



# СОДЕРЖАНИЕ

## Раздел 1

### БИОЛОГИЯ КАК НАУКА.

#### МЕТОДЫ НАУЧНОГО ПОЗНАНИЯ

1.1. Биология как наука, ее достижения, методы познания живой природы. Роль биологии в формировании современной естественнонаучной картины мира . . . . . 8

1.2. Уровневая организация и эволюция. Основные уровни организации живой природы: клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный. Биологические системы. Общие признаки биологических систем: клеточное строение, особенности химического состава, обмен веществ и превращения энергии, гомеостаз, раздражимость, движение, рост и развитие, воспроизведение, эволюция . . . . . 14

Примеры заданий ЕГЭ к разделу 1 . . . . . 18

## Раздел 2

### КЛЕТКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

2.1. Современная клеточная теория, ее основные положения, роль в формировании современной естественнонаучной картины мира. Развитие знаний о клетке. Клеточное строение организмов — основа единства органического мира, доказательство родства живой природы . . . . . 22

2.2. Многообразие клеток. Прокариотические и эукариотические клетки. Сравнительная характеристика клеток растений, животных, бактерий, грибов . . . . . 35

2.3. Химический состав клетки. Макро- и микроэлементы. Взаимосвязь строения и функций неорганических и органических веществ (белков, нуклеиновых кислот,

углеводов, липидов, АТФ), входящих в состав клетки.

Роль химических веществ в клетке и организме человека 31

2.4. Строение клетки. Взаимосвязь строения и функций частей и органоидов клетки — основа ее целостности . . . 39

2.5. Обмен веществ и превращения энергии — свойства живых организмов. Энергетический и пластический обмен, их взаимосвязь. Стадии энергетического обмена. Брожение и дыхание. Фотосинтез, его значение, космическая роль. Фазы фотосинтеза. Световые и темновые реакции фотосинтеза, их взаимосвязь. Хемосинтез. Роль хемосинтезирующих бактерий на Земле. . 49

2.6. Генетическая информация в клетке. Гены, генетический код и его свойства. Матричный характер реакций биосинтеза. Биосинтез белка и нуклеиновых кислот. . . . 55

2.7. Клетка — генетическая единица живого. Хромосомы, их строение (форма и размеры) и функции. Число хромосом и их видовое постоянство. Соматические и половые клетки. Жизненный цикл клетки: интерфаза и митоз. Митоз — деление соматических клеток. Мейоз. Фазы митоза и мейоза. Развитие половых клеток у растений и животных. Деление клетки — основа роста, развития и размножения организмов. Роль мейоза и митоза . . . . . 59

Примеры заданий ЕГЭ к разделу 2 . . . . . 68

## Раздел 3

### ОРГАНИЗМ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

3.1. Разнообразие организмов: одноклеточные и многоклеточные; автотрофы, гетеротрофы . . . . . 76

3.2. Воспроизведение организмов, его значение. Способы размножения, сходство и отличие полового и бесполого размножения. Оплодотворение у цветковых растений

и позвоночных животных. Внешнее и внутреннее оплодотворение . . . . .	78	3.9. Биотехнология, ее направления. Клеточная и генная инженерия, клонирование. Роль клеточной теории в становлении и развитии биотехнологии. Значение биотехнологии для развития селекции, сельского хозяйства, микробиологической промышленности, сохранения генофонда планеты. Этические аспекты развития некоторых исследований в биотехнологии (клонирование человека, направленные изменения генома). . . . .	120
3.3. Онтогенез и присущие ему закономерности. Эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов. Причины нарушения развития организмов .	83	<b>Примеры заданий ЕГЭ к разделу 3 . . . . .</b>	<b>124</b>
3.4. Генетика, ее задачи. Наследственность и изменчивость — свойства организмов. Методы генетики. Основные генетические понятия и символика. Хромосомная теория наследственности. Современные представления о гене и геноме . . . . .	87	<b>Раздел 4</b>	
3.5. Закономерности наследственности, их цитологические основы. Закономерности наследования, установленные Г. Менделем, их цитологические основы (моно- и дигибридное скрещивание). Законы Т. Моргана: сцепленное наследование признаков, нарушение сцепления генов. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом. Взаимодействие генов. Генотип как целостная система. Генетика человека. Методы изучения генетики человека. Решение генетических задач. Составление схем скрещивания . . . . .	92	<b>СИСТЕМА И МНОГООБРАЗИЕ</b>	
3.6. Закономерности изменчивости. Ненаследственная (модификационная) изменчивость. Норма реакции. Наследственная изменчивость: мутационная, комбинативная. Виды мутаций и их причины. Значение изменчивости в жизни организмов и в эволюции . . . . .	106	<b>ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА</b>	
3.7. Значение генетики для медицины. Наследственные болезни человека, их причины, профилактика. Вредное влияние мутагенов, алкоголя, наркотиков, никотина на генетический аппарат клетки. Защита среды от загрязнения мутагенами. Выявление источников мутагенов в окружающей среде (косвенно) и оценка возможных последствий их влияния на собственный организм . . . . .	111	4.1. Многообразие организмов. Значение работ К. Линнея и Ж. Б. Ламарка. Основные систематические (таксономические) категории: вид, род, семейство, отряд (порядок), класс, тип (отдел), царство; их соподчиненность. Вирусы — неклеточные формы жизни. Меры профилактики вирусных заболеваний. . . . .	133
3.8. Селекция, ее задачи и практическое значение. Вклад Н. И. Вавилова в развитие селекции: учение о центрах многообразия и происхождения культурных растений; закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Методы селекции и их генетические основы. Методы выведения новых сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов. Значение генетики для селекции. Биологические основы выращивания культурных растений и домашних животных . . . . .	114	4.2. Царство бактерий, строение, жизнедеятельность, размножение, роль в природе. Бактерии — возбудители заболеваний растений, животных, человека. Профилактика заболеваний, вызываемых бактериями . . . . .	139
		4.3. Царство грибов, строение, жизнедеятельность, размножение. Использование грибов для получения продуктов питания и лекарств. Распознавание съедобных и ядовитых грибов. Лишайники, их разнообразие, особенности строения и жизнедеятельности. Роль в природе грибов и лишайников . . . . .	144
		4.4. Царство растений. Строение (ткани, клетки, органы), жизнедеятельность и размножение растительного организма (на примере покрытосеменных растений). Распознавание (на рисунках) органов растений . . . . .	151
		4.5. Многообразие растений. Основные отделы растений. Классы покрытосеменных, роль растений в природе и жизни человека . . . . .	178
		4.6. Царство животных. Одноклеточные и многоклеточные животные. Характеристика основных типов беспозвоночных, классов членистоногих. Особенности строения, жизнедеятельности, размножения, роль в природе и жизни человека . . . . .	197

4.7. Хордовые животные. Характеристика основных классов. Роль в природе и жизни человека. Распознавание (на рисунках) органов и систем органов у животных. . . . .	222
--	-----

<b>Примеры заданий ЕГЭ к разделу 4 . . . . .</b>	<b>243</b>
--	------------

## **Раздел 5 ОРГАНИЗМ ЧЕЛОВЕКА И ЕГО ЗДОРОВЬЕ**

5.1. Ткани. Строение и жизнедеятельность органов и систем органов: пищеварения, дыхания, выделения. Распознавание (на рисунках) тканей, органов, систем органов . . . . .	250
--	-----

5.2. Строение и жизнедеятельность органов и систем органов: опорно-двигательной, покровной, кровообращения, лимфообращения. Размножение и развитие человека. Распознавание (на рисунках) органов и систем органов . . . . .	260
---	-----

5.3. Внутренняя среда организма человека. Группы крови. Переливание крови. Иммуитет. Обмен веществ и превращение энергии в организме человека. Витамины . . . . .	271
--	-----

5.4. Нервная и эндокринная системы. Нейрогуморальная регуляция процессов жизнедеятельности организма как основа его целостности, связи со средой . . . . .	278
--	-----

5.5. Анализаторы. Органы чувств, их роль в организме. Строение и функции. Высшая нервная деятельность. Сон, его значение. Сознание, память, эмоции, речь, мышление. Особенности психики человека . . . . .	283
---	-----

5.6. Личная и общественная гигиена, здоровый образ жизни. Профилактика инфекционных заболеваний (вирусных, бактериальных, грибковых, вызываемых животными). Предупреждение травматизма, приемы оказания первой помощи. Психическое и физическое здоровье человека. Факторы здоровья (аутотренинг, закаливание, двигательная активность). Факторы риска (стрессы, гиподинамия, переутомление, переохлаждение). Вредные и полезные привычки. Зависимость здоровья человека от состояния окружающей среды. Соблюдение санитарно- гигиенических норм и правил здорового образа жизни. Репродуктивное здоровье человека. Последствия влияния алкоголя, никотина, наркотических веществ на развитие зародыша человека. . . . .	294
--	-----

<b>Примеры заданий ЕГЭ к разделу 5 . . . . .</b>	<b>303</b>
--	------------

## **Раздел 6 ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ**

6.1. Вид, его критерии. Популяция — структурная единица вида и элементарная единица эволюции. Микроэволюция. Образование новых видов. Способы видообразования. Сохранение многообразия видов как основа устойчивости биосферы. . . . .	311
--	-----

6.2. Развитие эволюционных идей. Значение эволюционной теории Ч. Дарвина. Взаимосвязь движущих сил эволюции. Формы естественного отбора, виды борьбы за существование. Синтетическая теория эволюции. Элементарные факторы эволюции. Исследования С. С. Четверикова. Роль эволюционной теории в формировании современной естественнонаучной картины мира . . . . .	318
---	-----

6.3. Доказательства эволюции живой природы. Результаты эволюции: приспособленность организмов к среде обитания, многообразие видов. . . . .	328
---	-----

6.4. Макроэволюция. Направления и пути эволюции (А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен). Биологический прогресс и регресс, ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация. Причины биологического прогресса и регресса. Гипотезы возникновения жизни на Земле. Основные ароморфозы в эволюции растений и животных. Усложнение живых организмов в процессе эволюции . . . . .	335
--	-----

6.5. Происхождение человека. Человек как вид, его место в системе органического мира. Гипотезы происхождения человека. Движущие силы и этапы эволюции человека. Человеческие расы, их генетическое родство. Биосоциальная природа человека. Социальная и природная среда, адаптации к ней человека . . . . .	346
--	-----

<b>Примеры заданий ЕГЭ к разделу 6 . . . . .</b>	<b>353</b>
--	------------

## **Раздел 7 ЭКОСИСТЕМЫ И ПРИСУЩЕ ИМ ЗАКОНОМЕРНОСТИ**

7.1. Среды обитания организмов. Экологические факторы: абиотические, биотические, их значение. Антропогенный фактор. . . . .	361
--	-----

7.2. Экосистема (биогеоценоз), ее компоненты: продуценты, консументы, редуценты, их роль. Видовая и пространственная структура экосистемы. Трофические уровни. Цепи и сети питания, их звенья. Правила	
---	--

