т.е. мутации), эта последняя получает различное выражение в различных условиях. Если основным фактором эволюции является естественный отбор, то в этом процессе решающим оказывается именно конкретное выражение индивидуальных особенностей при данных условиях окружающей среды (т.е. «фенотип» организма). Поэтому мы не можем игнорировать и значения «ненаследственных» изменений, т.е. модификаций. Если они приспособительны, то они определяют переживание данных особей и тем самым влияют на их дальнейшее существование и эволюцию. Если они не приспособительны, то они ведут к элиминации таких особей, а вместе с тем и к утрате способности к таким невыгодным реакциям у данного вида. Однако приспособительные модификации представляют результат исторического развития форм реагирования, и их изменения, а также возникновение новых форм реагирования,

связанных с изменением наследственной базы, т.е. нормы реакций. Всякое же изменение нормы реакций означает мутацию. Таким образом, эволюция строится все же только на мутациях. Последние имеют всегда более или менее ясно выраженный скачкообразный характер. Они дискретны в своем возникновении, в своем выражении и в передаче своих признаков потомству. Они комбинируются, но не поглощаются. Это имеет огромное значение в процессе эволюции, позволяя создавать все новые, более выгодные, более устойчивые и жизненные комбинации. Однако и их выражение изменчиво, и не только в зависимости от условий среды, но и в зависимости от индивидуальных наследственных свойств организма. Выражение мутаций, а также их комбинаций может быть погашено и в гетерозиготной комбинации с аллеломорфной формой (нормой), и в более сложных комбинациях с другими мутациями, и в результате вмешательства регуляторных механизмов индивидуального развития организма. Оно может быть скрыто и в широких нормах индивидуальной приспособляемости организма к факторам внешней среды, и в широкой способности частей организма к взаимному приспособлению.

Это погашение выражения мутаций имеет не меньшее значение в процессе эволюции, чем дискретность их проявления. Если вторая дает возможность разнообразного комбинирования, то первое дает необходимые для этого предпосылки. Большинство мутаций в отдельности неблагоприятны. Погашение их выражения (если оно не слишком значительно) обеспечивает возможность их сохранения и накопления в популяции в скрытом виде. При возникновении удачных комбинаций они могут усилить свое выражение в том же процессе индивидуального приспособления, в переходе в гомозиготное состояние, в снятии регуляторных надстроек. При передаче изменений по наследству наиболее ответственна роль ядерных структур (хромосом), хотя результаты изменения последних и реализуются лишь в процессах взаимодействия с плазмой половых и соматических клеток. Если говорить об устойчивости организма в передаче его свойств по наследству, то за эту устойчивость ответственно во всяком случае не ядро, структуры которого относительно легко изменяе-

мы, а только система клетки в целом, вместе с ее регуляторными механизмами (а также система корреляций развивающегося организма).

В разных условиях внешней среды значение тех или иных форм изменчивости весьма различно. При закономерных изменениях факторов гетерогенной среды, в зависимости от местных условий или по сезонам (различающимся по физическим, а следовательно, и по биотическим факторам), большое значение приобретают адаптивные модификации. Тогда организация индивидуально изменчива – лабильна. Наследственные изменения могут быть мало заметными. Наоборот, при преобладании случайных и кратковременных изменений (колебаний) в факторах гомогенной, в общем, среды большое значение приобретает устойчивость формообразования, развитие регуляторных механизмов, устраняющих преждевременные – и в конечном счете ненужные («ошибочные») – реакции организма. В этих случаях организация устойчива – стабильна. Наследственные изменения могут легко выявляться (при мозаичном развитии). Это не исключает индивидуальной приспособляемости (лабильности), которая при регуляторном развитии может быть довольно разносторонней. Однако она принимает иные формы – приспособления молодого и вполне сформированного организма к условиям его существования через соответствующее поведение и функционирование органов. Образуется много вариантов организации, в которых отдельные наследственные изменения в значительной мере погашаются.

Понятие «нормального» фенотипа и «нейтральных», положительных и отрицательных, отклонений от нормы. Так как вопросы о границах «нормального» фенотипа, о критериях «нормы» и отклонений от этой «нормы» имеют большое значение для понимания механизма естественного отбора, то нам придется остановиться хотя бы на условных определениях этих понятий. В вопросах, касающихся естественного отбора, решающими моментами, с точки зрения теории Дарвина, являются переживание особи и оставление ею потомства. Поэтому переживание и оставление потомства должны служить единственным критерием для оценки индивидуальных свойств особи как «нормальных» для

данных исторически сложившихся условий среды или как положительных или отрицательных отклонений от этой «нормы». При этом «нормальный» тип, конечно, не будет ни фенотипически, ни генотипически однородным. Границы «нормы» будут столь же условны, как и границы, устанавливаемые систематиками по морфологическим признакам. Эти границы охватывают всегда известный диапазон вариаций. А так как они устанавливаются по пойманым в природе, следовательно, пережившим и нередко оставившим потомство, то наша условная норма фактически окажется очень близкой к типичным формам систематиков, когда они характеризуют малые систематические категории. Понятие «нормального» фенотипа условно охватывает, следовательно, всех особей данной популяции, достигающих зрелого состояния в нормальных условиях среды и оставляющих «нормальное» потомство такой же численности (среди этой «нормы» могут быть отдельные ничем не отличающиеся особи, которые случайно не оставили после себя потомства или случайно оставили очень большое потомство, — это не меняет положения).

Отдельные особи «нормального» фенотипа отличаются друг от друга индивидуальными особенностями, покоящимися в значительной мере (при одинаковых условиях среды) на генотипических различиях, представляя результат комбинирования многих мутаций. Все эти различия между особями или отклонения от средней характеристики нормы можно назвать нейтральными отклонениями. Условно можно отнести к нейтральным отклонениям и некоторые отрицательные вариации, которые при скрещивании между собой хотя и дают потомство, но менее жизнеспособное и менее плодовитое. При условии изоляции они не могли бы поддержать свое существование, но при обычном скрещивании с «нормальными» особями они все же оставляют жизнеспособное потомство и поэтому принимают участие в формировании генотипа данной популяции. Такие условно нейтральные отклонения полностью не элиминируются и, следовательно, имеют известное значение в процессе эволюции.

Нейтральными, или безразличными, отклонениями мы называем соответственно все те вариации, которые выражаются в

изменениях фенотипа, не выходящих за пределы «нормы» при нормальных условиях развития и при обычных условиях существования и скрещивания (т.е. при скрещивании с «нормальными» особями).

Положительными отклонениями от «нормы», а также положительными мутациями мы называем все те отклонения и мутации, которые при нормальных условиях развития и при обычных условиях существования оставляют после себя достигающее половой зрелости и плодовитое потомство, превышающее своей численностью исходные формы, т.е. распространяющееся в популяции (даже без повторного мутирования; вопроса случайной гибели мы здесь не касаемся).

Отрицательными отклонениями от «нормы», а также отрицательными мутациями мы будем называть все те отклонения от «нормы» и все мутации, которые при нормальных условиях развития и при обычных условиях существования, в частности при скрещивании с нормальными особями, не оставляют потомства или оставляют мало жизнеспособное или мало плодовитое потомство, рано или поздно исчезающее из популяции (т.е. численность потомства оказывается ниже численности исходных форм даже при скрещивании с нормальными особями). При наличии повторного мутирования они, конечно, не исчезают.

В составе «нормы» имеется всегда множество индивидуальных отклонений от некоторой средней, которые в значительной мере покоятся на различных комбинациях нейтральных, а также малых положительных и малых отрицательных мутаций, не выводящих отдельных особей за пределы нашей условной нормы. В потомстве «нормы» происходит непрерывное расщепление и перекрестное скрещивание (а также и мутирование), при которых, вследствие естественной элиминации неудачных комбинаций и значительной случайной гибели, обычно лишь небольшая часть особей образует новое поколение «нормы».

Оценивая значение индивидуальных отклонений в эволюции, мы должны, в первую очередь, отметить существование принципиальной разницы между крайне редкими положительными отклонениями и условной нормой, с одной стороны, и много-

численными отрицательными отклонениями от нее, с другой. Первые, оставляя какое-то потомство, дозревающее (хотя бы в числе одной особи) и скрещивающееся с другими «нормальными» особями, могут принять какое-то участие в дальнейшей эволюции (если они сами по себе не вносят чего-либо положительного, то возможно их участие в создании благоприятных комбинаций). Вторые не оставляют никакого потомства или их потомство оказывается бесплодным и не принимают никакого участия в дальнейшей эволюции. «Нормальные» особи все преходящи, но все они оставляют какой-то след в популяции. След этот не прямо зависит от характера мутации, так как выражения последней меняются при изменении генотипа в процессе скрещиваний. Так как огромное большинство отклонений имеет отрицательный характер, то наибольшее значение в процессе отбора получает селекционное преимущество «нормы» перед отрицательными от нее отклонениями.

Тема 6.8. Дивергенция. Конвергенция. Параллелизм

Эволюции каждой систематической группы определяется взаимоотношениями между особенностями среды, в которой протекает эволюция данного таксона, и его генетической организацией, которая сложилась в ходе его предшествующей эволюции.

Дивергенция.

Наиболее часто в ходе эволюции мы наблюдаем дивергенцию или расхождение признаков у видов, происходящих от общего предка. Дивергенция начинается на популяционном уровне. Она обусловлена различиями в условиях среды, в которых обитают и к которым по-разному приспосабливаются под действием естественного отбора дочерние виды.

Конвергенция (схождение признаков) наблюдается в тех случаях, когда неродственные таксоны приспосабливаются к одинаковым условиям. О конвергенции говорят в тех случаях, когда обнаруживается внешнее сходство в строении и функцио-

нировании какого-либо органа, имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение.

Конвергенция затрагивает не только отдельные органы. Неродственные виды животных, эволюционируя в сходных условиях среды, занимая сходные экологические ниши, часто приобретают совершенно поразительное сходство. В Австралии, Африке и Южной Америке обитает множество муравьев и термитов. Ниша муравьедов на разных континентах была заполнена разными неродственными видами млекопитающих. Ближайшие родственники каждого из них абсолютно на них непохожи. Только выбор экологической ниши и отбор на совершенствование приспособлений к этой нише сделал их внешне похожими друг на друга. Все они имеют длинный липкий язык и вытянутый хоботком нос, что позволяет им извлекать муравьев и термитов из их укрытий. Но при этом фундаментальные свойства анатомии этих видов позволяют безошибочно относить их к разным таксонам, несмотря на их конвергентное сходство. Данные молекулярно-генетического анализа убедительно показывают, что эти виды разделяют десятки миллионов лет независимой эволюции. Вымершие саблезубые формы хищных млекопитающих – пример параллельной эволюции.