экологической пирамиды. Составление схем передачи веществ и энергии (цепей и сетей питания) . . . . .	369	функции. Особенности распределения биомассы на Земле. Биологический круговорот и превращение энергии в биосфере, роль в нем организмов разных царств. Эволюция биосферы . . . . .	384
7.3. Разнообразие экосистем (биогеоценозов). Саморазвитие и смена экосистем. Устойчивость и динамика экосистем. Биологическое разнообразие, саморегуляция и круговорот веществ — основа устойчивого развития экосистем. Причины устойчивости и смены экосистем. Изменения в экосистемах под влиянием деятельности человека. Агроэкосистемы, основные отличия от природных экосистем. . . . .	376	7.5. Глобальные изменения в биосфере, вызванные деятельностью человека (нарушение озонового экрана, кислотные дожди, парниковый эффект и др.). Проблемы устойчивого развития биосферы. Правила поведения в природной среде . . . . .	390
7.4. Биосфера — глобальная экосистема. Учение В. И. Вернадского о биосфере. Живое вещество, его		<b>Примеры заданий ЕГЭ к разделу 7 . . . . .</b>	394
		<b>Ответы к примерам заданий ЕГЭ . . . . .</b>	403
		<b>Тренировочное тестовое задание. . . . .</b>	406
		<b>Ответы . . . . .</b>	416

---

# БИОЛОГИЯ

---

Теоретический курс с примерами заданий ЕГЭ



Биология как наука  
Методы научного познания



Клетка как биологическая  
система



Организм как биологическая  
система



Система и многообразие  
органического мира



Организм человека  
и его здоровье



Эволюция живой природы



Экосистемы и присущие  
им закономерности





## Раздел 1

# Биология как наука. Методы научного познания

### 1.1. Биология как наука, ее достижения, методы познания живой природы. Роль биологии в формировании современной естественнонаучной картины мира

#### Биология как наука

**Биология** (от греч. *биос* — жизнь, *логос* — слово, наука) — это комплекс наук о живой природе.

Предметом биологии являются все проявления жизни: строение и функции живых существ, их разнообразие, происхождение и развитие, а также взаимодействие с окружающей средой. Основная задача биологии как науки состоит в истолковании всех явлений живой природы на научной основе, учитывая при этом, что целостному организму присущи свойства, в корне отличающиеся от его составляющих.

Термин «биология» встречается в трудах немецких анатомов Т. Роозе (1779) и К. Ф. Бурдаха (1800), однако только в 1802 году он был впервые употреблен независимо друг от друга Ж. Б. Ламарком и Г. Р. Тревиранусом для обозначения науки, изучающей живые организмы.

#### Биологические науки

В настоящее время в состав биологии включают целый ряд наук, которые можно систематизировать по таким критериям: по предмету и преобладающим методам исследования и по изучаемому уровню организации живой природы. По предмету исследования биологические науки делят на бактериологию, ботанику, вирусологию, зоологию, микологию.

*Ботаника* — это биологическая наука, комплексно изучающая растения и растительный покров Земли. *Зоология* — раздел биологии, наука о многообразии, строении, жизнедеятельности, распространении и взаимосвязи животных со средой обитания, их происхождении и развитии. *Бактериология* — биологическая наука, изучающая строение и жизнедеятельность бактерий, а также их роль в природе. *Вирусология* — биологическая наука, изучающая вирусы. Основным объектом *микологии* являются грибы, их строение и особенности жизнедеятельности. *Лихенология* — биологическая наука, изучающая лишайники. Бактериология, вирусология и некоторые аспекты микологии часто рассматриваются в составе *микробиологии* — раздела биологии, науке

о микроорганизмах (бактериях, вирусах и микроскопических грибах). *Систематика*, или *таксономия*, — биологическая наука, которая описывает и классифицирует по группам все живые и вымершие существа.

В свою очередь, каждая из перечисленных биологических наук подразделяется на биохимию, морфологию, анатомию, физиологию, эмбриологию, генетику и систематику (растений, животных или микроорганизмов). *Биохимия* — это наука о химическом составе живой материи, химических процессах, происходящих в живых организмах и лежащих в основе их жизнедеятельности. *Морфология* — биологическая наука, изучающая форму и строение организмов, а также закономерности их развития. В широком смысле она включает в себя цитологию, анатомию, гистологию и эмбриологию. Различают морфологию животных и растений. *Анатомия* — это раздел биологии (точнее — морфологии), наука, изучающая внутреннее строение и форму отдельных органов, систем и организма в целом. Анатомия растений рассматривается в составе ботаники, анатомия животных — в составе зоологии, а анатомия человека является отдельной наукой. *Физиология* — биологическая наука, изучающая процессы жизнедеятельности растительных и животных организмов, их отдельных систем, органов, тканей и клеток. Существуют физиология растений, животных и человека. *Эмбриология (биология развития)* — раздел биологии, наука об индивидуальном развитии организма, в том числе развитии зародыша.

Объектом *генетики* являются закономерности наследственности и изменчивости. В настоящее время это одна из наиболее динамично развивающихся биологических наук.

По изучаемому уровню организации живой природы выделяют молекулярную биологию, цитологию, гистологию, органологию, биологию организмов и надорганизменных систем. *Молекулярная биология* является одним из наиболее молодых разделов биологии, наука, изучающая, в частности, организацию наследственной информации и биосинтез белка. *Цитология*, или *клеточная биология*, — биологическая наука, объектом изучения которой являются клетки как одноклеточных, так и многоклеточных организмов. *Гистология* — биологическая наука, раздел морфологии, объектом которой является строение тканей растений и животных. К сфере *органологии* относят морфологию, анатомию и физиологию различных органов и их систем.

Биология организмов включает все науки, предметом которых являются живые организмы, например, *этологию* — науку о поведении организмов.

Биология надорганизменных систем подразделяется на биогеографию и экологию. Распространение живых организмов изучает *биогеография*, тогда как *экология* — организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем) и биосферы.

По преобладающим методам исследования можно выделить описательную (например, морфологию), экспериментальную (например, физиологию) и теоретическую биологию.

Выявление и объяснение закономерностей строения, функционирования и развития живой природы на различных уровнях ее организации является задачей *общей биологии*. К ней относят биохимию, молекулярную биологию, цитологию, эмбриологию, генетику, экологию, эволюционное учение и антропологию. *Эволюционное учение* изучает причины, движущие силы, механизмы и общие закономерности эволюции живых организмов. Одним из его разделов является *палеонтология* — наука, предметом которой являются ископаемые останки живых организмов. *Антропология* — раздел общей биологии, наука о происхождении и развитии человека как биологического вида, а также разнообразии популяций современного человека и закономерностях их взаимодействия.

Прикладные аспекты биологии отнесены к сфере биотехнологии, селекции и других быстро развивающихся наук. *Биотехнологией* называют биологическую науку, изучающую использование живых организмов и биологических процессов в производстве. Она широко применяется в пищевой (хлебопечение, сыроделие, пивоварение и др.) и фармацевтической промышленности (получение антибиотиков, витаминов), для очистки вод и т. п. *Селекция* — наука о методах создания пород домашних животных, сортов культурных растений и штаммов микроорганизмов с нужными человеку свойствами. Под селекцией понимают и сам процесс изменения живых организмов, осуществляемый человеком для своих потребностей.

Прогресс биологии тесно связан с успехами других естественных и точных наук, таких как физика, химия, математика, информатика и др. Например, микроскопирование, ультразвуковые исследования (УЗИ), томография и другие методы биологии основываются на физических закономерностях, а изучение структуры биологических молекул и процессов, происходящих в живых системах, было бы невозможным без применения химических и физических методов. Применение математических методов позволяет, с одной стороны, выявить наличие закономерной связи между объектами или явлениями, подтвердить достоверность полученных результатов, а с другой — смоделировать явление или процесс. В последнее время все большее значение в биологии приобретают компьютерные методы, например моделирование. На стыке биологии и других наук возник целый ряд новых наук, таких как биофизика, биохимия, бионика и др.

## Достижения биологии

Наиболее важными событиями в области биологии, повлиявшими на весь ход ее дальнейшего развития, являются: установление молекулярной структуры ДНК и ее роли в передаче информации в живой материи (Ф. Крик, Дж. Уотсон, М. Уилкинс); расшифровка генетического кода (Р. Холли, Х. Г. Корана, М. Ниренберг); открытие структуры гена и генетической регуляции синтеза белков (А. М. Львов, Ф. Жакоб, Ж. Л. Моно и др.); формулировка клеточной теории (М. Шлейден, Т. Шванн, Р. Вирхов, К. Бэр); исследование закономерностей наследственности и изменчивости (Г. Мендель, Х. де Фриз, Т. Морган и др.); формулировка принципов современной систематики (К. Линней), эволюционной теории (Ч. Дарвин) и учения о биосфере (В. И. Вернадский).

Значимость открытий последних десятилетий еще предстоит оценить, однако наиболее крупными достижениями биологии были признаны: расшифровка генома человека и других организмов, определение механизмов контроля потока генетической информации в клетке и формирующемся организме, механизмов регуляции деления и гибели клеток, клонирование млекопитающих, а также открытие возбудителей «коровьего бешенства» (прионов).

Работы по программе «Геном человека», которые проводились одновременно в нескольких странах и были завершены в начале нынешнего века, привели нас к пониманию того, что у человека имеется около 25–30 тыс. генов, но информация с большей части нашей ДНК не считывается никогда, так как в ней содержится огромное количество участков и генов, кодирующих признаки, утратившие значение для человека (хвост, оволосение тела и др.). Кроме того, был расшифрован ряд генов, отвечающих за развитие наследственных заболеваний, а также генов-мишеней лекарственных препаратов. Однако практическое применение результатов, полученных в ходе реализации данной программы, откладывается до тех пор, пока не будут расшифрованы геномы значительного количества людей, и тогда станет понятно, в чем же все-таки их различие. Эти цели поставлены перед целым рядом ведущих лабораторий всего мира, работающих над реализацией программы «ENCODE».

Биологические исследования являются фундаментом медицины, фармации, широко используются в сельском и лесном хозяйстве, пищевой промышленности и других отраслях человеческой деятельности.

Хорошо известно, что только «зеленая революция» 1950-х годов позволила хотя бы частично решить проблему обеспечения быстро растущего населения Земли продуктами питания, а животноводство — кормами за счет внедрения новых сортов растений и прогрессивных технологий их выращивания. В связи с тем, что генетически запрограммированные свойства сельскохозяйственных культур уже почти исчерпаны, дальнейшее решение продовольственной проблемы связывают с широким введением в производство генетически модифицированных организмов.

Производство многих продуктов питания, таких как сыры, йогурты, колбасы, хлебобулочные изделия и др., также невозможно без использования бактерий и грибов, что является предметом биотехнологии.

Познание природы возбудителей, процессов течения многих заболеваний, механизмов иммунитета, закономерностей наследственности и изменчивости позволили существенно снизить смертность и даже полностью искоренить ряд болезней, таких, например, как черная оспа. С помощью новейших достижений биологической науки решается и проблема репродукции человека. Значительная часть современных лекарственных препаратов производится на основе природного сырья, а также благодаря успехам генной инженерии, как, например, инсулин, столь необходимый больным сахарным диабетом, в основном синтезируется бактериями, которым перенесен соответствующий ген.

Не менее значимы биологические исследования для сохранения окружающей среды и разнообразия живых организмов, угроза исчезновения которых ставит под сомнение существование человечества.

Наибольшее значение среди достижений биологии имеет тот факт, что они лежат даже в основе построения нейронных сетей и генетического кода в компьютерных технологиях, а также широко используются в архитектуре и других отраслях. Вне всякого сомнения, наступивший XXI век является веком биологии.

## Методы познания живой природы

Как и любая другая наука, биология имеет свой арсенал методов. Помимо научного метода познания, применяемого в других отраслях, в биологии широко используются такие методы, как исторический, сравнительно-описательный и др.

**Научный метод** познания включает в себя наблюдение, формулировку гипотез, эксперимент, моделирование, анализ результатов и выведение общих закономерностей (рис. 1.1).

*Наблюдение* — это целенаправленное восприятие объектов и явлений с помощью органов чувств или приборов, обусловленное задачей деятельности. Основным условием научного наблюдения является его объективность, т. е. возможность проверки полученных данных путем повторного наблюдения или применения иных методов исследования, например эксперимента. Полученные в результате наблюдения факты называются *данными*. Они могут быть как *качественными* (описывающими запах, вкус, цвет, форму и т. д.), так и *количественными*, причем количественные данные являются более точными, чем качественные.



Рис. 1.1. Схематическое изображение научного метода исследования

На основе данных наблюдений формулируется *гипотеза* — предположительное суждение о закономерной связи явлений. Гипотеза подвергается проверке в серии экспериментов. *Экспериментом* называется научно поставленный опыт, наблюдение исследуемого явления в контролируемых условиях, позволяющих выявить характеристики данного объекта или явления. Высшей формой эксперимента является *моделирование* — исследование каких-либо явлений, процессов или систем объектов путем построения и изучения их моделей. По существу это одна из основных категорий теории познания: на идее моделирования базируется любой метод научного исследования — как теоретический, так и экспериментальный.

Результаты эксперимента и моделирования подвергаются тщательному анализу. *Анализом* называют метод научного исследования путем разложения предмета на составные части или мысленного расчленения объекта путем логической абстракции. Анализ неразрывно связан с синтезом. *Синтез* — это метод изучения предмета в его целостности, в единстве и взаимной связи его частей. В результате анализа и синтеза наиболее удачная гипотеза исследования становится *рабочей гипотезой*, и если она способна устоять при попытках ее опровержения и по-прежнему удачно предсказывает ранее необъясненные факты и взаимосвязи, то она может стать теорией.

Под *теорией* понимают такую форму научного знания, которая дает целостное представление о закономерностях и существенных связях действительности. Общее направление научного исследования состоит в достижении более высоких уровней предсказуемости. Если теорию не способны изменить никакие факты, а встречающиеся отклонения от нее регулярны и предсказуемы, то ее можно возвести в ранг *закона* — необходимого, существенного, устойчивого, повторяющегося отношения между явлениями в природе.

По мере увеличения совокупности знаний и совершенствования методов исследования гипотезы и прочно укоренившиеся теории могут оспариваться, видоизменяться и даже отвергаться, поскольку сами научные знания по своей природе динамичны и постоянно подвергаются критическому переосмыслению.

**Исторический метод** выявляет закономерности появления и развития организмов, становления их структуры и функции. В ряде случаев с помощью этого метода новую жизнь обретают гипотезы и теории, ранее считавшиеся ложными. Так, например, произошло с предположениями Ч. Дарвина о природе передачи сигналов по растению в ответ на воздействия окружающей среды.

**Сравнительно-описательный метод** предусматривает проведение анатомо-морфологического анализа объектов исследования. Он лежит в основе классификации организмов, выявления закономерностей возникновения и развития различных форм жизни.

**Мониторинг** — это система мероприятий по наблюдению, оценке и прогнозу изменения состояния исследуемого объекта, в частности биосферы.

Проведение наблюдений и экспериментов требует зачастую применения специального оборудования, такого как микроскопы, центрифуги, спектрофотометры и др.

**Микроскопия** широко применяется в зоологии, ботанике, анатомии человека, гистологии, цитологии, генетике, эмбриологии, палеонтологии, экологии и других разделах биологии. Она позволяет изучить тонкое строение объектов с использованием световых, электронных, рентгеновских и других типов микроскопов.

**Устройство светового микроскопа.** Световой микроскоп состоит из оптических и механических частей. К первым относятся окуляр, объективы и зеркало, а ко вторым — тубус, штатив, основание, предметный столик и винт (рис. 1.2).

Общее увеличение микроскопа определяется по формуле:

увеличение объектива  $\times$  увеличение окуляра = увеличение микроскопа.

Например, если объектив увеличивает объект в 8 раз, а окуляр — в 7, то общее увеличение микроскопа равно 56.

**Дифференциальное центрифугирование**, или *фракционирование*, позволяет разделить частицы по их размерам и плотности под дейст-

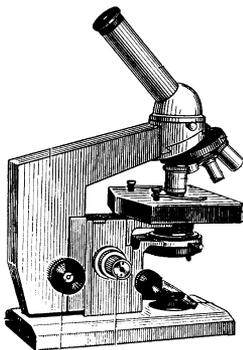


Рис. 1.2. Внешний вид светового микроскопа

вием центробежной силы, что активно используется при изучении строения биологических молекул и клеток.

Арсенал методов биологии постоянно обновляется, и в настоящее время охватить его полностью практически невозможно. Поэтому некоторые методы, используемые в отдельных биологических науках, будут рассмотрены далее.

## Роль биологии в формировании современной естественнонаучной картины мира

На этапе становления биология еще не существовала отдельно от других естественных наук и ограничивалась лишь наблюдением, изучением, описанием и классификацией представителей животного и растительного мира, т. е. была описательной наукой. Однако это не помешало античным естествоиспытателям Гиппократу (ок. 460–377 гг. до н. э.), Аристотелю (384–322 гг. до н. э.) и Теофрасту (настоящее имя Тиртам, 372–287 гг. до н. э.) внести значительный вклад в развитие представлений о строении тела человека и животных, а также о биологическом разнообразии животных и растений, заложив тем самым основы анатомии и физиологии человека, зоологии и ботаники.

Углубление познаний о живой природе и систематизация ранее накопленных фактов, происшедшие в XVI–XVIII веках, увенчались введением бинарной номенклатуры и созданием стройной систематики растений (К. Линней) и животных (Ж. Б. Ламарк).

Описание значительного числа видов со сходными морфологическими признаками, а также палеонтологические находки стали предпосылками к развитию представлений о происхождении видов и путях исторического развития органического мира. Так, опыты Ф. Реди, Л. Спалланцани и Л. Пастера в XVII–XIX веках опровергли гипотезу спонтанного самозарождения, выдвинутую еще Аристотелем и бытовавшую в Средние века, а теория биохимической эволюции А. И. Опари-на и Дж. Холдейна, блестяще подтвержденная С. Миллером и Г. Юри, позволила дать ответ на вопрос о происхождении всего живого.

Если процесс возникновения живого из неживых компонентов и его эволюция сами по себе уже не вызывают сомнений, то механизмы, пути и направления исторического развития органического мира все еще до конца не выяснены, поскольку ни одна из двух основных соперничающих между собой теорий эволюции (синтетическая теория эволюции, созданная на основе теории Ч. Дарвина, и теория Ж. Б. Ламарка) все еще не могут предъявить исчерпывающих доказательств.

Применение микроскопии и других методов смежных наук, обусловленное прогрессом в области других естественных наук, а также внедрение практики эксперимента позволило немецким ученым Т. Шванну и М. Шлейдену еще в XIX веке сформулировать клеточную теорию, позднее дополненную Р. Вирховым и К. Бэрм. Она стала важнейшим обобщением в биологии, которое краеугольным камнем легло в основу современных представлений о единстве органического мира.

Открытие закономерностей передачи наследственной информации чешским монахом Г. Менделем послужило толчком к дальнейшему бурному развитию биологии в XX–XXI веках и привело не только к открытию универсального носителя наследственности — ДНК, но и генетического кода, а также фундаментальных механизмов контроля, считывания и изменчивости наследственной информации.

Развитие представлений об окружающей среде привело к возникновению такой науки, как *экология*, и формулировке *учения о биосфере* как о сложной многокомпонентной планетарной системе связанных между собой огромных биологических комплексов, а также химических и геологических процессов, происходящих на Земле (В. И. Вернадский), что в конечном итоге позволяет хотя бы в небольшой степени уменьшить негативные последствия хозяйственной деятельности человека.

Таким образом, биология сыграла немаловажную роль в становлении современной естественнонаучной картины мира.

- 1.2. Уровневая организация и эволюция. Основные уровни организации живой природы: клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный. Биологические системы. Общие признаки биологических систем: клеточное строение, особенности химического состава, обмен веществ и превращения энергии, гомеостаз, раздражимость, движение, рост и развитие, воспроизведение, эволюция

## Уровневая организация и эволюция

Живая природа — не однородное образование, подобное кристаллу, она представлена бесконечным разнообразием составляющих ее объектов (одних только видов организмов в настоящее время описано около 2 млн). Вместе с тем это разнообразие не является и свидетельством хаоса, царящего в ней, поскольку организмы имеют клеточное строение, организмы одного вида образуют популяции, все популяции, обитающие на одном участке суши или воды, образуют сообщества, а во взаимодействии с телами неживой природы формируют биогеоценозы, в свою очередь составляющие биосферу.

Таким образом, живая природа является системой, компоненты которой можно расположить в строгом порядке: от низших к высшим. Данный принцип организации позволяет выделить в живой природе отдельные *уровни* и дает комплексное представление о жизни как о природном явлении. На каждом из уровней организации определяют элементарную единицу и элементарное явление. В качестве *элементарной единицы* рассматривают структуру или объект, изменения которых составляют специфический для соответствующего уровня вклад в процесс сохранения и развития жизни, тогда как само это изменение является *элементарным явлением*.

Формирование такой многоуровневой структуры не могло произойти мгновенно — это результат миллиардов лет исторического развития, в процессе которого происходило прогрессивное усложнение форм жизни: от комплексов органических молекул к клеткам, от клеток — к организмам и т. д. Однажды возникнув, эта структура поддерживает свое существование за счет сложной системы регуляции и продолжает развиваться, причем на каждом из уровней организации живой материи происходят соответствующие эволюционные преобразования.

## Основные уровни организации живой природы: клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный

В настоящее время выделяют несколько основных уровней организации живой материи: клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический и биосферный.

### **Клеточный уровень**

Хотя проявления некоторых свойств живого обусловлены уже взаимодействием биологических макромолекул (белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов и др.), все же единицей строения, функций и развития живого является клетка, способная осуществлять и сопрягать процессы реализации и передачи наследственной информации с обменом веществ и превращения энергии, обеспечивая тем самым функционирование более высоких уровней организации. Элементарной единицей клеточного уровня организации является клетка, а элементарным явлением — реакции клеточного метаболизма.

### **Организменный уровень**

**Организм** — это целостная система, способная к самостоятельному существованию.

По количеству клеток, входящих в состав организмов, их делят на одноклеточные и многоклеточные. Клеточный уровень организации у одноклеточных организмов (амебы обыкновенной,

эвглени зеленой и др.) совпадает с организменным. В истории Земли был период, когда все организмы были представлены только одноклеточными формами, но они обеспечивали функционирование как биогеоценозов, так и биосферы в целом. Большинство многоклеточных организмов представлено совокупностью тканей и органов, в свою очередь также имеющих клеточное строение. Органы и ткани приспособлены для выполнения определенных функций. Элементарной единицей данного уровня является особь в ее индивидуальном развитии, или онтогенезе, поэтому организменный уровень также называют *онтогенетическим*. Элементарным явлением данного уровня являются изменения организма в его индивидуальном развитии.