Параллелизм – такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур. В качестве примера морфологического параллелизма можно указать на большое сходство формы тела у акулы, ихтиозавра (вымершей рептилии) и дельфина. Предки ихтиозавров и предки дельфинов были наземными животными. По мере освоения ими водной среды эволюция осевого скелета этих животных шла на основе гомологичных зачатков позвоночного столба в сходных условиях. Сходные направления естественного отбора привели к возникновению форм животных с близкими гидродинамическими характеристиками.

Другой причиной параллелизма может быть относительно высокая вероятность сходных мутаций одних и тех же генов. Согласно закону гомологических рядов Н.И. Вавилова родственные

виды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Так, например, для многих видов бабочек характерно наличие на крыльях глазков разной формы, величины и окраски. При этом ближайшие родственники этих бабочек этих глазков не имеют. Очевидно, что этот признак возникал независимо у разных видов, а не был унаследован от общих предков. От них все виды бабочек унаследовали гены, мутации которых приводят к образованию глазков. Примером такого же рода является неоднократно и явно независимое появление саблезубых форм. Наиболее известен саблезубый тигр.

Общие и частные приспособления.

Вопросы о возможных путях эволюционного процесса разработал А.Н. Северцов. Один из главных таких путей, по Северцову, – ароморфоз (арогенез), или возникновение в ходе эволюции приспособлений, которые существенно повышают уровень организации живых организмов и открывают перед ними совершенно новые эволюционные возможности. Такими приспособлениями были, например, возникновение фотосинтеза, полового размножения, многоклеточности, легочного дыхания у предков амфибий, амниотических оболочек у предков рептилий, теплокровности у предков птиц и млекопитающих и др. Ароморфозы – естественный результат эволюционных процессов. Они открывают возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания.

Ароморфозы не возникают мгновенно, при появлении они практически неотличимы от обычных адаптаций. Лишь по мере их эволюционной «шлифовки» естественным отбором, согласования с многочисленными признаками организма и широкого распространения у многих видов они становятся ароморфозами. Например, появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов не изменило кардинально образа их жизни, уровня организации и т.д. Однако в результате возникновения этой адаптации появилась возможность для освоения суши – обширной среды обитания. Эта возможность была активно использована в последующей эволюции, появились многие тысячи ви-

дов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, заполнивших разнообразные ниши обитания. Поэтому обретение позвоночными легких – крупный ароморфоз, приведший к повышению уровня организации многих видов.

Возникают и менее крупные ароморфозы. В эволюции млекопитающих их было несколько: появление шерстного покрова, живорождение, вскармливание детенышей молоком, приобретение постоянной температуры тела, прогрессивное развитие мозга и др. Высокий уровень организации млекопитающих, достигнутый благодаря перечисленным ароморфозам, позволил им освоить новые среды обитания.

Кроме такого крупного преобразования, как ароморфоз, в ходе эволюции от-дельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным условиям среды. Такие приспособления А.Н. Северцов назвал идиоадаптациями. Разнообразии форм у насекомоядных млекопитающих – пример идиоадаптации.

Идиоадаптации – это приспособления организмов к окружающей среде без принципиальной перестройки биологической организации. Пример идиоадаптации – разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих, разные виды которых, имея общий исходный уровень организации, смогли приобрести свойства, позволившие им занять разные места обитания в природе.

Среди многих паразитических организмов мы обнаруживаем явление общей дегенерации, то есть резкого упрощения организации, связанного с исчезновением целых систем органов и функций. У крабов известен паразит саккулина, имеющий вид мешка, набитого половыми продуктами, и обладающий пищеварительной системой, пронизывающей тело хозяина. Его далекие предки принадлежали к усоногим ракам и обитали на дне моря, прикрепляясь к подводным камням. Их потомки постепенно перешли к паразитическому способу существования, утратив во взрослом состоянии почти все органы. Несмотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, виды, идущие по этому пути, могут увеличивать численность и ареал.

Соотношение путей и темпы эволюции. Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга, причем ароморфозы происходят значительно реже идиоадаптации. Но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув путем ароморфоза, новые, высшие по организации группы организмов занимают другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации, иногда и дегенерации, которые обеспечивают организмам освоение новой для них среды обитания.

Законы эволюции на уровнях выше видового вытекают из принципов, работающих на популяционно-видовом уровне. Однако, чем дальше в прошлое, тем менее определенно мы видим детали эволюционного процесса, тем менее точно мы можем датировать ископаемые останки. Когда их возраст около 1 млн. лет, точность датировки колеблется в пределах нескольких тысяч лет. Ископаемые останки динозавров, которые жили около 120 млн. лет назад, ученые могут датировать с точностью до десятков или сотен тысяч лет. Для эпохи трилобитов (400 млн. лет назад) максимальная точность датировки падает до полумиллиона лет. Чем дальше вглубь времен, тем меньше мы находим ископаемых останков. Изменения морфологии, которые в далеком прошлом, происходили в течение десятков и сотен тысяч лет, десятков и сотен тысяч поколений, иногда кажутся в палеонтологической летописи, практически мгновенными. Это создает большие трудности в изучении конкретных механизмов эволюционных изменений.

Освоение новой среды обитания сопровождается интенсивным естественным отбором по некоторым признакам. Для предков птиц таким признаком было крыло и структуры с ним прямо связанные. Соответствующий орган, структура или функция эволюционируют очень быстро, тогда как другие отстают. Таким образом, отмечается не взаимосвязанное и плавное образование всех элементов формирующегося нового типа организации, в данном случае птиц, а мозаичная эволюция, т.е. смешение старых и новых признаков.

Миграция как фактор эволюции

Генетические различия между локальными популяциями возникают под действием разных факторов эволюции. Каждый вид живых организмов можно рассматривать как группу локальных популяций. Эти популяции часто отличаются друг от друга по генетическому составу. Эти различия обусловлены теми факторами эволюции, которые мы рассматривали выше.

Каждая конкретная мутация является редким событием. Поэтому каждая популяция имеет свой, характерный только для нее, набор мутантных аллелей.

Все популяции одного вида живут в сходных условиях. Однако для видов, широко распространенных, эти условия оказываются несколько различными в разных частях ареала. Эти различия касаются как абиотических факторов, таких как особенности климата, химического состава почвы и воды, так и биотических (набор и численность хищников и паразитов, видов конкурентов). Естественный отбор приспособливает каждую популяцию к локальным условиям среды. Так, например, в городских популяциях березовой пяденицы он приводит к повышению частоты темных форм, а в сельских – к ее понижению. В популяциях человека, населяющих малярийные районы, отбор поддерживает высокую частоту различных мутантных форм гемоглобина, а в других районах он эти формы элиминирует. Тем самым естественный отбор усиливает генетические различия между популяциями.

Каждая локальная популяция имеет свою историю колебаний численности. В одних она остается постоянно высокой. Чаще всего это популяции, населяющие центр видového ареала. В других популяциях, как правило, периферических, она колеблется в широких пределах. Многие из этих популяций часто проходят через «бутылочное горлышко» численности. Дрейф генов меняет генетический состав этих популяций случайным и непредсказуемым образом. В результате усиливаются генетические различия между локальными популяциями.

Миграция нивелируют генетические различия между популяциями. Популяции одного вида, как правило, не изолированы друг от друга. Между ними постоянно происходит обмен генами.

Животные из одной популяции переселяются в другую. Пыльца и семена растений переносятся ветром, течениями, животными из одной популяции в другую. Интенсивность обмена генами между популяциями зависит от расстояния между ними, радиуса индивидуальной активности у животных и распространения пыльцы и семян у растений и многих других причин.

В результате обмена мигрантами между двумя соседними популяциями, отличающимися по генетическому составу, частоты аллелей в каждой из них меняются из поколения в поколение. Эти изменения тем более значительны, чем больше различия между популяциями в частотах аллелей и интенсивнее миграция. Поскольку мы определили эволюцию как изменение частот аллелей в популяциях, мы можем рассматривать миграцию как фактор эволюции.

Эволюционным последствием миграции и обмена генами является нивелировка генетических различий между локальными популяциями. Таким образом, миграция как фактор эволюции, противодействует таким дифференцирующим популяции факторам – отбору, дрейфу генов и мутационному процессу. В этом смысле она тормозит эволюцию. Естественный отбор приспосабливает популяцию к локальным условиям существования, оставляя в ее генетическом составе наиболее адаптивные аллели. Миграция этому противодействует, постоянно поставляя в популяцию менее приспособленные к той среде, в которой живет эта популяция, варианты генов. Светлые сельские формы березовой пяденицы, мигрируя в города и вливаясь в состав локальных популяций, снижают их среднюю приспособленность.

Однако мы знаем, что приспособленность того иного аллеля – весьма относительное понятие. Она может меняться во времени. Аллель, который является сегодня чрезвычайно полезным, завтра при изменении среды может утратить свои адаптивные преимущества или стать вредным, и наоборот, аллель, вредный сегодня может стать полезным завтра. При снижении уровня загрязнения воздуха в городах, светлые формы березовой пяденицы вновь приобрели приспособительную ценность. Городские популяции бабочек смогли быстро приспособиться к этим изме-

нения, в том числе и потому, что они никогда не были абсолютно изолированными от сельских, что всегда существовал обмен генами между ними.

Обмен генами извне «страхует» популяцию от чрезмерной специализации. Он приводит к тому, что в каждой популяции постоянно поддерживается внутренняя генетическая гетерогенность. Благодаря миграциям создается тот запас изменчивости, который гарантирует возможность приспособления популяций к меняющимся условиям.

Благодаря миграциям поддерживается генетическое единство вида. Мутация, возникшая в любой из локальных популяций, имеет шанс распространиться на весь вид в целом. Мутации возникают случайно. Мутация, обеспечивающая устойчивость насекомых к инсектицидам, с равной вероятностью может возникнуть и в той популяции, которая обрабатывается инсектицидами, и в той, которая такому воздействию не подвергается. Благодаря миграциям, новые мутации проникают в те популяции, где они оказываются полезными.

Исследуя устойчивость насекомых к инсектицидам, ученые обнаружили, что генетические механизмы устойчивости оказались неодинаковыми в различных популяциях. В одних случаях устойчивость определялась доминантным геном, в других – рецессивным, отмечено не только аутосомное наследование, но и наследование, сцепленное с полом. Обнаружены случаи полигенного и цитоплазматического наследования. Соответственно и физиологические механизмы устойчивости к инсектицидам оказались различными. Среди них: накопление яда кутикулой; повышенное содержание липидов, способствующих растворению инсектицида; повышение устойчивости нервной системы к действию ядов; снижение двигательной активности и др. Разные популяции оказываются устойчивы к разным типам инсектицидов. Эти адаптации – в каждой популяции своя – подхватываются и усиливаются естественным отбором. Благодаря обмену мигрантами популяции могут обмениваться своими приспособлениями. В результате под влиянием миграции и естественного отбора

формируется общая для вида многокомпонентная система устойчивости к целому спектру инсектицидов.

Обмен генами между популяциями поставляет материал для естественного отбора, который работает над тем, чтобы свести частные локальные адаптации воедино и тем самым повысить приспособленность их носителей. Таким путем создается общий генофонд вида, в котором аллели отдельных генов подобраны по их совместимости друг с другом.

Тема 6.9. Возникновение адаптаций в результате естественного отбора

Адаптациями называются свойства и признаки организмов, которые обеспечивают приспособление к той среде, в которой эти организмы живут. Адаптацией также называют процесс возникновения приспособлений. Популяции березовой пяденицы приспособились к изменившимся внешним условиям благодаря накоплению мутаций темной окраски. В популяциях человека, населяющих малярийные районы, адаптация возникла благодаря распространению мутации серповидно-клеточной анемии. И в том, и в другом случае, адаптация достигается за счет действия естественного отбора.

При этом материалом для отбора служит наследственная изменчивость, накопленная в популяциях. Поскольку разные популяции отличаются друг от друга по набору накопленных мутаций, то к одним и тем же факторам внешней среды они приспособляются по-разному. Так, африканские популяции адаптировались к жизни в малярийных районах за счет накопления мутаций серповидно-клеточной анемии HbS, а в популяциях, населяющих юго-восточную Азию устойчивость к малярии сформировалась на основе накопления ряда других мутаций, которые в гомозиготном состоянии также вызывают болезни крови, а в гетерозиготном – обеспечивают защиту от малярии.

Покровительственная, предохраняющая и подражательная окраска (широко распространенные адаптации (мимикрия)).

Покровительственная окраска позволяет животным становиться незаметными, сливаясь с субстратом. Одни насекомые поразительно сходны с листьями деревьев, на которых они обитают, другие напоминают засохшие веточки или шипы на стволах деревьев. Эти морфологические адаптации дополняются поведенческими приспособлениями. Насекомые выбирают для укрытия именно те места, где они менее заметны.

Несъедобные насекомые и ядовитые животные – змеи и лягушки, имеют яркую, предохраняющую окраску. Хищник, раз столкнувшись с таким животным, надолго ассоциирует этот тип окраски с опасностью. Этим пользуются некоторые неядовитые животные. Они приобретают поразительное сходство с ядовитыми, и тем самым снижают опасность со стороны хищников. Уж имитирует окраску гадюки, муха подражает пчеле. Это явление называется мимикрией.

Очевидно, что такие приспособления как покровительственная и предохраняющая окраски и мимикрия возникали путем постепенного отбора всех тех мелких отклонений в форме тела, в распределении определенных пигментов, во врожденном поведении, которые существовали в популяциях предков этих животных. Одной из важнейших характеристик естественного отбора является его *кумулятивность* – его способность накапливать и усиливать эти отклонения в ряду поколений, слагая изменения отдельных генов и контролируемых ими систем организмов.

Самая трудная проблема – это начальные стадии возникновения адаптаций.

Естественный отбор подхватывает все те мельчайшие изменения, которые усиливают сходство в окраске и форме с субстратом, сходство между съедобным видом и тем несъедобным видом, которому он подражает. Следует учитывать, что разные виды хищников пользуются разными методами поиска добычи. Одни обращают внимание на форму, другие на окраску, одни обладают цветным зрением, другие нет. Поэтому естественный от-

бор автоматически усиливает, насколько это возможно, сходство между имитатором и моделью и приводит к тем изумительным адаптациям, которые мы наблюдаем в живой природе.

Возникновение сложных адаптаций. Многие адаптации производят впечатление тщательно продуманных и направленно спланированных устройств. Как такая сложнейшая структура как глаз человека могла возникнуть путем естественного отбора случайно возникавших мутаций?

Ученые предполагают, что эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн. лет назад. Ученые попытались смоделировать этот процесс на компьютере. Они показали, что глаз, подобный сложному глазу моллюска, мог возникнуть из слоя фоточувствительных клеток при относительно мягком отборе всего за 364000 поколений. Иными словами, животные, у которых смена поколений происходит каждый год, могли сформировать полностью развитый и оптически совершенный глаз в менее, чем за полмиллиона лет. Эта очень короткий срок для эволюции, если учесть, что средний возраст вида у моллюсков равняется нескольким миллионам лет.

Все предполагаемые стадии эволюции глаза человека мы можем обнаружить среди ныне живущих животных. Эволюция глаза шла разными путями в разных типах животных. Благодаря естественному отбору независимо возникло множество разных форм глаза, и человеческий глаз – только один из них, причем не самый совершенный

Отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе лучшие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем.

Эволюция не создает новых конструкций «с чистого листа», она меняет (часто неузнаваемо меняет) старые конструкции, так чтобы каждый этап этих изменений был приспособительным. Любое изменение должно повышать приспособленность его носителей или, хотя бы, не снижать ее. Эта особенность эволюции

ведет к неуклонному совершенствованию различных структур. Она же является причиной несовершенства многих адаптаций, странных несообразностей в строении живых организмов.

Следует помнить, однако, что все приспособления, сколь бы совершенны они ни были, носят относительный характер. Понятно, что развитие способности к полету не очень хорошо совмещается с возможностью быстро бегать. Поэтому птицы, обладающие наилучшими способностями к полету, – плохие бегуны. Напротив, страусы, которые не способны летать, прекрасно бегают. Приспособление к определенным условиям может быть бесполезно или даже вредно при появлении новых условий. Однако условия обитания меняются постоянно и иногда очень резко. В этих случаях накопленные ранее адаптации могут затруднить формирование новых, что может вести к вымиранию больших групп организмов, как это случилось более 60–70 млн. лет назад с некогда очень многочисленными и разнообразными динозаврами.

РАЗДЕЛ 7. ГЕНЕТИКА

Тема 7.1. Этапы развития генетики

Генетика – наука, изучающая закономерности и материальные основы наследственности и изменчивости.

Этапы развития генетики – 1-й этап

История развития генетики начинается с 1900 года, когда трое ученых – голландец Гуго Де Фриз, немец Карл Корренс и австриец Эрих Чермак независимо друг от друга установили важные закономерности наследования признаков в потомстве. Как оказалось, они всего-навсего заново переоткрыли уже сформулированные в 1865 г. Грегором Менделем законы наследственности, изложенные им в статье «Опыты над растительными гибридами». Результаты гибридизации, полученные в первое десятилетие 20 в. полностью подтвердили менделевские законы и показали их универсальность для организмов, размножающихся половым путем. Опыты Менделя по скрещиванию различных сортов гороха были тщательно продуманы и отличались глубиной и математической точностью. Главное достижение Менделя заключается в том, что он сформулировал законы наследования признаков в ряду поколений – 1-й – Закон единообразия гибридов первого поколения, 2-й – Закон расщепления, 3-й – Закон независимого комбинирования признаков. Биологи Де Фриз, Корренс, Чермак подтвердили менделевские законы и показали их универсальность для организмов, размножающихся половым путем. Менделем также разработан гибридологический метод изучения наследственности, то есть правила скрещивания организмов и учета признаков у их потомства. Непременные правила, которым следуют все генетики:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду.
2. Скрещиваемые организмы должны четко различаться по отдельным признакам.
3. Изучаемые признаки должны быть константными.
4. Необходима характеристика и количественный учет всех классов расщепления.

Другим наиболее важным достижением генетики того времени была мутационная теория, предложенная Де Фризом. Согласно теории Де Фриза, новые наследственные признаки (мутации) возникают в результате внезапных (спонтанных) изменений дискретных единиц. Датский ботаник Иоганнсен предложил называть «менделевские наследственные факторы» словом – «ген». Он также ввел и определил понятия «генотип» и «фенотип».

На этом этапе закономерности наследования признаков изучались на уровне целого организма.

2-й этап (1911–1953 г.г.)

Характеризуется переходом наследственности на клеточный уровень исследования (цитогенетика). Развитие учения о клетке привело к уточнению строения, формы и количества хромосом. Было установлено, что гены – это участки хромосом. Это открытие послужило важной предпосылкой утверждению хромосомной теории наследственности. Решающее значение в ее обосновании имели исследования американского ученого Моргана и его сотрудников (1910–1911 г.г.). Ими было установлено, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке, образуя группы сцепления. Число групп сцепления соответствует числу пар гомологичных хромосом.

3-й этап

Отражает достижения молекулярной биологии и связан с изучением наследственности на молекулярном уровне. На этом этапе были изучены взаимоотношения между генами и ферментами и сформулирована теория: «один ген – один фермент». Этот этап также связан с расшифровкой строения молекулы ДНК. Уотсон и Крик в 1953 г. установили двухцепочечную двухспиральную структуру ДНК. Каждая молекула ДНК обладает свойством удваиваться и передавать наследственную информацию. Расшифрован генетический код и механизм его действия. Были найдены методы получения мутаций. Появление генной инженерии – наука, которая занимается направленным изменением генетической информации клеток и организмов. Основные этапы изменения генотипа заключаются в следующем:

- 1) выделение гена из клетки донора или искусственный его синтез;
- 2) приспособление гена к молекуле ДНК, способной ввести его в клетку-реципиент;
- 3) включение гена в геном клетки-реципиента;
- 4) активация гена и проявление информации в фенотипе клетки.