### **Популяционно-видовой уровень**

**Популяция** — это совокупность особей одного вида, свободно скрещивающихся между собой и проживающих обособленно от других таких же групп особей.

В популяциях происходит свободный обмен наследственной информацией и ее передача потомкам. Популяция является элементарной единицей популяционно-видового уровня, а элементарным явлением в данном случае являются эволюционные преобразования, например мутации и естественный отбор.

### **Биогеоценотический уровень**

**Биогеоценоз** представляет собой исторически сложившееся сообщество популяций разных видов, взаимосвязанных между собой и окружающей средой обменом веществ и энергии.

Биогеоценозы являются элементарными системами, в которых осуществляется вещественно-энергетический круговорот, обусловленный жизнедеятельностью организмов. Сами биогеоценозы — это элементарные единицы данного уровня, тогда как элементарные явления — это потоки энергии и круговороты веществ в них. Биогеоценозы составляют биосферу и обуславливают все процессы, протекающие в ней.

### **Биосферный уровень**

**Биосфера** — оболочка Земли, населенная живыми организмами и преобразуемая ими.

Биосфера является самым высоким уровнем организации жизни на планете. Эта оболочка охватывает нижнюю часть атмосферы, гидросферу и верхний слой литосферы. Биосфера, как и все другие биологические системы, динамична и активно преобразуется живыми существами. Она сама является элементарной единицей биосферного уровня, а в качестве элементарного явления рассматривают процессы круговорота веществ и энергии, происходящие при участии живых организмов.

Как уже было сказано выше, каждый из уровней организации живой материи вносит свою лепту в единый эволюционный процесс: в клетке не только воспроизводится заложенная наследственная информация, но и происходит ее изменение, что приводит к возникновению новых сочетаний признаков и свойств организма, в свою очередь подвергающихся действию естественного отбора на популяционно-видовом уровне и т. д.

### **Биологические системы**

Биологические объекты различной степени сложности (клетки, организмы, популяции и виды, биогеоценозы и сама биосфера) рассматривают в настоящее время в качестве *биологических систем*.

**Система** — это единство структурных компонентов, взаимодействие которых порождает новые свойства по сравнению с их механической совокупностью. Так, организмы состоят из органов, органы образованы тканями, а ткани формируют клетки.

Характерными чертами биологических систем являются их целостность, уровневый принцип организации, о чем говорилось выше, и открытость. Целостность биологических систем в значительной степени достигается за счет саморегуляции, функционирующей по принципу обратной связи.

К *открытым системам* относят системы, между которыми и окружающей средой происходит обмен веществ, энергии и информации, например, растения в процессе фотосинтеза улавливают солнечный свет и поглощают воду и углекислый газ, выделяя кислород.

## Общие признаки биологических систем: клеточное строение, особенности химического состава, обмен веществ и превращения энергии, гомеостаз, раздражимость, движение, рост и развитие, воспроизведение, эволюция

Биологические системы отличаются от тел неживой природы совокупностью признаков и свойств, среди которых основными являются клеточное строение, особенности химического состава, обмен веществ и превращения энергии, гомеостаз, раздражимость, движение, рост и развитие, воспроизведение и эволюция.

Элементарной структурно-функциональной единицей живого является клетка. Даже вирусы, относящиеся к неклеточным формам жизни, неспособны к самовоспроизведению вне клеток.

Различают два типа строения клеток: *прокариотические* и *эукариотические*. Прокариотические клетки не имеют сформированного ядра, их генетическая информация сосредоточена в цитоплазме. К прокариотам относят прежде всего бактерии. Генетическая информация в эукариотических клетках хранится в особой структуре — ядре. Эукариотами являются растения, животные и грибы. Если в одноклеточных организмах клетке присущи все проявления живого, то у многоклеточных происходит специализация клеток.

В живых организмах не встречается ни одного химического элемента, которого бы не было в неживой природе, однако их концентрации существенно различаются в первом и во втором случаях. Преобладают в живой природе такие элементы, как углерод, водород и кислород, которые входят в состав органических соединений, тогда как для неживой природы в основном характерны неорганические вещества. Важнейшими органическими соединениями являются нуклеиновые кислоты и белки, которые обеспечивают функции самовоспроизведения и самоподдержания, но ни одно из этих веществ не является носителем жизни, поскольку ни по отдельности, ни в группе они не способны к самовоспроизведению — для этого необходим целостный комплекс молекул и структур, которым и является клетка.

Все живые системы, в том числе клетки и организмы, являются открытыми системами. Однако, в отличие от неживой природы, где в основном происходит перенос веществ с одного места в другое или изменение их агрегатного состояния, живые существа способны к химическому превращению потребляемых веществ и использованию энергии. Обмен веществ и превращения энергии связаны с такими процессами, как питание, дыхание и выделение.

Под **питанием** обычно понимают поступление в организм, переваривание и усвоение им веществ, необходимых для пополнения энергетических запасов и построения тела организма. По способу питания все организмы делят на *автотрофов* и *гетеротрофов*.

**Автотрофы** — это организмы, которые способны сами синтезировать органические вещества из неорганических.

**Гетеротрофы** — это организмы, которые потребляют в пищу готовые органические вещества.

Автотрофы делятся на фотоавтотрофов и хемоавтотрофов. *Фотоавтотрофы* используют для синтеза органических веществ энергию солнечного света. Процесс преобразования энергии света в энергию химических связей органических соединений называется *фотосинтезом*. К фотоавтотрофам относится подавляющее большинство растений и некоторые бактерии (например, цианобактерии). В целом фотосинтез не слишком продуктивный процесс, вследствие чего большинство растений вынуждено вести прикрепленный образ жизни. *Хемоавтотрофы* извлекают энергию для синтеза органических соединений из неорганических соединений. Этот процесс называется *хемосинтезом*. Типичными хемоавтотрофами являются некоторые бактерии, в том числе серобактерии и железобактерии.

Остальные организмы — животные, грибы и подавляющее большинство бактерий — относятся к гетеротрофам.

**Дыханием** называют процесс расщепления органических веществ до более простых, при котором выделяется энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности организмов.

Различают *аэробное дыхание*, требующее кислорода, и *анаэробное*, протекающее без участия кислорода. Большинство организмов являются аэробами, хотя среди бактерий, грибов и живот-

ных встречаются и анаэробы. При кислородном дыхании сложные органические вещества могут расщепляться до воды и углекислого газа.

Под **выделением** обычно понимают выведение из организма конечных продуктов метаболизма и избытка различных веществ (воды, солей и др.), поступивших с пищей или образовавшихся в нем. Особенно интенсивно процессы выделения протекают у животных, тогда как растения чрезвычайно экономны.

Благодаря обмену веществ и энергии обеспечивается взаимосвязь организма с окружающей средой и поддерживается гомеостаз.

**Гомеостаз** — это способность биологических систем противостоять изменениям и поддерживать относительное постоянство химического состава, строения и свойств, а также обеспечивать постоянство функционирования в изменяющихся условиях окружающей среды. Приспособление же к изменяющимся условиям среды называется **адаптацией**.

**Раздражимость** — это универсальное свойство живого реагировать на внешние и внутренние воздействия, которое лежит в основе приспособления организма к условиям окружающей среды и их выживания. Реакция растений на изменения внешних условий заключается, например, в повороте листовых пластинок к свету, а у большинства животных она имеет более сложные формы, имеющие рефлекторный характер.

**Движение** — неотъемлемое свойство биологических систем. Оно проявляется не только в виде перемещения тел и их частей в пространстве, например, в ответ на раздражение, но и в процессе роста и развития.

Новые организмы, появляющиеся в результате репродукции, получают от родителей не готовые признаки, а определенные генетические программы, возможность развития тех или иных признаков. Эта наследственная информация реализуется во время индивидуального развития. Индивидуальное развитие выражается, как правило, в количественных и качественных изменениях организма. Количественные изменения организма называются **ростом**. Они проявляются, например, в виде увеличения массы и линейных размеров организма, что основано на воспроизведении молекул, клеток и других биологических структур.

**Развитие организма** — это появление качественных различий в структуре, усложнение функций и т. д., что базируется на дифференцировании клеток.

Рост организмов может продолжаться всю жизнь или заканчиваться на каком-то определенном ее этапе. В первом случае говорят о *неограниченном*, или *открытом росте*. Он характерен для растений и грибов. Во втором случае мы имеем дело с *ограниченным*, или *закрытым ростом*, присущим животным и бактериям.

Продолжительность существования отдельной клетки, организма, вида и других биологических систем ограничена во времени в основном из-за воздействия факторов окружающей среды, поэтому требуется постоянное воспроизведение этих систем. В основе воспроизведения клеток и организмов лежит процесс самоудвоения молекул ДНК. Размножение организмов обеспечивает существование вида, а размножение всех видов, населяющих Землю, обеспечивает существование биосферы.

**Наследственностью** называют передачу признаков родительских форм в ряду поколений.

Однако, если бы при воспроизведении признаки сохранялись, приспособление к меняющимся условиям окружающей среды было бы невозможным. В связи с этим появилось противоположное наследственности свойство — *изменчивость*.

**Изменчивость** — это возможность приобретения в течение жизни новых признаков и свойств, которые обеспечивают эволюцию и выживание наиболее приспособленных видов.

**Эволюция** — это необратимый процесс исторического развития живого.

Она базируется на *прогрессивном размножении*, *наследственной изменчивости*, *борьбе за существование* и *естественном отборе*. Действие этих факторов привело к огромному разнообразию форм жизни, приспособленных к различным условиям среды обитания. Прогрессивная эволюция прошла ряд ступеней: доклеточных форм, одноклеточных организмов, все усложняющихся многоклеточных вплоть до человека.

**ПРИМЕРЫ ЗАДАНИЙ ЕГЭ К РАЗДЕЛУ 1  
«БИОЛОГИЯ КАК НАУКА. МЕТОДЫ НАУЧНОГО ПОЗНАНИЯ»**

**Часть 1**

Ответами к заданиям 1–10 являются последовательность цифр, число или слово (словосочетание). Запишите ответы в поля ответов в тексте работы.

- 1** Рассмотрите предложенную схему строения микроскопа. Запишите в ответе пропущенный термин, обозначенный на схеме вопросительным знаком.



Ответ: \_\_\_\_\_

- 2** Выберите два верных ответа из пяти и запишите в таблицу **цифры**, под которыми они указаны.

Карлу Линнею современная ботаника обязана

- 1) формулировкой первой теории эволюции растительного и животного мира
- 2) созданием единой системы классификации растительного и животного мира
- 3) описанием более шестисот новых видов растений
- 4) открытием клетки
- 5) введением бинарной номенклатуры

Ответ:

- 3** Все приведенные ниже открытия в области биологии, кроме двух, были сделаны в XIX веке. Определите два открытия, «выпадающих» из общего списка, и запишите в таблицу **цифры**, под которыми они указаны.

- 1) формулировка клеточной теории
- 2) введение бинарной номенклатуры
- 3) расшифровка генетического кода
- 4) исследование закономерностей независимого наследования
- 5) создание эволюционной теории

Ответ:

4

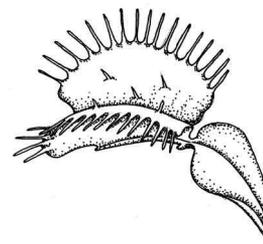
Выберите три верных ответа из шести и запишите в таблицу **цифры**, под которыми они указаны.