Тема 7.2. Генетический код. Свойство генетического кода

Данные, свидетельствующие о том, что генетическим материалом является ДНК:

1. 1928 г. – изучение трансформации бактерий (передача наследственных признаков от одной бактерии к другой). Изучались два штамма пневмококков. Один из них был вирулентным (болезнетворным). Мыши, которым его вводили, погибали. Другой был авирулентным и не вызывал гибели мышей. Если убитые вирулентные бактерии вводились мышам вместе с живыми авирулентными, то некоторые мыши погибали. Более того, хотя мыши не получали живых вирулентных бактерий, в их трупах они были обнаружены. Был сделан вывод, что часть генетического материала из вирулентных бактерий проникла в авирулентные и сделала их вирулентными. В 1944 г. опыты были продолжены. Были выращены вирулентные клетки. Их разрушили и разделили на отдельные компоненты: углеводы, белки, липиды и ДНК. Затем каждый из этих компонентов добавили к отдельной культуре авирулентных бактерий, только при добавлении ДНК авирулентные бактерии превратились в вирулентные. Таким образом, ДНК наделила бактерии признаком, которого раньше у них не было.

2. Изучение бактериофагов. Бактериофаг состоит из ДНК, заключенного в белковую оболочку. Белки содержат серу, но не содержат фосфор, а ДНК содержит фосфор, не содержит серу. Фаги выращивались в бактериях, живших на радиоактивной среде. При этом в оболочку фага встраивалась радиоактивная сера, а в его ДНК – радиоактивный фосфор. Затем фагов

переносили на нерадиоактивные бактерии – в них всегда проникал только фосфор, а сера оставалась снаружи. Таким образом, генетическим материалом является ДНК, а не белок.

3. В соматических клетках всех организмов ДНК вдвое больше, чем в половых. Именно такое распределение необходимо для генетического материала.

Ген – участок ДНК, определяющий структуру одного белка. *Кодон (триплет)* – единица генетической информации, кодирующая одну аминокислоту. К 1965 г. генетический код был полностью расшифрован американскими учеными. *Стоп-кодон*, или *бессмысленный кодон* – определяет начало и конец синтеза белка (рис 3).

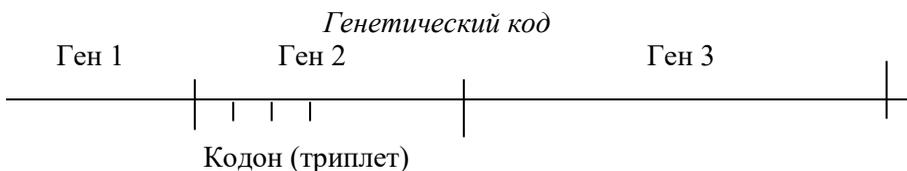


Рис. 3. ДНК

Свойства генетического кода:

1) триплетный – одна аминокислота кодируется тремя нуклеотидами;

2) вырожденный, т.е. несколько кодонов могут кодировать одну и ту же аминокислоту;

3) код не является двусмысленным, т.е. один кодон не может кодировать две разные аминокислоты;

4) универсальный, т.е. свойственный всем живым организмам на Земле;

5) код не перекрывающийся, т.е. кодоны одного гена не перекрывают друг друга;

6) код компактный, т.е. между кодонами и-РНК нет нуклеотидов, не кодирующих аминокислоту.

Генетический код – свойственная всем живым организмам система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов.

Тема 7.3 Скрещивания. Цитологические основы моногибридного скрещивания

Моногибридное скрещивание – такое скрещивание, при котором родительские особи различаются по одной паре признаков. **Доминантный признак** – признак, подавляющий развитие другого альтернативного признака. **Рецессивный** – подавляемый. **Гомозиготные особи** – особи, не обнаруживающие в своем потомстве расщепления. **Гетерозиготные особи** – особи, обнаруживающие в своем потомстве расщепление признаков.

Гипотеза чистоты гамет: появление среди гибридов второго поколения особей с рецессивными признаками позволило Менделю сделать заключение о том, что «зататки», определяющие рецессивный признак, в гетерозиготном состоянии не исчезают, а только подавляются. Гипотеза утверждает, что у гибридной гетерозиготной особи половые клетки чисты, т.е. имеют по одному аллелю из данной пары генов.

Цитологические основы моногибридного скрещивания (это значит объяснить единообразие при скрещивании гомозигот в первом поколении и расщепление 3 : 1 при скрещивании гетерозигот с точки зрения процесса мейоза). Аллельные гены находятся в гомологичных хромосомах. Во время редукционного деления мейоза гомологичные хромосомы располагаются на экваторе клетки попарно и к полюсам дочерних клеток расходятся по одной хромосоме из каждой пары. Таким образом, из пары аллельных генов в половую клетку попадает только один. Гомозиготные организмы образуют только один тип гамет A или a . При скрещивании все особи получают гетерозиготными по генотипу, а по фенотипу проявляется доминантный признак. При скрещивании гетерозиготных гибридов каждый может образовывать гаметы двух типов A и a . Возможны четыре варианта сочетания полученных гамет AA , Aa , Aa и aa . Доминантная гомозигота и гетерозиготы дадут проявление доминантного признака, а рецессивная го-

мозигота – рецессивного признака, т.е. получается соотношение 3 : 1.

Реципрокное скрещивание – такая пара скрещиваний, в которой организмы с доминантными и рецессивными признаками используются и как материнские, и как отцовские. В подавляющем большинстве случаев реципрокные скрещивания дают одинаковые результаты (расщепление одинаково независимо от того приносит тот или иной признак материнский или отцовский организм. *Анализирующее скрещивание* – скрещивание организма с формой гомозиготной по рецессивной аллели. По результатам скрещивания можно определить гомозиготен или гетерозиготен организм. *Дигибридное скрещивание* – скрещивание организмов, различающихся по двум парам признаков.

РАЗДЕЛ 8. РАСЧЁТНЫЕ ЗАДАНИЯ И СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

8.1. Генетика

Моногибридное скрещивания. Решение задач

Цель занятия: знакомство с основными закономерностями наследования (доминированием и расщеплением) при моно- и дигибридном скрещиваниях.

Материалы и оборудование: демонстрационная таблица (схема наследование окраски семян у гороха (с решеткой Пеннета)); калькулятор.

Скрещивание, в результате которого анализируется передача одного признака, называется *моногибридным*.

Скрещивание обозначают знаком умножения (\times). При написании схемы скрещивания на первое место обычно ставят материнский организм, а на второе – отцовский. Женский пол обозначают знаком ♀, мужской – ♂.

Родительские организмы обозначают латинской буквой *P*.

Организмы, полученные от скрещивания особей с различными признаками, – *гибриды*, а совокупность таких гибридов – *гибридное поколение*. Гибридное поколение принято обозначать латинской буквой *F* с цифровым индексом, соответствующим порядковому номеру гибридного поколения. Например, первое поколение обозначают F_1 ; если гибридные организмы скрещиваются между собой, то их потомство обозначают F_2 , третье поколение – F_3 и т.д. Гибридологический анализ обычно состоит из системы скрещиваний, куда входит получение первого поколения (F_1) и второго (F_2) – от скрещивания гибридов F_1 между собой.

Пример оформления задачи: у пшеницы ген карликовости доминирует над геном нормального роста. Каковы генотипы исходных форм, если в потомстве 50% растений оказались карликовыми?

Ход решения.

A – карликовость;

a – нормальный рост.

P: ♀ *Aa* × ♂ *aa*

G: *A, a; a*

F₁: *Aa, aa.*

Ответ: генотипы родителей *Aa, aa.*

Статистическая обработка полученных результатов.

Полученное в опыте в *F₂* соотношение отличается от теоретически ожидаемого 3 : 1 или 1: 1. Решение вопроса о том, случайно ли это различие или расщепление не соответствует теоретически ожидаемому, возможно только с помощью статистических методов. Очень прост и удобен метод χ^2 (хи-квадрат). Применение этого метода сводится к расчету величины χ^2 и ее оценке. Расчет осуществляется по формуле:

$$\chi^2 = \sum d^2/q,$$

где *d* – отклонение фактически полученных данных от теоретически ожидаемых для каждого класса;

q – ожидаемое число особей.

χ^2 должно быть меньше χ^2_{st} (приложение 2). Число степеней свободы (*v*) определяется как величина равная, числу классов минус единица (*n – 1*). Пример расчета и оценки величины χ^2 представлены в таблице 8.1.1.

Таблица 8.1.1

	<i>A–</i>	<i>aa</i>
Наблюдаемое расщепление (<i>p</i>)	78	18
ВСЕГО:	96	
Ожидаемое соотношение	3	1
ВСЕГО:	4	
Ожидаемое расщепление (<i>q</i>)	72	24
ВСЕГО:	96	
Отклонение (<i>d</i>):	+6	-6

Примечание: $\chi^2 = 36/72 + 36/24 = 0,50 + 1,50 = 2,00$;
 $v = 2 - 1 = 1$; $P > 0,05$; $\chi^2 < \chi^2_{st}$.

Задание:

1. Заполните таблицу 8.1.2:

Таблица 8.1.2

<i>Скрещивание</i>	<i>Доминирование</i>	<i>Расщепление по генотипу</i>	<i>Расщепление по фенотипу</i>
Моногибридное	Полное Неполное		

2. Решите задачи:

1. У томатов ген, обуславливающий красный цвет плодов доминирует над геном желтой окраски. Какие по цвету плоды окажутся у растений, полученных от скрещивания:

а) гетерозиготных красноплодных растений с желтоплодными?

б) гомозиготных красноплодных растений с желтоплодными?

2. Скрещивание между собой двух морских свинок, отличающихся курчавой шерстью, дало 18 курчавых и пять гладких потомков. Какая часть курчавых потомков гомозиготна по этому признаку?

3. Ген раннего созревания ячменя доминирует над поздней спелостью. Особи, полученные от скрещивания гомозиготного раннеспелого ячменя с позднеспелым скрещиваются между собой. Какое будет потомство?

4. Голубоглазый мужчина, родители которого имеют карие глаза, женился на кареглазой женщине, у отца которой глаза были голубые, а у матери – карие. Какое потомство можно ожидать от этого брака, если известно, что ген кареглазости доминирует?

5. Иммуность овса к головне доминирует над поражаемостью этой болезнью. Определите, какое потомство получится от

скрещивания гомозиготных иммунных особей с растениями, поражаемые головней? Какое потомство получится от скрещивания гибрида первого поколения с растением, лишенным иммунитета?

6. В парниках высажена рассада томатов, выращенная из гибридных семян. 31 750 кустов этой рассады дали плоды грушевидной формы, а 95 250 кустов – круглой формы. Сколько среди них гетерозиготных кустов? Ген круглой формы доминирует.

7. Гигантский рост растений овса – рецессивный признак. Что можно сказать о генотипах родительской пары, если половина потомства имеет нормальный, а половина – гигантский рост? А если только четверть потомства отличается гигантизмом?

Вопросы для повторения и обсуждения:

1. Дайте определение терминам: ген, аллельный ген; доминантность, рецессивность.
2. Каковы клеточные основы гипотезы «чистоты» гамет?
3. Какие организмы называют чистотелинейными, какие гибридными?
4. В чем суть закона единообразия F_1 ?
5. В чем суть закона расщепления F_2 ?
6. Какое скрещивание называется анализирующим (F_A) и почему?
7. Что такое неполное доминирование?

Дигибридное скрещивание

Цель занятия: знакомство с основными закономерностями наследования (доминированием, расщеплением, независимым наследованием) при дигибридном скрещивании.

Материалы и оборудование: демонстрационная таблица (наследование окраски и формы семян у гороха (с решеткой Пеннета)), калькулятор.

Скрещивание, в результате которого анализируется передача двух признаков, называется *дигибридным*. Гибриды, гетерозиготные по двум генам (F_1), называют *дигетерозиготными*.

Дигибридное расщепление представляет собой по существу два независимо идущих моногибридных, которые как бы

накладываются друг на друга. Это может быть выражено алгебраически как квадрат двучлена $(3+1)^2$. Более общая формула для полигибридного скрещивания $(3+1)^n$, где n – число одновременно анализируемых признаков.

Задание:

1. Заполните таблицу 8.1.3:

Таблица 8.1.3

<i>Скрещивание</i>	<i>Доминирование</i>	<i>Расщепление по генотипу</i>	<i>Расщепление по фенотипу</i>
Дигибридное	Полное Неполное		

2. Решите задачи:

1. У человека некоторые формы близорукости доминируют над нормальным зрением, а цвет карих глаз над голубым. Какое потомство можно ожидать от брака гетерозиготных по обоим признакам родителей? Какое потомство можно ожидать от брака гетерозиготного мужчины с женщиной, имеющей голубые глаза и нормальное зрение?

2. У человека имеется два вида слепоты и каждая определяется своим рецессивным геном. Гены обоих признаков находятся в разных парах хромосом. Какова вероятность того, что ребенок родится слепым, если отец и мать его страдают одним и тем же видом наследственной слепоты, а по другой паре генов нормальны? Какова вероятность рождения ребенка слепым в семье в том случае, если отец и мать страдают разными видами наследственной слепоты, имея в виду, что по обоим парам генов они гомозиготны?

3. У человека имеются две формы глухонемоты, которые определяются рецессивными не сцепленными генами. Какова вероятность рождения детей глухонемыми в семье, где отец и мать страдают одной и той же формой глухонемоты, а по другой форме они гетерозиготны? Какова вероятность рождения детей глухонемыми в семье, где оба родителя страдают разными

формами глухонемоты, а по второй паре генов глухонемоты каждый из них гетерозиготен?

4. В генотипе людей страдающих болезнью Клайнфельтера, имеется не пара, а тройка половых хромосом – X, X, Y . С какими нарушениями мейоза может быть связано возникновение такого ненормального хромосомного набора? Перебирая все возможные случаи, укажите другие возможные отклонения от нормы комплекса половых хромосом в генотипе человека.

5. Скрещиваются два сорта льна, один из которых имеет розовую окраску цветков и нормальные лепестки. В F_1 окраска цветка розовая, лепестки нормальные. В F_2 расщепление: 40 розовых нормальных, 8 розовых гофрированных, 4 белых гофрированных и 14 белых нормальных. Как наследуется окраска цветка и тип венчика?

6. У человека ген карих глаз доминирует над голубыми глазами, а праворукость над леворукостью. Какими могут быть дети, если родители их гетерозиготы? Какими могут быть дети, если отец левша, но гетерозиготен по цвету глаз, а мать голубоглазая, но гетерозиготна в отношении умения владеть руками?

7. Черные морские свинки с курчавой шерстью при скрещивании друг с другом дали двух потомков – курчавого белого и гладкого черного. Какое потомство можно ожидать в дальнейшем от этих свинок?

Вопросы для повторения и обсуждения:

1. Какое скрещивание называется дигибридным?
2. Назовите формулы расщепления в F_2 по вариантам признака и по сочетаниям аллельных генов при дигибридном скрещивании (неполное доминирование).
3. Назовите формулы расщепления в F_2 по вариантам признака и по сочетаниям аллельных генов при дигибридном скрещивании (полное доминирование).
4. Что такое генетическая рекомбинация?

5. Как формулируется закон независимого наследования признаков?

6. Каковы клеточные основы этой закономерности?

7. Какой вывод можно сделать о генетической структуре организма, если при анализирующем скрещивании образуется четыре вида потомков в отношении 1 : 1 : 1 : 1?

Полигибридное скрещивание.

Решение задач

Цель занятия: знакомство с основными закономерностями наследования при полигибридном скрещивании.

Материалы и оборудование: калькулятор.

Скрещивание, в результате которого анализируется передача трех признаков, называется *тригибридным*. Гибриды, гетерозиготные по трем генам (F_1), называют *тригетерозиготными*. Точно также рассматривают *тетра-*, *пента-* и в общем случае *полигибридные скрещивания* и соответственно *тетра-*, *пента-* и *полигетерозиготы*.

Задание:

Решите задачи:

1. Гомозиготная дрозофила желтого цвета с очень узкими крыльями и без щетинок скрещена с обычной дрозофилой. Какими будут гибриды и какое потомство получится в результате скрещивания между собой этих гибридов? Известно, что рецессивный ген желтой окраски и доминантный ген узких крыльев находятся во второй хромосоме, а рецессивный ген отсутствия щетинок – в третьей.

2. Некоторые формы катаракты и глухонемоты у человека передаются как аутосомные несцепленные рецессивные признаки. Отсутствие резцов, клыков на верхней челюсти также рецессивный несцепленный признак. Какова вероятность рождения детей со всеми тремя аномалиями в семье, где оба родителя гетерозиготны по трем парам генов?

3. Среди потомков можно выделить 8 различных типов особей в соотношении $1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1$. Напишите возможный генотип каждой из двух родительских форм (можно использовать любые символы).

4. У томатов красная окраска плодов обусловлена доминантным геном Y , а желтая – его рецессивным аллелем y ; высокие стебли – доминантным геном D , карликовость – его рецессивным аллелем d ; гладкая кожица – доминантным геном H , опушенная – его рецессивным аллелем h . Скрещивается растение, гомозиготное по признакам красной окраски плодов, высокого стебля и гладкой кожуры, с карликовым растением, дающим желтые опушенные плоды:

а) укажите генотип родительских растений;
б) укажите генотип и фенотип потомства F_1 ;
в) какая часть потомства в F_2 будет иметь желтые опушенные плоды и карликовый рост?

г) какая часть потомства в F_2 будет иметь красные гладкие плоды и высокий стебель?

д) какая часть потомства в F_2 будет иметь красные гладкие плоды и карликовый рост?

е)какая часть потомства в F_2 будет гетерозиготна по всем трем парам аллелей?

ж) какая часть потомства F_2 будет гомозиготна по всем трем парам аллелей?

5. Скрещиваются особи $AaBbCcDd \times AabbCCDd$. Какую часть в потомстве составят особи с генотипом:

а) $AabbCCdd$;

б) $AaBbCcDd$;

в) $Aabbccdd$;

г) $A-B-C-D-?$

6. Известно, что растение имеет генотип $AaBbccDdEEFfGg$:

а) сколько различных типов гамет образует это растение;

б) сколько разных фенотипов может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении, если предположить полное доминирование по всем парам аллелей?

в) сколько разных генотипов будет в потомстве этого растения при его самоопылении?

г) сколько разных фенотипов может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении, если предположить неполное доминирование по всем парам аллелей?

7. Ниже указаны: слева – обычные генетические отношения, а справа – различные ситуации, предлагаемые для объяснения каждого из этих отношений. Найдите правильное объяснение:

3 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_A .

1 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_A .

1 : 2 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_A .

1 : 1 : 1 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_A .

9 : 3 : 3 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_A .

1 : 2 : 2 : 4 : 1 : 2 : 1 : 2 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;

- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_4 .

1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1

- а) одна пара генов; две пары генов; три пары генов;
- б) полное доминирование; неполное доминирование;
- в) отношение в F_2 ; F_4 .

Вопросы для повторения и обсуждения:

1. Какое скрещивание называется тригибридным?
2. От чего зависит количество типов гамет, образуемых организмом?
3. Сколько типов гамет образуют организмы со следующей генетической структурой: $AABBCCDD$, $aabbccceemm$?
4. Какой вывод можно сделать о генетической структуре организма, если при анализирующем скрещивании образуется четыре вида потомков в отношении 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1?
5. Сколько фенотипических классов (при неполном доминировании по всем генам) можно выявить в F_2 у тригетерозиготы?
6. Какое расщепление по фенотипу будет ожидать в F_2 при тригибридном скрещивании (полное доминирование)?
7. Какое расщепление по фенотипу будет ожидать в F_2 при тетрагибридном скрещивании (полное доминирование)?

Онтогенетическая адаптация растений

Цель занятия: знакомство с генетическими параметрами оценки адаптации растений.

Материалы и оборудование: гербарий ржи (*Secale*) и пшеницы (*Triticum*); электронные весы, калькулятор.

Адаптация, которую мы можем наблюдать в природе, частично обусловлена влиянием среды, но главным образом определяется генотипически. В генотипе каждого растения запрограммированы все его возможности, которые могут реализоваться в виде фенотипа при данных условиях. Способность организма

приспосабливаться в индивидуальном развитии к меняющимся условиям внешней среды называется *онтогенетической адаптацией*.

Определенное представление об адаптивной норме реакции дает коэффициент вариации (cv). Он позволяет получить информацию не только об особенностях норм реакции разных видов, но обеспечивает при этом сравнимость результатов. Ценность для естественного и искусственного отбора представляют фенотипические признаки с низким коэффициентом вариации, так как они слабо модифицируются под влиянием факторов внешней среды.