Если у биологической системы имеется структура, изображенная на рисунке, то она может быть объектом изучения

- 1) цитологии
- 2) зоологии
- 3) антропологии
- 4) морфологии
- 5) биохимии
- 6) микробиологии

Ответ: 

--	--	--



5

Известно, что клетка — **элементарная открытая живая система микроскопического размера**. Выберите из приведенного текста три утверждения, относящиеся к описанию перечисленных выше признаков клетки. Запишите в таблицу **цифры**, под которыми указаны выбранные утверждения.

(1) Клетка была открыта в 1667 году Р. Гуком. (2) Она является единицей строения, функций и развития организма. (3) Несмотря на то, что клетке присущи все свойства живого, она осуществляет обмен с окружающей средой веществом и энергией. (4) По особенностям строения клетки делят на эукариотические и прокариотические. (5) Размеры эукариотической клетки варьируют от 5 до 100 мкм, а прокариотической — от 0,5 до 5 мкм. (6) К эукариотическим организмам относятся растения, животные и грибы, а к прокариотическим — бактерии.

Ответ: 

--	--	--

6

Исследователь использовал микроскоп с увеличением окуляра 7× и объектива 40×. Каково общее увеличение микроскопа? В ответе запишите только соответствующее **число**.

Ответ: \_\_\_\_\_

7

Установите соответствие между примерами исследований и группами методов биологии: к каждой позиции, данной в первом столбце, подберите соответствующую позицию из второго столбца.

#### ПРИМЕРЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

#### ГРУППЫ МЕТОДОВ

- |  |  |
|--|--|
| <p>А) микроскопирование кишечной палочки</p> <p>Б) маршрутный учет животных по следам</p> <p>В) описание нового вида электрического ската</p> <p>Г) моделирование экосистем озера Байкал</p> <p>Д) выработка условного рефлекса на звонок у собаки</p> | <p>1) теоретические</p> <p>2) эмпирические</p> |
|--|--|

Запишите в таблицу выбранные цифры под соответствующими буквами.

Ответ: 

А	Б	В	Г	Д

8

Установите последовательность пунктов инструкции по работе со световым микроскопом. Запишите в таблицу соответствующую последовательность **цифр**.

- 1) при помощи зеркала настройте освещение
- 2) положите микропрепарат на предметный столик
- 3) приподнимите тубусодержатель с объективами с помощью микровинта
- 4) установите объектив
- 5) глядя в окуляр, медленно вращайте винт до тех пор, пока в поле зрения не появится изображение объекта
- 6) глядя сбоку, опустите объектив на расстояние 1 см от препарата

Ответ:

9

Проанализируйте таблицу «Уровни организации живой природы». Заполните пустые ячейки таблицы, используя термины, приведенные в списке. Для каждой ячейки, обозначенной буквой, выберите соответствующий термин из предложенного списка.

Уровень организации	Элементарное явление	Наука, изучающая уровень
_____ (А)	Реакция метаболизма	Цитология
Организменный	_____ (Б)	Морфология, систематика
Популяционно-видовой	Изменение генофонда	_____ (В)

- 1) клеточный
- 2) биогеоценотический
- 3) биосферный
- 4) процессы филогенеза
- 5) процессы онтогенеза
- 6) палеонтология
- 7) экология
- 8) биохимия

Запишите в таблицу выбранные цифры под соответствующими буквами.

Ответ: 

А	Б	В
<input type="text"/>	<input type="text"/>	<input type="text"/>

10

Проанализируйте график интенсивности фотосинтеза у растений саванны.

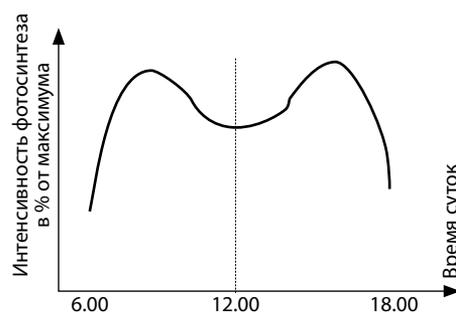
Выберите утверждения, которые можно сформулировать на основании анализа представленных данных.

Интенсивность фотосинтеза

- 1) возрастает в течение дня
- 2) зависит от факторов окружающей среды
- 3) определяется генетической программой организма
- 4) снижается в наиболее жаркое время дня
- 5) достигает максимума на рассвете и на закате

Запишите в ответе **цифры**, под которыми указаны выбранные утверждения.

Ответ:



## Часть 2

Запишите сначала номер задания, а затем развернутый ответ на него. Ответы записывайте четко и разборчиво.

**11** Найдите три ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.

(1) Биологические системы и тела неживой природы различаются по химическому составу. (2) Первые содержат ряд химических элементов, которые не встречаются в неживой природе. (3) Концентрации одинаковых для живого и неживого химических элементов существенно различаются. (4) Организмы способны синтезировать сложные органические вещества. (5) Биологические системы являются открытыми системами, так как не осуществляют обмена веществом и энергией с окружающей средой. (6) Как и все открытые системы, биологические объекты способны к саморегуляции. (7) Саморегуляция лежит в основе гомеостаза — способности биологических систем поддерживать относительное постоянство химического состава, строения и свойств, а также обеспечивать постоянство функционирования в изменяющихся условиях окружающей среды.

Ответ: \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_

**12** В 1725 г. английский ученый Стефан Хейлз провел эксперимент, в котором использовал побег растения винограда и похожий на гребень с пятью зубьями прибор. Весной он нанес с помощью своего прибора красной краской в верхней части побега 10 точек. Осенью он обнаружил, что вблизи верхушки побега расстояние между точками увеличилось, тогда как ниже оно почти не изменилось.

Какой метод исследований применил С. Хейлз? Сформулируйте закономерность роста растений, установленную им.

Ответ: \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_



## Раздел 2

# Клетка как биологическая система

### 2.1. Современная клеточная теория, ее основные положения, роль в формировании современной естественнонаучной картины мира. Развитие знаний о клетке. Клеточное строение организмов — основа единства органического мира, доказательство родства живой природы

#### Современная клеточная теория, ее основные положения, роль в формировании современной естественнонаучной картины мира

Одним из основополагающих понятий в современной биологии является представление о том, что всем живым организмам присуще клеточное строение. Изучением строения клетки, ее жизнедеятельности и взаимодействия с окружающей средой занимается наука *цитология*, в настоящее время чаще именуемая *клеточной биологией*. Своему появлению цитология обязана формулировке клеточной теории (1838–1839 гг., М. Шлейден, Т. Шванн, дополнена в 1855 г. Р. Вирховым).

*Клеточная теория* является обобщенным представлением о строении и функциях клеток как единиц живого, об их размножении и роли в формировании многоклеточных организмов.

#### Основные положения клеточной теории:

1. Клетка — единица строения, жизнедеятельности, роста и развития живых организмов — вне клетки жизни нет.
2. Клетка — единая система, состоящая из множества закономерно связанных друг с другом элементов, представляющих собой определенное целостное образование.
3. Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, строению и функциям.
4. Новые клетки образуются только в результате деления материнских клеток («клетка от клетки»).
5. Клетки многоклеточных организмов образуют ткани, из тканей состоят органы. Жизнь организма в целом обусловлена взаимодействием составляющих его клеток.
6. Клетки многоклеточных организмов имеют полный набор генов, но отличаются друг от друга тем, что у них работают различные группы генов, следствием чего является морфологическое и функциональное разнообразие клеток — дифференцировка.

Благодаря созданию клеточной теории стало понятно, что клетка является мельчайшей единицей жизни, элементарной живой системой, которой присущи все признаки и свойства живого. Формулировка клеточной теории стала важнейшей предпосылкой развития воззрений на наслед-

ственность и изменчивость, так как выявление их природы и присущих им закономерностей неизбежно наводило на мысль об универсальности строения живых организмов. Выявление единства химического состава и плана строения клеток послужило толчком и для развития представлений о происхождении живых организмов и их эволюции. Кроме того, происхождение многоклеточных организмов из единственной клетки в процессе эмбрионального развития стало догмой современной эмбриологии.

## Развитие знаний о клетке

До XVII века человек вообще ничего не знал о микроструктуре окружающих его предметов и воспринимал мир невооруженным глазом. Прибор для изучения микромира — микроскоп — был изобретен приблизительно в 1590 году голландскими механиками Г. и З. Янсенами, однако его несовершенство не давало возможности рассмотреть достаточно мелкие объекты. Лишь создание на его основе так называемого сложного микроскопа К. Дреббелем (1572–1634) способствовало прогрессу в данной области.

В 1665 году английский ученый-физик Р. Гук (1635–1703) усовершенствовал конструкцию микроскопа и технологию шлифовки линз и, желая убедиться в улучшении качества изображения, рассматривал под ним срезы пробки, древесного угля и живых растений. На срезах он обнаружил мельчайшие поры, напоминающие пчелиные соты, и назвал их клетками (от лат. *целлюла* — ячейка, клетка). Интересно отметить, что Р. Гук считал главным компонентом клетки клеточную оболочку.

Во второй половине XVII века появились работы виднейших микроскопистов М. Мальпиги (1628–1694) и Н. Грю (1641–1712), также обнаруживших ячеистое строение многих растений.

Чтобы удостовериться, что увиденное Р. Гуком и другими учеными является правдой, не имевший специального образования голландский торговец А. ван Левенгук самостоятельно разработал конструкцию микроскопа, принципиально отличавшуюся от уже существующей, и усовершенствовал технологию изготовления линз. Это позволило ему достичь увеличения в 275–300 раз и рассмотреть те детали строения, которые были технически недоступны остальным ученым. А. ван Левенгук был непревзойденным наблюдателем: он тщательно зарисовывал и описывал увиденное под микроскопом, но не стремился объяснить этого. Он открыл одноклеточные организмы, в том числе и бактерии, в клетках растений обнаружил ядра, хлоропласты, утолщения клеточных стенок, но оценить его открытия смогли намного позже.

Открытия компонентов внутреннего строения организмов в первой половине XIX века следовали одно за другим. Г. Моль различил в клетках растений живое вещество и водянистую жидкость — клеточный сок, обнаружил поры. Английский ботаник Р. Броун (1773–1858) в 1831 году открыл ядро в клетках орхидей, затем оно было обнаружено во всех растительных клетках. Чешский ученый Я. Пуркинье (1787–1869) для обозначения полужидкого студенистого содержимого клетки без ядра ввел термин «протоплазма» (1840). Дальше всех современников продвинулся бельгийский ботаник М. Шлейден (1804–1881), который, изучая развитие и дифференциацию разнообразных клеточных структур высших растений, доказал, что все растительные организмы ведут свое происхождение от одной клетки. Он же рассмотрел в ядрах клеток чешуи лука округлые тельца-ядрышки (1842).

В 1827 году русский ученый-эмбриолог К. Бэр обнаружил яйцеклетки человека и других млекопитающих, опровергнув тем самым представления о развитии организма исключительно из мужских гамет. Кроме того, он доказал формирование многоклеточного животного организма из единственной клетки — оплодотворенной яйцеклетки, а также сходство стадий зародышевого развития многоклеточных животных, которое наводило на мысль о единстве их происхождения.