Задание:

1. Вычислите cv для гербарных растений по признакам: длина колоса, число зерен в колосе, масса 1 зерна, масса зерен с 1 растения.

2. Заполните таблицу 8.1.4.

Таблица 8.1.4

<i>Изменчивость</i>	<i>Признаки</i>
слабая $cv < 10$ средняя $10 < cv < 25$ сильная $cv > 25$	

3. Дайте оценку полученным результатам.

Вопросы для повторения и обсуждения:

1. Дайте определение терминам: адаптация, адаптивность, пластичность.

2. Что такое адаптивный потенциал?

3. Назовите генетические параметры онтогенетической оценки адаптации.

4. Объясните значение термина «экотип».

5. Как можно доказать, что экотипы генетически различны.

6. Укажите на некоторые генетические механизмы, благоприятствующие генетической адаптации.

7. Значение генотипической адаптации.

8.2. Теория эволюции

8.2.1. Антропогенез

Цель занятия: изучить процесс антропогенеза.

Контрольные вопросы:

1. Дайте определение термину «антропогенез»
2. Место человека в систематике животного мира.
3. Современные человекообразные обезьяны.

План занятия:

1. Заполните таблицу 8.2.1.

Таблица 8.2.1

Основные этапы становления приматов	Основные этапы эволюции рода человек

1. Укажите основные факторы антропогенеза.
2. Особенности современного этапа эволюции человека.
3. Заполните таблицу 8.2.2.

Таблица 8.2.2

Расы и расообразование	Адаптивные типы человека

8.2.2. Гомологи и аналоги

Решите пример:

- 1) рука шимпанзе
- 2) передние ноги кошки
- 3) хобот слона
- 4) крыло птицы
- 5) крыло летучей мыши
- 6) ласт пингвина
- 7) клешни рака
- 8) клешни скорпиона
- 9) легкие лягушки
- 10) легкие голубя
- 11) трахеи жука-плаунца
- 12) жабры рака

- 13) жабры беззубки
- 14) жабры рыбы
- 15) чешуйки на коже ящерицы
- 16) панцирь черепахи
- 17) перья птицы
- 18) чешуйки на ногах курицы
- 19) иголка ежа
- 20) волоски на теле бабочки
- 21) щупальца осьминога
- 22) волоски на теле тарантула
- 23) иголки ехидны
- 24) верхняя губа и нос лошади
- 25) ласт кита
- 26) передние ноги лошади
- 27) щупальца гидры.

Выберите из предложенных вариантов:

- I. Гомологи руки человека: _____.
- II. Аналоги руки шимпанзе: _____.
- III. Гомолог руки и носа кошки: _____.
- IV. Гомологи легких кошки: _____.
- V. Аналоги легких кошки: _____.
- VI. Аналоги волос кошки: _____.

ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ

1. История развития биологии как науки.
2. Развитие эволюционной теории после Ч Дарвина. Развитие эволюционной теории после Ч Дарвина.
3. Элементарные факторы эволюции.
4. Доказательства эволюции и методы её изучения.
5. Изоляция как элементарный эволюционный фактор.
6. Фотосинтез как основа энергетики биосферы.
7. Адаптация – результат действия естественного отбора.
8. Зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды
9. Глобальные проблемы биологии XXI века.
10. Основные открытия во второй половине XX века.
11. Климат. Современные климатические изменения.
12. Современные проблемы микробиологии.
13. Современные проблемы зоологии.
14. Численность популяций. Современные изменения.
15. История развития генетики в Советском Союзе.
16. История развития генетики в Европе.
17. Генетика конца XX начала XXI веков.
18. Инбредное вырождение и гетерозис.
19. Видообразование и эволюция.
20. Отдаленная гибридизация.
21. Популярныe объекты для генетических исследований.
22. Генетика человека. Генетические болезни человека.
23. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.
24. Учение о популяциях и чистых линиях.
25. Значение хромосомных изменений в эволюции.
26. Генная инженерия в природе.
27. Клонирование растений и животных.
28. Трансгенные растения.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Генетика

Аберрация – измененная структура хромосомы, возникающая в результате разрыва, за которым следует соединение разорванных концов в новых сочетаниях.

Автополиплоид – организм, содержащий несколько одинаковых хромосомных комплексов, полученных от одного и того же исходного вида.

Аллель – форма существования гена; отличается последовательностью нуклеотидов. Обычно ядерные организмы имеют два аллеля каждого гена в гомологичных хромосомах, унаследованных от отца и матери; у половых клеток (гамет) с одним набором хромосом имеется только один аллель (закон чистоты гамет).

Аллополиплоид – полиплоидный организм, содержащий хромосомные комплексы двух или большего числа исходных видов.

Анеуплоид – организм, у которого число хромосом не является кратным основному числу.

Аутосома – обычная, неполовая хромосома.

Возвратное скрещивание – скрещивание между гибридом и одной из родительских форм.

Выражение гена – внешний эффект гена, который может меняться в зависимости от различных внешних влияний или различного генного окружения, а иногда совсем отсутствует.

Гамета – половая клетка.

Гемизиготность – случай, когда данная хромосома или хромосомный участок представлен в единственном числе.

Ген – участок хромосомы, обладающий определенной биохимической функцией.

Геном – хромосомный набор; совокупность качественно различных хромосом, образующих единое целое.

Гены-регуляторы – гены, кодирующие регуляторные белки, активирующие или подавляющие транскрипцию других генов.

Гетерогаметный – пол, образующий два типа гамет, влияющих на определение пола (например, содержание X- или Y-хромосому).

Гетерозиготность – в отличие от гомозиготности тот случай, когда от отца и матери организм получает разные аллели.

Гетерозис – увеличение размеров и мощности гибридов по сравнению с родительскими формами.

Гибрид – особь, полученная в результате скрещивания между генетически различающимися родительскими типами.

Гомозиготность – по какому-либо гену тот случай, когда мы от отца и матери получаем одинаковый аллель.

Группа сцепления – совокупность всех генов, локализованных в одной хромосоме.

Делеция – утрата одного из внутренних (не концевых) участков хромосомы.

Денатурация – обратимый распад двуцепочечной структуры ДНК под действием высокой температуры или щелочной реакции среды.

Доминантность – участие только одного аллеля в формировании признака у гетерозиготной особи. Если признак определяется совместным действием обоих аллелей, они называются *кодоминантными*.

Дупликация – структурное изменение хромосомы, при котором один из участков представлен в хромосомном наборе более одного раза.

Зигота – клетка, образующаяся при слиянии двух гамет.

Идиограмма – схематическое изображение хромосомного набора, показывающее относительный размер хромосом и положение центромера, спутников и вторичных перетяжек.

Инверсия – изменение в положении хромосомного участка, при котором он поворачивается на 180°.

Инертная хромосома – хромосома, не проявляющая никакого видимого генетического эффекта.

Инициация – процесс, обеспечивающий начало репликации ДНК, транскрипции или синтеза полипептидной цепи белка на рибосоме.

Интрон – участок гена, который транскрибируется, а затем удаляется из предшественника РНК при сплайсинге, находится между двумя экзонами.

Канцерогенный – вызывающий злокачественный рост.

Кодон – три расположенных друг за другом нуклеотидных остатка в цепи информационной РНК, кодирующие одну аминокислоту или являющиеся сигналом окончания трансляции.

Комплементарность - соответствие молекул или их частей, приводящее к образованию комплекса, поддерживаемого водородными связями. Комплементарны, например, пары оснований $A = T$, $G \equiv C$, $A = U$ в нуклеиновых кислотах.

Конъюгация (соединение) – процесс обмена ДНК у бактерий. При этом клетка отдающая (донор), присоединяется к клетке, принимающей ДНК (акцептору), трубочкой, стенки которой состоят из молекул белка – пилина.

Кроссинговер – обмен участками у гомологичных хромосом. Происходит обычно при становлении половых клеток – в мейозе, когда хромосомы, унаследованные от отца и матери, образуют пары (биваленты). Реже встречается при митозе (соматический кроссинговер).

Летальный ген – ген, наличие которого (особенно в гомозиготном состоянии) приводит организм к гибели.

Лocus – место в хромосоме, в котором расположен ген.

Менделизм – область исследований, сконцентрированная на изучении генных эффектов и норм расщепления.

Мутаген – вещество, способное вызвать мутацию. *Мутагенез* – процесс возникновения мутаций.

Мутация – изменение генетического материала, приводящее часто к изменению свойств организма. Обычно это изменение числа хромосом или их структуры или же точечное изменение в последовательности нуклеотидов ДНК.

Нестабильный ген – ген, с высокой частотой мутаций.

Нехватка – утрата хромосомного участка, в частности концевого.

Норма реакции – специфический способ реагирования на изменение окружающих условий, зависящий от природы генотипа.

Нуллисомик – организм, полностью утративший один из типов хромосом, которые в норме встречаются у данного вида.

Обратная мутация – мутация, в результате которой мутантный аллель вновь превращается в исходный аллель. В таких случаях обычно происходит мутация рецессивного аллеля в доминантный аллель дикого типа.

Оператор – участок ДНК, с которым специфически связывается репрессор и предотвращает начало транскрипции с соседнего промотора.

Основное число – то число, на которое делятся все числа хромосом в полиплоидном ряду.

Пенетрантность – частота проявления гена.

Плазмиды – кольцевые молекулы ДНК, способные размножаться (реплицироваться) в клетке независимо от ядра. Различают п. *трансмиссивные*, способные передаваться от клетки к клетке, и *нетрансмиссивные*.

Плейотропия – способность гена оказывать влияние одновременно на несколько признаков организма.

Полиген – ген, определяющий развитие количественного признака.

Полимеразы – ферменты, способные использовать полинуклеотиды как матрицы и строить комплементарные им новые полинуклеотидные цепи.

Полимерия – наличие различных генов, оказывающих сходное воздействие на развитие одного и того же признака.

Полипептид – полимер, состоящий из аминокислотных остатков, связанных пептидными связями.

Полиплоидия – наличие в пределах вида форм с различными числами хромосом, кратным основному числу.

Промотор – сигнальная последовательность ДНК, которую «узнает» молекула фермента РНК-полимеразы и соединяется с нею, чтобы начать транскрипцию.

Протопласт – бактериальная, грибковая или растительная клетка, с которой специальными ферментами удалена оболочка.

Расщепление – появление в потомстве гетерозигот четко различимых категорий особей со специфическими особенностями.

Рекомбинантные молекулы ДНК – получаются в результате объединения, сшивки двух чужеродных фрагментов ДНК.

Рекомбинация – перегруппировка генов при образовании гамет у гибрида, ведущая к новым сочетаниям признаков у потомства.

Ренатурация – у ДНК; процесс, обратный денатурации, т.е. объединение комплементарных цепей в двойную спираль. У белков – восстановление исходной (нативной) структуры за счет правильного образования всех внутренних связей (в том числе ковалентных S-S связей).

Репликация – синтез дочерних цепей ДНК на цепях исходной молекулы ДНК; главный участник этого процесса – ДНК-полимераза.

Репрессор – белок, который присоединяясь к ДНК, делает ее генетически неактивной (тормозит процесс транскрипции).

Рестриктазы – ферменты, расщепляющие ДНК по местам с определенной последовательностью нуклеотидов.

Рестрикты – фрагменты, кусочки ДНК, нарезанные рестриктазами.

Рецессивность – тот случай, когда аллель, обладающая этим свойством, подавляется при развитии доминантным признакам.

Реципрокные скрещивания – скрещивания между двумя родительскими типами *A* и *B*, в одном из которых *A* служит материнской формой, а в другом – отцовской ($\text{♀}A \times \text{♂}B$; $\text{♀}B \times \text{♂}A$).

Секвенирование – определение последовательности чередования нуклеотидных остатков в нуклеиновой кислоте или аминокислотных остатков в белке.

Сплайсинг – процесс удаления интронов из предшественника РНК и объединение экзонов в зрелую ДНК.

Сцепление – связь между генами, исключающая возможность их независимого наследования.

Терминация – процесс, приводящий к окончанию репликации, транскрипции или трансляции.

Транс-гетерозигота – гетерозигота по двум локусам, у которой рецессивные аллели локализованы в различных хромосомах.

Трансгрессия – появление в F_2 или последующих поколениях таких особей, у которых какой-либо признак выражен сильнее, чем у родительских форм.

Трансдукция – перенос ДНК от клетки к клетке плазмидами и фагами.

Транскрипция – синтез РНК на ДНК-матрице; осуществляется РНК-полимеразой.

Трансляция – процесс синтеза белковых молекул на матрицах информационной РНК.

Трансформация (превращение) – изменение наследственных свойств клетки, происходящее, когда клетка захватывает чужую ДНК.

Фертильность – плодовитость.

Цис-гетерозигота – гетерозигота по двум локусам, у которой оба рецессивных аллеля находятся в одной и той же хромосоме.

Экзоны – части гена, в которых закодированы участки его продукта – РНК или белка; после выбрасывания интронов и сплайсинга экзоны оказываются связанными друг с другом в зрелой РНК.

Эффект положения – изменение действия гена, который в результате хромосомной перестройки изменил свое положение в хромосоме.

X-хромосома – хромосома, определяющая развитие женского пола у видов с женской гомогаметностью.

Y-хромосома – половая хромосома, которая встречается только у особей мужского пола, в случае если самец гетерогаметен.

W-хромосома – половая хромосома, встречающаяся только у самок, в случае если самка гетерогаметна.

Z-хромосома – половая хромосома, определяющая развитие самцов в случае женской гетерогаметности.

Теория эволюции, учение о биосфере

Ароморфоз – крупно морфологическое изменение группы организмов в ходе эволюции, в результате которого эта группа поднимается на принципиально новую, более прогрессивную ступень развития.

Атавизм – появление у некоторых особей данного вида признаков, присущих их далеким предкам, но затем утраченных в процессе эволюции.

Биотоп – однородное по абиотическим факторам жизненное пространство, занятое одним биоценозом. Включает в себя минеральные и органические вещества, климатические факторы (свет, температура, влажность и др.).

Биоценоз – совокупность популяций различных видов растений, животных и микроорганизмов, населяющий определенный биотип. Особую роль в биоценозах играет биологический круговорот, в котором принимают участие продуценты, консументы и редуценты. Все компоненты биоценоза тесно взаимосвязаны.

Борьба за существование – сложные и многообразные отношения особей внутри видов, между видами и с окружающей средой.

Видообразование – процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени. Основа видообразования – наследственная изменчивость организмов, ведущий его фактор – естественный отбор.

Дарвинизм – теория эволюции органического мира, рассматривающая закономерности и процессы его исторического развития. Дарвинизм сложился в самостоятельную область знаний о механизмах, путях и закономерностях эволюционного процесса как учение о взаимодействии изменчивости, наследственности и естественного отбора.

Классификация – условное распределение всей совокупности живых организмов по иерархически соподчиненным группам в соответствии с каким-либо признаком или признаками.

Скорость эволюции – быстрота формообразования и вымирания систематических групп, изменений структуры генов и белков, строения органов, ведущих к возникновению новых видов и их групп.

Дегенерация – упрощение или полное исчезновение органов, не имеющих эволюционного значения (отсутствие жабер у наземных животных).

Дивергенция – расхождение признаков у родственных организмов в процессе эволюции, ведущее к возникновению новых систематических групп.

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

Жизнь – самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие больших систем, элементарно состоящих из сложных органических молекул, происходящее в результате обмена веществ внутри этих молекул, между ними и одновременно с внешней средой благодаря получаемой извне энергии и информации.

Закон Северцова (закон смены направлений эволюции) – в эволюции группы организмов за период крупных эволюционных перестроек – ароморфозов всегда наступает период частных приспособлений – идиоадаптаций.

Идиоадаптация – совершенствование организмов путем частных изменений в строении и функциях их органов, приспособление к особым условиям существования без повышения уровня организации.

Искусственный отбор – главная движущая сила в образовании новых пород животных и сортов растений, приспособленных к интересам человека. Ведет к изменению органа или признака, совершенствование которого желательно для человека.

Консументы – организмы, потребляющие органические вещества, создаваемые фотосинтезирующими или хемосинтезирующими видами (продуцентами).

Продуценты – автотрофные организмы (фотосинтезирующие или хемосинтезирующие) организмы, которые производят сложные органические вещества из простых неорганических соединений. Это в основном зеленые растения, составляющие первый трофический уровень в экосистеме.

Среда – все тела и явления (природные и антропогенные), с которыми организмы находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. Среда включает в себя все экологические факторы.

Редуценты – деструкторы – организмы, разлагающие мертвое органическое вещество и превращающие его в неорганическое вещество, усваиваемое другими организмами. К ним относятся: бактерии, грибы, микроорганизмы.

Уровень организации – функциональное место биологической структуры определенной степени сложности в общей «системе систем» живого.

Экосистема – функциональная система, включающая сообщества живых существ и их среду обитания. Безранговое понятие, при помощи которого можно описать и каплю воды, и биосферу в целом.

Клетка

Автолиз – саморастворение тканей и клеток под действием их собственных гидролитических ферментов. Автолиз микроорганизмов наблюдается при старении микробной культуры и при повреждении клеток.

Базофилия – способность клеточных структур окрашиваться основными (щелочными) красителями, обусловленная кислотными свойствами окрашивающихся компонентов клетки, главным образом РНК. Повышение базофилии клетки обычно свидетельствует о происходящем в ней интенсивном белковом синтезе.

Биологическая мембрана – белково-липидная структура молекулярных размеров, расположенные на поверхности клетки

или на поверхности внутриклеточных частиц ядра, митохондрий и др. Обладая избирательной проницаемостью, биологические мембраны регулируют в клетках концентрацию солей, сахаров, аминокислот и других продуктов обмена веществ.

Биосинтез – процесс образования необходимых организму веществ, протекающий в его клетках с участием ферментов. В процессе биосинтеза из исходных веществ образуются более сложные соединения: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и другие.

Возбудимость клеток – способность живых клеток организма воспринимать изменения внешней среды и отвечать на них генерацией потенциала действия. Возбудимость тем выше, чем ниже пороговая сила раздражителя.

Клетка – элементарная живая система, основа строения и жизнедеятельности всех животных и растений. Клетки существуют как самостоятельные организмы и в составе многоклеточных организмов. В каждой клетке различают две основные части: ядро и цитоплазму, в которой находятся органоиды

Клеточная инженерия – конструирование специальными методами клеток нового типа. Клеточная инженерия используется для решения теоретических проблем в биотехнологии, для создания новых форм растений и т.п.

Клеточная теория – биологическая теория, утверждающая общность происхождения и единство принципов строения и развития организмов. Согласно клеточной теории основным структурным элементом организма является клетка. Клеточная теория впервые была сформулирована Т. Шванном.

Клеточное ядро – обязательная часть клетки у многих одноклеточных и всех многоклеточных организмов. Типичное ядро отделено от окружающей цитоплазмы оболочкой, содержит ядрышко, хромосомы и кариоплазму. Ядро управляет синтезом белков и через них всеми физиологическими процессами в клетке.

Большинство клеток содержит одно ядро. По наличию или отсутствию в клетках оформленного ядра все организмы делят на эукариот и прокариот.

Лизис – растворение, разрушение клеток, в том числе микроорганизмов, под влиянием различных агентов: ферментов, бактериолизин, бактериофагов, антибиотиков и т.д.

Лизосомы – клеточные структуры, содержащие ферменты, способные расщеплять (лизировать) белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды. Лизосомы участвуют во внутриклеточном переваривании веществ, поступающих в клетку путем фагоцитоза и пиноцитоза.

Органоид – обязательные цитоплазматические структуры в клетках организмов, выполняющие определенные функции. К органоидам относят митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическую сеть, центросомы, лизосомы, рибосомы, пластиды растительных клеток и др.

Пиноцитоз – поглощение клеткой из окружающей среды жидкости с содержащимися в ней веществами. Пиноцитоз – основной механизм проникновения в клетку высокомолекулярных соединений: макромолекул белков, гликопротеидов, липидов.

Протоплазма – содержимое живой клетки, включая ядро и цитоплазму, а также содержимое многих неклеточных образований в организме. В протоплазме осуществляются все жизненные процессы.

Протопласт – содержимое клетки, за исключением клеточной оболочки. Протопласты растений обладают высокой способностью к развитию. Протопласты микроорганизмов позволяют получать нативные макромолекулы и структурные компоненты клетки, необходимые для проведения генетических и молекулярно-биологических исследований.