Сведения, накопленные к середине XIX века, требовали обобщения, которым и стала клеточная теория. Ее формулировке биология обязана немецкому зоологу Т. Шванну (1810–1882), который на основе собственных данных и выводов М. Шлейдена о развитии растений выдвинул предположение о том, что если в каком-либо видимом под микроскопом образовании присутствует

ядро, то это образование является клеткой. Основываясь на данном критерии, Т. Шванн сформулировал основные положения клеточной теории.

Немецкий врач и патолог Р. Вирхов (1821–1902) внес в эту теорию еще одно важное положение: клетки возникают только путем деления исходной клетки, то есть клетки образуются только из клеток («клетка от клетки»).

Со времени создания клеточной теории учение о клетке как о единице структуры, функции и развития организма непрерывно развивалось. К концу XIX века благодаря успехам микроскопической техники было уточнено строение клетки, описаны органоиды — части клетки, выполняющие различные функции, исследованы способы образования новых клеток (митоз, мейоз) и стало понятным первостепенное значение клеточных структур в передаче наследственных свойств. Применение новейших физико-химических методов исследования позволило углубиться в процессы хранения и передачи наследственной информации, а также исследовать тонкое строение каждой из структур клетки. Все это способствовало выделению науки о клетке в самостоятельную отрасль знания — *цитологию*.

## Клеточное строение организмов, сходство строения клеток всех организмов — основа единства органического мира, доказательства родства живой природы

Все известные на сегодняшний день живые организмы (растения, животные, грибы и бактерии) имеют клеточное строение. Даже вирусы, которые не имеют клеточного строения, могут размножаться только в клетках. Клетка — элементарная структурно-функциональная единица живого, которой присущи все его проявления, в частности, обмен веществ и превращения энергии, гомеостаз, рост и развитие, воспроизведение и раздражимость. При этом именно в клетках хранится, перерабатывается и реализуется наследственная информация.

Несмотря на все разнообразие клеток, план строения для них един: все они содержат *наследственный аппарат*, погруженный в *цитоплазму*, и окружающую клетку *плазматическую мембрану*.

Клетка возникла в результате длительной эволюции органического мира. Объединение клеток в многоклеточный организм не является простым суммированием, так как каждая клетка, сохраняя все присущие живому организму признаки, в то же время приобретает новые свойства вследствие выполнения ею определенной функции. С одной стороны, многоклеточный организм можно разделить на составляющие его части — клетки, но с другой стороны, сложив их вновь воедино, невозможно восстановить функции целостного организма, так как лишь во взаимодействии частей системы появляются новые свойства. В этом проявляется одна из основных закономерностей, характеризующих живое, — единство дискретного и целостного. Небольшие размеры и значительное количество клеток создают у многоклеточных организмов большую поверхность, необходимую для обеспечения быстрого обмена веществ. Кроме того, в случае гибели одной части организма его целостность может быть восстановлена за счет воспроизведения клеток. Вне клетки невозможны хранение и передача наследственной информации, хранение и перенос энергии с последующим превращением ее в работу. Наконец, разделение функций между клетками в многоклеточном организме обеспечило широкие возможности приспособления организмов к среде обитания и явилось предпосылкой усложнения их организации.

Таким образом, установление единства плана строения клеток всех живых организмов послужило доказательством единства происхождения всего живого на Земле.

## 2.2. Многообразие клеток. Прокариотические и эукариотические клетки. Сравнительная характеристика клеток растений, животных, бактерий, грибов

### Многообразие клеток

Согласно клеточной теории клетка является наименьшей структурно-функциональной единицей организмов, которой присущи все свойства живого. По количеству клеток организмы делят на одноклеточные и многоклеточные. Клетки одноклеточных организмов существуют как самостоятельные организмы и осуществляют все функции живого. Одноклеточными являются все прокариоты и целый ряд эукариот (многие виды водорослей, грибов и простейшие животные), которые поражают чрезвычайным разнообразием форм и размеров. Однако большинство организмов все же являются многоклеточными. Их клетки специализируются на выполнении определенных функций и образуют ткани и органы, что не может не отражаться на морфологических особенностях. Например, организм человека образован примерно из  $10^{14}$  клеток, представленных примерно 200 видами, имеющими самые разнообразные формы и размеры.

Форма клеток может быть округлой, цилиндрической, кубической, призматической, дискообразной, веретеновидной, звездчатой и др. (рис. 2.1). Так, яйцеклетки имеют округлую форму, клетки эпителия — цилиндрическую, кубическую и призматическую, форму двояковогнутого диска имеют эритроциты крови, веретеновидными являются клетки мышечной ткани, а звездчатую — клетки нервной ткани. Ряд клеток вообще не имеет постоянной формы. К ним относятся, прежде всего, лейкоциты крови.

Размеры клеток также существенно варьируют: большинство клеток многоклеточного организма имеют размеры от 10 до 100 мкм, а наименьшие — 2–4 мкм. Нижний предел обусловлен тем, что клетка должна иметь минимальный набор веществ и структур для обеспечения жизнедеятельности, а слишком большие размеры клетки будут препятствовать обмену веществ и энергии с окружающей средой, а также будут затруднять процессы поддержания гомеостаза. Тем не менее некоторые клетки можно рассмотреть невооруженным взглядом. Прежде всего к ним относятся клетки плодов арбуза и яблоки, а также яйцеклетки рыб и птиц. Даже если один из линейных размеров клетки превышает средние показатели, все остальные соответствуют норме. Например, отросток нейрона может в длину превышать 1 м, но его диаметр все равно будет соответствовать среднему значению. Между размерами клеток и размерами тела не существует прямой зависимости. Так, клетки мышц слона и мыши имеют одинаковые размеры.

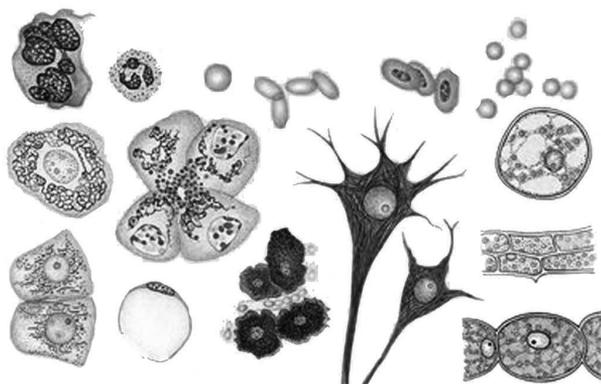


Рис. 2.1. Разнообразие клеток

## Прокариотические и эукариотические клетки

Как уже упоминалось выше, клетки имеют много сходных функциональных свойств и морфологических особенностей. Каждая из них состоит из *цитоплазмы*, погруженного в нее *наследственного аппарата*, и отделена от внешней среды *плазматической мембраной*, или *плазмалеммой*, не препятствующей процессу обмена веществ и энергии. Снаружи от мембраны у клетки может быть еще клеточная стенка, состоящая из различных веществ, которая служит для защиты клетки и является своего рода ее внешним скелетом.

*Цитоплазма* представляет собой все содержимое клетки, заполняющее пространство между плазматической мембраной и структурой, содержащей генетическую информацию. Она состоит из основного вещества — *гиалоплазмы* — и погруженных в нее органоидов и включений. *Органоиды* — это постоянные компоненты клетки, выполняющие определенные функции, а *включения* — возникающие и исчезающие в процессе жизни клетки компоненты, выполняющие в основном запасующую или выделительную функции. Часто включения делят на твердые и жидкие. Твердые включения представлены в основном гранулами и могут иметь различную природу, тогда как в качестве жидких включений рассматривают вакуоли и капли жира (рис. 2.2).

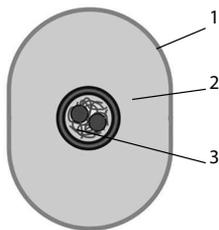


Рис. 2.2. Общий план строения клетки:

- 1 — плазматическая мембрана;
- 2 — цитоплазма;
- 3 — наследственная информация

Область цитоплазмы, в которой хранится генетическая информация в прокариотической клетке, называют *нуклеоидом*. В цитоплазме прокариотических клеток встречается, главным образом, один вид органоидов — рибосомы, а окруженные мембранами органоиды отсутствуют вовсе. Прокариотами являются бактерии.

**Эукариотическая клетка** — клетка, в которой хотя бы на одной из стадий развития имеется *ядро* — специальная структура, в которой находится ДНК.

Цитоплазма эукариотических клеток отличается значительным разнообразием мембранных и немембранных органоидов. К эукариотическим организмам относят растения, животные и грибы.

Размеры прокариотических клеток, как правило, на порядок меньше, чем размеры эукариотических. Большинство прокариот является одноклеточными организмами, а эукариоты — многоклеточными.

## Сравнительная характеристика строения клеток растений, животных, бактерий и грибов

Кроме характерных для прокариот и эукариот особенностей, клетки растений, животных, грибов и бактерий обладают еще целым рядом особенностей. Так, клетки растений содержат специфические органоиды — *хлоропласты*, которые обуславливают их способность к фотосинтезу, тогда как у остальных организмов эти органоиды не встречаются. Безусловно, это не означает, что другие организмы не способны к фотосинтезу, поскольку, например, у бактерий он протекает на впячиваниях плазмалеммы и отдельных мембранных пузырьках в цитоплазме.

Растительные клетки, как правило, содержат крупные вакуоли, заполненные клеточным соком. В клетках животных, грибов и бактерий они также встречаются, но имеют совершенно иное происхождение и выполняют другие функции. Основным запасным веществом, встречающимся в виде твердых включений, у растений является крахмал, у животных и грибов — гликоген, а у бактерий — гликоген или волютин.

Еще одним отличительным признаком этих групп организмов является организация поверхностного аппарата: у клеток животных организмов клеточная стенка отсутствует, их плазматиче-

ская мембрана покрыта лишь тонким гликокаликсом, тогда как у всех остальных она есть. Это целиком объяснимо, поскольку способ питания животных связан с захватом пищевых частиц в процессе фагоцитоза, а наличие клеточной стенки лишило бы их данной возможности. Химическая природа вещества, входящего в состав клеточной стенки, неодинакова у различных групп живых организмов: если у растений это целлюлоза, то у грибов — хитин, а у бактерий — муреин (табл. 2.1).

Таблица 2.1

**Сравнительная характеристика строения клеток растений, животных, грибов и бактерий**

Признак	Бактерии	Животные	Грибы	Растения
Способ питания	Гетеротрофный или автотрофный	Гетеротрофный	Гетеротрофный	Автотрофный
Организация наследственной информации	Прокариоты	Эукариоты	Эукариоты	Эукариоты
Локализация ДНК	Нуклеоид, плазмиды	Ядро, митохондрии	Ядро, митохондрии	Ядро, митохондрии, пластиды
Плазматическая мембрана	Есть	Есть	Есть	Есть
Клеточная стенка	Муреиновая	—	Хитиновая	Целлюлозная
Цитоплазма	Есть	Есть	Есть	Есть
Органоиды	Рибосомы	Мембранные и немембранные, в том числе клеточный центр	Мембранные и немембранные	Мембранные и немембранные, в том числе пластиды
Органоиды движения	Жгутики и ворсинки	Жгутики и реснички	Жгутики и реснички	Жгутики и реснички
Вакуоли	Редко	Сократительные, пищеварительные	Иногда	Центральная вакуоль с клеточным соком
Включения	Гликоген, волютин	Гликоген	Гликоген	Крахмал

Отличия в строении клеток представителей разных царств живой природы приведены на рис. 2.3.

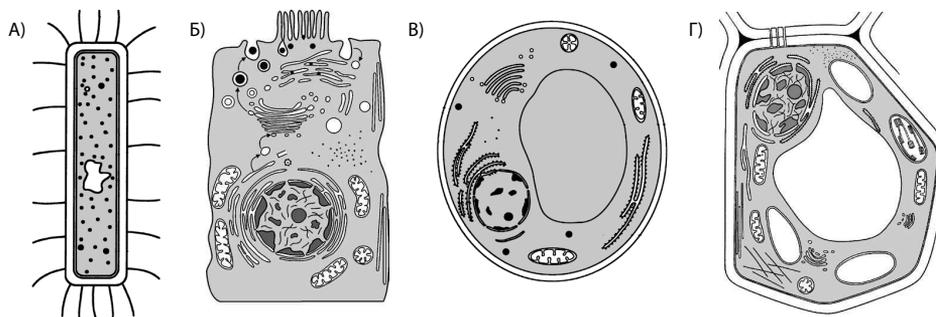


Рис. 2.3. Строение клеток бактерий (А), животных (Б), грибов (В) и растений (Г)

### 2.3. Химический состав клетки. Макро- и микроэлементы. Взаимосвязь строения и функций неорганических и органических веществ (белков, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов, АТФ), входящих в состав клетки. Роль химических веществ в клетке и организме человека

#### Химический состав клетки

В составе живых организмов обнаружено большинство химических элементов Периодической системы элементов Д. И. Менделеева, открытых к настоящему времени. С одной стороны, в них не содержится ни одного элемента, которого не было бы в неживой природе, а с другой стороны, их концентрации в телах неживой природы и живых организмах существенно различаются (табл. 2.2).

Эти химические элементы образуют неорганические и органические вещества. Несмотря на то, что в живых организмах преобладают неорганические вещества (рис. 2.4), именно органические вещества определяют уникальность их химического состава и феномена жизни в целом, поскольку они синтезируются преимущественно организмами в процессе жизнедеятельности и играют в реакциях важнейшую роль.

Изучением химического состава организмов и химических реакций, протекающих в них, занимается наука *биохимия*.

Следует отметить, что содержание химических веществ в различных клетках и тканях может существенно различаться. Например, если в животных клетках среди органических соединений преобладают белки, то в клетках растений — углеводы.

Таблица 2.2

Содержание некоторых химических элементов в неживой природе и живых организмах, %

Химический элемент	Земная кора	Морская вода	Живые организмы
O	49,2	85,8	65–75
C	0,4	0,0035	15–18
H	1,0	10,67	8–10
N	0,04	0,37	1,5–3,0
P	0,1	0,003	0,20–1,0
S	0,15	0,09	0,15–0,2
K	2,35	0,04	0,15–0,4
Ca	3,25	0,05	0,04–2,0
Cl	0,2	0,06	0,05–0,1
Mg	2,35	0,14	0,02–0,03
Na	2,4	1,14	0,02–0,03
Fe	4,2	0,00015	0,01–0,015
Zn	< 0,01	0,00015	0,0003
Cu	< 0,01	< 0,00001	0,0002
I	< 0,01	0,000015	0,0001
F	0,1	2,07	0,0001

## Макро- и микроэлементы

В живых организмах встречается около 80 химических элементов, однако только для 27 из этих элементов установлены их функции в клетке и организме. Остальные элементы присутствуют в незначительных количествах, и, по-видимому, попадают в организм с пищей, водой и воздухом. Содержание химических элементов в организме существенно различается (см. табл. 2.2). В зависимости от концентрации их делят на макроэлементы и микроэлементы.

Концентрация каждого из *макроэлементов* в организме превышает 0,01 %, а их суммарное содержание — 99 %. К макроэлементам относят кислород, углерод, водород, азот, фосфор, серу, калий, кальций, натрий, хлор, магний и железо. Первые четыре из перечисленных элементов (кислород, углерод, водород и азот) называют также *органогенными*, поскольку они входят в состав основных органических соединений. Фосфор и сера также являются компонентами ряда органических веществ, например белков и нуклеиновых кислот. Фосфор необходим для формирования костей и зубов.

Без оставшихся макроэлементов невозможно нормальное функционирование организма. Так, калий, натрий и хлор участвуют в процессах возбуждения клеток. Калий также необходим для работы многих ферментов и удержания воды в клетке. Кальций входит в состав клеточных стенок растений, костей, зубов и раковин моллюсков и требуется для сокращения мышечных клеток, а также для внутриклеточного движения. Магний является компонентом хлорофилла — пигмента, обеспечивающего протекание фотосинтеза. Он также принимает участие в биосинтезе белка. Железо, помимо того, что оно входит в состав гемоглобина, переносящего кислород в крови, необходимо для протекания процессов дыхания и фотосинтеза, а также для функционирования многих ферментов.

*Микроэлементы* содержатся в организме в концентрациях менее 0,01 %, а их суммарная концентрация в клетке не достигает и 0,1 %. К микроэлементам относятся цинк, медь, марганец, кобальт, йод, фтор и др. Цинк входит в состав молекулы гормона поджелудочной железы — инсулина, медь требуется для процессов фотосинтеза и дыхания. Кобальт является компонентом витамина В<sub>12</sub>, отсутствие которого приводит к анемии. Йод необходим для синтеза гормонов щитовидной железы, обеспечивающих нормальное протекание обмена веществ, а фтор связан с формированием эмали зубов.

Содержание химических элементов в различных клетках и организмах неодинаково, в значительной степени оно связано с условиями окружающей среды. Так, клетки морских водорослей содержат относительно много йода, позвоночных животных — железа, а моллюсков и ракообразных — меди.

Как недостаток, так и избыток или нарушение обмена макро- и микроэлементов приводят к развитию различных заболеваний. В частности, недостаток кальция и фосфора вызывает рахит, нехватка азота — тяжелую белковую недостаточность, дефицит железа — анемию, а отсутствие йода — нарушение образования гормонов щитовидной железы и снижение интенсивности обмена веществ. Уменьшение поступления фтора с водой и пищей в значительной степени обуславливает нарушение обновления эмали зубов и, как следствие, предрасположенность к кариесу. Свинец токсичен почти для всех организмов. Его избыток вызывает необратимые повреждения головного мозга и центральной нервной системы, что проявляется потерей зрения и слуха, бессонницей, почечной недостаточностью, судорогами, а также может привести к параличу и такому заболеванию, как рак. Острое отравление свинцом сопровождается внезапными галлюцинациями и заканчивается комой и смертью.



Рис. 2.4. Содержание химических веществ в клетке

Недостаток макро- и микроэлементов можно компенсировать путем увеличения их содержания в пище и питьевой воде, а также за счет приема лекарственных препаратов. Так, йод содержится в морепродуктах и йодированной соли, кальций — в яичной скорлупе и т. п.

## Взаимосвязь строения и функций неорганических и органических веществ (белков, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов, АТФ), входящих в состав клетки. Роль химических веществ в клетке и организме человека

### Неорганические вещества

Химические элементы клетки образуют различные соединения — неорганические и органические. К неорганическим веществам клетки относятся вода, минеральные соли, кислоты и др., а к органическим — белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, АТФ, витамины и др. (рис. 2.4).

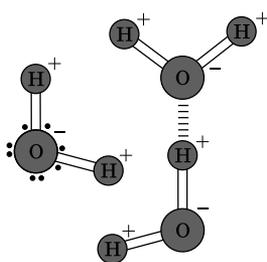


Рис. 2.5. Образование водородной связи

**Вода ( $H_2O$ )** — наиболее распространенное неорганическое вещество клетки, обладающее уникальными физико-химическими свойствами. У нее нет ни вкуса, ни цвета, ни запаха. Плотность и вязкость всех веществ оценивается по воде. Как и многие другие вещества, вода может находиться в трех агрегатных состояниях: твердом (лед), жидком и газообразном (пар). Температура плавления воды —  $0^\circ C$ , температура кипения —  $100^\circ C$ , однако растворение в воде других веществ может изменять эти характеристики. Теплоемкость воды также достаточно велика —  $4200 \text{ кДж/моль} \cdot K$ , что дает ей возможность принимать участие в процессах терморегуляции. В молекуле воды атомы водорода расположены под углом  $105^\circ$ , при этом общие электронные пары оттягиваются более электроотрицательным атомом кислорода.

Это обуславливает дипольные свойства молекул воды (один их конец заряжен положительно, а другой — отрицательно) и возможность образования между молекулами воды водородных связей (рис. 2.5). Сцепление молекул воды лежит в основе явления поверхностного натяжения, капиллярности и свойств воды как универсального растворителя. Вследствие этого все вещества делятся на растворимые в воде (гидрофильные) и нерастворимые в ней (гидрофобные). Благодаря этим уникальным свойствам предопределено то, что вода стала основой жизни на Земле.

Среднее содержание воды в клетках организма неодинаково и может изменяться с возрастом. Так, у полуторамесячного эмбриона человека содержание воды в клетках достигает  $97,5\%$ , у восьмимесячного —  $83\%$ , у новорожденного снижается до  $74\%$ , а у взрослого человека составляет в среднем  $66\%$ . Однако клетки организма различаются содержанием воды. Так, в костях содержится около  $20\%$  воды, в печени —  $70\%$ , а в мозге —  $86\%$ . В целом можно сказать, что *концентрация воды в клетках прямо пропорциональна интенсивности обмена веществ.*

**Минеральные соли** могут находиться в растворенном или нерастворенном состояниях. *Растворимые соли* диссоциируют на ионы — катионы и анионы. Наиболее важными катионами являются ионы калия и натрия, облегчающие перенос веществ через мембрану и участвующие в возникновении и проведении нервного импульса; а также ионы кальция, который принимает участие в процессах сокращения мышечных волокон и свертывании крови; магния, входящего в состав хлорофилла; железа, входящего в состав ряда белков, в том числе гемоглобина. Важнейшими анионами являются фосфат-анион, входящий в состав АТФ и нуклеиновых кислот, и остаток угольной кислоты, смягчающий колебания pH среды. Ионы минеральных солей обеспечивают и проникновение самой воды в клетку, и ее удержание в ней. Если в среде концентрация солей ниже, чем в клетке, то вода проникает в клетку. Также ионы определяют буферные свойства цитоплазмы, то есть ее способность поддерживать постоянство слабощелочной pH цитоплазмы, несмотря на постоянное образование в клетке кислотных и щелочных продуктов.

*Нерастворимые соли* ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  и др.) входят в состав костей, зубов, раковин и панцирей одноклеточных и многоклеточных животных.

Кроме того, в организмах могут вырабатываться и другие неорганические соединения, например кислоты и оксиды. Так, обкладочные клетки желудка человека вырабатывают соляную кислоту, которая активирует пищеварительный фермент пепсин, а оксид кремния пропитывает клеточные стенки хвощей и образует панцири диатомовых водорослей. В последние годы исследуется также роль оксида азота (II) в передаче сигналов в клетках и организме.