Ткань – система клеток, сходных по происхождению, строению и функциям.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

а) основная:

1. Биология (под ред. Академика РАН, профессора В.Н. Ярыгина) в 2-х томах / В.Н. Ярыгин, В.И. Васильева, И.Н. Волков, В.В. Синельщикова. М. : Высшая школа, 1997. – 387 с.
2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов. – М.–Л. : 1935. – 46 с.
3. Георгиевский А.Б. Дарвинизм / А.Б. Георгиевский. – М. : Просвещение, 1985. – 270 с.
4. Гуляев Г.В. Генетика / Г.В. Гуляев. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Колос, 1984. – 351 с.
5. Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин. – Собр. соч. – М.–Л., 1939. – 421 с.
6. Дербенёва А.Г. Общая биология (10–11 класс) / А.Г. Дербенёва, Р.В. Шаламов. – Харьков : [Б.и.], 1997. – 280 с.
7. История биологии (под ред. Л.Я. Бляхера). – М. : [Б.и.], 1975. – 659 с.
8. Коробкин В.И. Экология / В.И. Коробкин, Л.В. Перельский. – Ростов-на-Дону : Феникс, 2003. – 575 с.
9. Тимофеев-Ресовский Н.В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М. : Просвещение, 1987. – 341 с.
10. Яблоков А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М. : Высшая школа, 1981. – 343 с.

б) дополнительная:

11. Абрамова З.В. Практикум по генетике / З.В. Абрамова. – М. : Агропромиздат, 1992. – 224 с.
12. Ватти К.В. Руководство к практическим занятиям по генетике / К.В. Ватти, М.М. Тихомирова. – М. : Просвещение, 1979. – 189 с.
13. Вернадский В.И. Биосфера / В.И. Вернадский. – М. : Мысль, 1967. – 325 с.

14. Вронский В.А. Экология : словарь-справочник / В.А. Вронский. – Ростов-на-Дону : Феникс, 1996. – 574 с.
15. Гершензон С.М. Основы современной генетики / С.М. Гершензон. – Изд. 2-е. – К. : Наукова думка, 1983. – 558 с.
16. Гершкович И. Генетика / И. Гершензон. – М. : Наука, 1968. – 702 с.
17. Гуляев Г.В. Задачник по генетике / Г.В. Гуляев. – М. : Колос, 1980. – 78 с.
18. Дубинин Н.П. Общая генетика / Н.П. Дубинин. – М. : Наука, 1986. – 559 с.
19. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений / А.А. Жученко. – К. : Штиинца, 1988. – 767 с.
20. Захаров И.А. Генетические карты высших организмов / И.А. Захаров. – Л. : Наука, 1979. – 157с.
21. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге-Вечтомов. – М. : Высшая школа, 1989. – 591 с.
22. Лобашев М.Е. Генетика / М.Е. Лобашев. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1967. – 751 с.
23. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами / Г. Мендель. – М. : Наука, 1965. – 103 с.
24. Мюнтцинг А. Генетика общая и прикладная / А. Мюнтцинг. – М. : Мир, 1967. – 610с.
25. Одум Ю. Экология / Ю. Одум. Т1–2. – М. : Мир, 1986. – 704 с.
26. Ригер Р. Генетический и цитогенетический словарь / Р. Ригер, А. Михаэлис. – М. : Колос, 1967. – 607 с.
27. Рыбчин В.Н. Основы генетической инженерии / В.Н. Рыбчин. – СПб. : Изд-во СПбГТУ, 2002. – 521 с.
28. Соколовская Б.Х. Задачник по генетике / Б.Х. Соколовская. – М. : Наука, 1992. – 84 с.
29. Уотсон Дж. Молекулярная биология гена / Дж. Уотсон. – М. : Мир, 1987. – 720 с.
30. Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии / Ю.А. Филипченко. М. – [Б.и.], 1977. – 273 с.

31. Хесин Р.Б. Непостоянство генома / Р.Б. Хесин. – М. : Наука, 1984. – 472 с.
32. Штерн К. Основы генетики человека / К. Штерн. – М. : Медицина, 1965. – 689 с.
33. Шарова И.Х. Проблемы теории эволюции / И.Х. Шарова. – М. : Знание, 1981. – 214 с.

в) интернет-ресурсы:

1. Биология (электронный учебник) [Электронный ресурс] URL: <http://www.ebio.ru/index-4.html>
2. Общая биология [Электронный ресурс] URL: <http://sbio.info/materials/obbiology/>
3. Journal of Theoretical Biology [Электронный ресурс] URL: <https://www.journals.elsevier.com/journal-of-theoretical-biology/>
4. Вся биология (современная биология, научные обзоры, новости науки). [Электронный ресурс] URL: <http://www.sbio.info>
5. Биология // Биологический энциклопедический словарь. [Электронный ресурс] URL: https://dic.academic.ru/dic.nsf/dic_biology/627/Биология
6. Биология. [Электронный ресурс] URL: <https://postnauka.ru/themes/biology>
7. Биология (уроки, тесты, задания). [Электронный ресурс] URL: <http://www.yaklass.ru/p/biologia>
8. Величайшие открытия: Биология. [Электронный ресурс] URL: <https://www.youtube.com/watch?v=nDtCcLO8KiM>
9. Строение клетки. [Электронный ресурс] URL: <https://www.youtube.com/watch?v=PcM3WwpaуE>
10. Как исправить ДНК человека [Электронный ресурс] URL: https://www.youtube.com/watch?v=UT6V_uOC5A8

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Курс биологии в подготовке специалиста занимает особое место. Его предназначение заключается в формировании целостного восприятия биологической науки, понимания ее места в системе фундаментальных и прикладных дисциплин, восприятия дифференциальных аспектов живых объектов с точки зрения небиологических дисциплин, установлению связей между тематическими направлениями биологии. Курс закладывает целостное восприятие ключевых тем и понятий как биологической, так и экологической наук, занимающих важное место в ряде тематических дисциплин.

Данное пособие написано в соответствии с программой по общей биологии, предназначенной для студентов факультета естественных наук Луганского национального университета им. Тараса Шевченко. Программа предусматривает изучение основных общебиологических идей, теорий, законов и фактов, которые органично вошли в общечеловеческую культуру.

Материал в программе и пособии дает целостное представление о биологии как науке, позволяет все разнообразие живой природы воспринимать как единую систему с общими законами происхождения и жизнедеятельности. Такой методологический подход будет способствовать выработке у студентов умений анализировать и обобщать явления и факты, устанавливать причинно-следственные связи в строении и функционировании клеток, тканей, органов и организмов в их взаимоотношениях друг с другом и условиями окружающей среды.

Предлагаемая система расчётных заданий и ситуационных задач рассчитана на то, чтобы привить студентам навыки самостоятельного изучения особенностей строения и свойств клеток, тканей и органов живых существ различных царств и разных экологических групп с применением элементов научно-исследовательского подхода.

Авторы выражают благодарность рецензентам за ценные замечания и советы, способствующие улучшению учебного пособия.

Приложение 1

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ КАРИОТИПА (2n)

<i>Животные</i>	
Малярийный плазмодий	2
Речной рак	116
Таракан	48
Дрозофила	8
Комар-пискун	6
Сазан	104
Утка-кряква	80
Голубь	80
Кролик	44
Куры домашние	78
Домашняя собака	78
Домашняя кошка	38
Лошадь	66
Шимпанзе	48
Человек	46
<i>Растения</i>	
Арабидопсис	10
Черешня	16
Слива	48
Абрикос	16
Персик	16
Груша	34
Томат	24
Перец	48

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Терминаторы трансляции: UAA (Ochre), UAG (Amber), UGA(Opal).

Ала – аланин, арг – аргинин, асн – аспарагин, асп – аспарагиновая кислота, вал – валин, гис – гистидин, гли – глицин, глн – глутамин, глу – глутаминовая кислота, иле – изолейцин, лей – лейцин, лиз – лизин, мет – метионин, про – пролин, сер – серин, тир – тирозин, тре – треонин, три – триптофан, фен – фенилаланин, цис – цистеин.

Второй нуклеотид											
Первый нуклеотид (5' - конец)		U	C	A	G		Третий нуклеотид (3' - конец)				
	U	UUU	Фен	UCU	Сер	UAU		Тир	UGU	Цис	U
		UUC	Фен	UCC	Сер	UAC		Тир	UGC	Цис	C
		UUA	Лей	UCA	Сер	UAA		Стоп	UGA	Стоп	A
		UUG	Лей	UCG	Сер	UAG		Стоп	UGG	Трип	G
	C	CUU	Лей	CCU	Про	CAU		Гис	CGU	Арг	U
		CUC	Лей	CCC	Про	CAC		Гис	CGC	Арг	C
		CUA	Лей	CCA	Про	CAA		Глн	CGA	Арг	A
		CUG	Лей	CCG	Про	CAG		Глн	CGG	Арг	G
	A	AUU	Иле	ACU	Тре	AAU		Асн	AGU	Сер	U
		AUC	Иле	ACC	Тре	AAC		Асн	AGC	Сер	C
		AUA	Иле	ACA	Тре	AAA		Лиз	AGA	Арг	A
		AUG	Мет	ACG	Тре	AAG		Лиз	AGG	Арг	G
	G	GUU	Вал	GCU	Ала	GAU		Асп	GGU	Гли	U
		GUC	Вал	GCC	Ала	GAC		Асп	GGC	Гли	C
		GUA	Вал	GCA	Ала	GAA		Глу	GGA	Гли	A
		GUG	Вал	GCG	Ала	GAG		Глу	GGG	Гли	G

Учебное издание

**КРИНИЧНАЯ Наталья Викторовна
КУРДЮКОВА Ольга Николаевна**

Общая биология

Учебное пособие

В авторской редакции

**Подписано в печать 14.01.2019. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman.
Печать ризографическая. Формат 60×84/16.
Усл. печ. л. 7.7.
Тираж 100 экз. Заказ № 1.**

Издатель

**ГОУ ВПО ЛНР «Луганский национальный университет
имени Тараса Шевченко»
«Книга»
ул. Оборонная, 2, г. Луганск, ЛНР, 91011.
Т/ф: (0642)58-03-20
e-mail: knitaizd@mail.ru**