## Органические вещества

### Общая характеристика органических веществ клетки

Органические вещества клетки могут быть представлены как относительно простыми молекулами, так и более сложными. В тех случаях, когда сложная молекула (макромолекула) образована значительным числом повторяющихся более простых молекул, ее называют *полимером*, а структурные единицы — *мономерами*. В зависимости от того, повторяются или нет звенья полимеров, их относят к *регулярным* или *нерегулярным* (рис. 2.6). Полимеры составляют до 90% массы сухого вещества клетки. Они относятся к трем основным классам органических соединений — углеводам (полисахариды), белкам и нуклеиновым кислотам. Регулярными полимерами являются полисахариды, а белки и нуклеиновые кислоты — нерегулярными. В белках и нуклеиновых кислотах последовательность мономеров крайне важна, так как они выполняют информационную функцию.



**Рис. 2.6.** Схематическое изображение строения регулярных и нерегулярных полимеров

### Углеводы

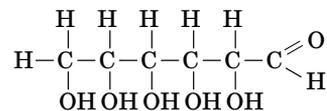
**Углеводы** — это органические соединения, в состав которых входят в основном три химических элемента — углерод, водород и кислород, хотя целый ряд углеводов содержит также азот или серу. Общая формула углеводов —  $\text{C}_m(\text{H}_2\text{O})_n$ . Их делят на простые и сложные углеводы.

*Простые углеводы* (моносахариды) содержат единственную молекулу сахара, которую невозможно расщепить на более простые. Это кристаллические вещества, сладкие на вкус и хорошо растворимые в воде. Моносахариды принимают активное участие в обмене веществ в клетке и входят в состав сложных углеводов — олигосахаридов и полисахаридов.

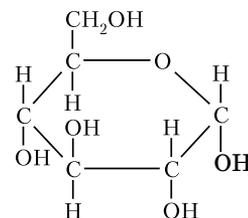
Моносахариды классифицируют по количеству углеродных атомов ( $\text{C}_3$ – $\text{C}_9$ ), например, *пентозы* ( $\text{C}_5$ ) и *гексозы* ( $\text{C}_6$ ). К пентозам относятся рибоза и дезоксирибоза. *Рибоза* входит в состав РНК и АТФ. *Дезоксирибоза* является компонентом ДНК. Гексозы ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ) — это глюкоза, фруктоза, галактоза и др. *Глюкоза* (виноградный сахар) (рис. 2.7) встречается во всех организмах, в том числе в крови человека, поскольку является энергетическим резервом. Она входит в состав многих сложных сахаров: сахарозы, лактозы, мальтозы, крахмала, целлюлозы и др. *Фруктоза* (плодовый сахар) в наибольших концентрациях содержится в плодах, меде, корнеплодах сахарной свеклы. Она не только принимает активное участие в процессах обмена веществ, но и входит в состав сахарозы и некоторых полисахаридов, например инсулина.

Большинство моносахаридов способно давать реакцию серебряного зеркала и восстанавливать медь при добавлении фелинговой жидкости (смесь растворов сульфата меди (II) и калий-натрий виннокислого) и кипячении.

К *олигосахаридам* относят углеводы, образованные несколькими остатками моносахаридов. Они в основном также хорошо растворимы в воде и сладки на вкус. В зависимости от количества этих остатков различают дисахариды (два остатка),



линейная форма



циклическая формула

**Рис. 2.7.** Строение молекулы глюкозы

трисахариды (три) и др. К дисахаридам относятся сахароза, лактоза, мальтоза и др. *Сахароза* (свекловичный или тростниковый сахар) состоит из остатков глюкозы и фруктозы (рис. 2.8), она встречается в запасующих органах некоторых растений. Особенно много сахарозы в корнеплодах сахарной свеклы и сахарного тростника, откуда их получают промышленным способом. Она служит эталоном сладости углеводов. *Лактоза*, или *молочный сахар*, образована остатками глюкозы и галактозы, содержится в материнском и коровьем молоке. *Мальтоза* (солодовый сахар) состоит из двух остатков глюкозы. Она образуется в процессе расщепления полисахаридов в семенах растений и в пищеварительной системе человека, используется при производстве пива.

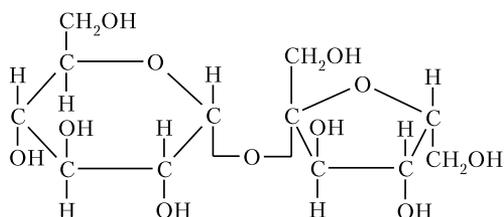


Рис. 2.8. Строение молекулы сахарозы

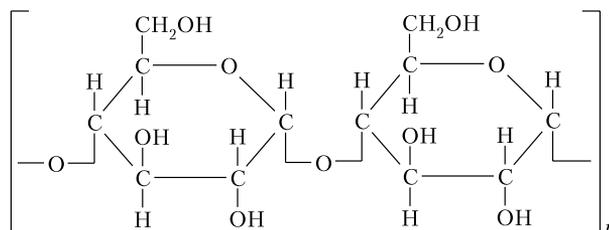


Рис. 2.9. Строение молекулы крахмала

*Полисахариды* — это биополимеры, мономерами которых являются остатки моно- или дисахаридов. Большинство полисахаридов нерастворимы в воде и несладкие на вкус. К ним относятся крахмал, гликоген, целлюлоза и хитин. *Крахмал* — это белое порошкообразное вещество, не смачиваемое водой, но образующее при заваривании горячей водой взвесь — клейстер. В действительности крахмал состоит из двух полимеров — менее разветвленной амилозы и более разветвленного амилопектина (рис. 2.9). Мономером как амилозы, так и амилопектина является глюкоза. Крахмал — основное запасное вещество растений, которое в огромных количествах накапливается в семенах, плодах, клубнях, корневищах и других запасующих органах растений. Качественной реакцией на крахмал является реакция с йодом, при которой крахмал окрашивается в сине-фиолетовый цвет.

*Гликоген* (животный крахмал) — это запасной полисахарид животных и грибов, который у человека в наибольших количествах накапливается в мышцах и печени. Он также нерастворим в воде и несладок на вкус. Мономером гликогена является глюкоза. По сравнению с молекулами крахмала, молекулы гликогена еще более разветвлены.

*Целлюлоза*, или *клетчатка*, — основной опорный полисахарид растений. Мономером целлюлозы является глюкоза (рис. 2.10). Неразветвленные молекулы целлюлозы образуют пучки, которые входят в состав клеточных стенок растений. Целлюлоза является основой древесины, она используется в строительстве, при производстве тканей, бумаги, спирта и многих органических веществ. Целлюлоза химически инертна и не растворяется ни в кислотах, ни в щелочах. Она также не расщепляется ферментами пищеварительной системы человека, однако ее перевариванию способствуют бактерии толстого кишечника. Кроме того, клетчатка стимулирует сокращения стенок желудочно-кишечного тракта, способствуя улучшению его работы.

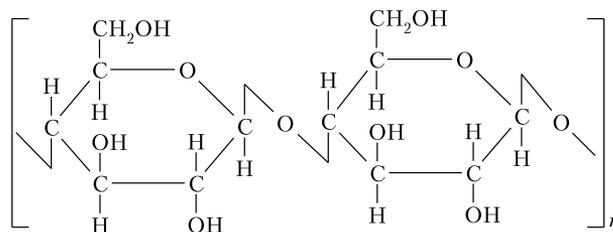


Рис. 2.10. Строение молекулы целлюлозы

**Хитин** — это полисахарид, мономером которого является азотсодержащий моносахарид. Он входит в состав клеточных стенок грибов и панцирей членистоногих. В пищеварительной системе человека также отсутствует фермент переваривания хитина, его имеют лишь некоторые бактерии.

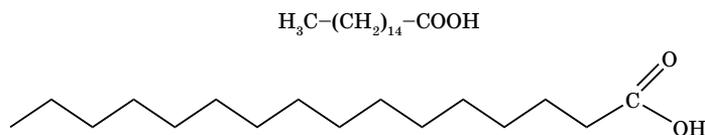
**Функции углеводов.** Углеводы выполняют в клетке пластическую (строительную), энергетическую, запасающую и опорную функции. Они образуют клеточные стенки растений и грибов. Энергетическая ценность расщепления 1 г углеводов составляет 17,2 кДж. Глюкоза, фруктоза, сахароза, крахмал и гликоген являются запасными веществами. Углеводы могут также входить в состав сложных липидов и белков, образуя гликолипиды и гликопротеины, в частности в клеточных мембранах. Не менее важной представляется роль углеводов в межклеточном узнавании и восприятии сигналов внешней среды, поскольку они в составе гликопротеинов выполняют функции рецепторов.

### Липиды

**Липиды** — это разнородная в химическом отношении группа низкомолекулярных веществ с гидрофобными свойствами. Данные вещества нерастворимы в воде, образуют в ней эмульсии, но при этом хорошо растворяются в органических растворителях. Липиды маслянисты на ощупь, многие из них оставляют на бумаге характерные невысыхающие следы. Вместе с белками и углеводами они являются одними из основных компонентов клеток. Содержание липидов в различных клетках неодинаково, особенно много их в семенах и плодах некоторых растений, в печени, сердце, крови.

В зависимости от строения молекулы липиды делят на простые и сложные. К *простым* липидам относятся нейтральные липиды (жиры), воски и стероиды. *Сложные* липиды содержат и другой, нелипидный компонент. Наиболее важными из них являются фосфолипиды, гликолипиды и др.

**Жиры** являются сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и высших жирных кислот (рис. 2.11). Большинство жирных кислот содержит 14–22 углеродных атома. Среди них есть как насыщенные, так и ненасыщенные, то есть содержащие двойные связи. Из насыщенных жирных кислот чаще всего встречаются пальмитиновая и стеариновая, а из ненасыщенных — олеиновая. Некоторые ненасыщенные жирные кислоты не синтезируются в организме человека или синтезируются в недостаточном количестве, и поэтому являются незаменимыми. Остатки глицерина образуют гидрофильные «головки», а остатки жирных кислот — гидрофобные «хвосты».



Строение жирной кислоты  
(на примере пальмитиновой кислоты)

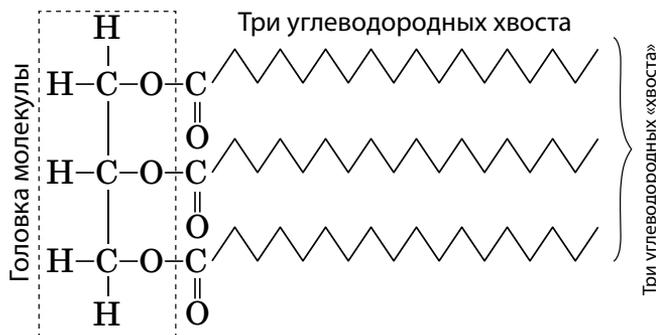


Рис. 2.11. Строение молекулы жира

Жиры выполняют в клетках в основном запасующую функцию и служат источником энергии. Ими богата подкожная жировая клетчатка, выполняющая амортизационную и термоизоляционную функции, а у водных животных — еще и повышающая плавучесть. Жиры растений большей частью содержат ненасыщенные жирные кислоты, вследствие чего они являются жидкими и называются *маслами*. Масла содержатся в семенах многих растений, таких как подсолнечник, соя, рапс и др.

*Воски* — это сложные эфиры и смеси жирных кислот и жирных спиртов. У растений они образуют пленку на поверхности листа, которая защищает от испарения, проникновения патогенов и т. п. У ряда животных они покрывают тело или служат для построения сот.

К *стероидам* относятся такие липиды, как холестерол — обязательный компонент клеточных мембран, а также половые гормоны эстрадиол, тестостерон, витамин D и др.

*Фосфолипиды*, помимо остатков глицерина и жирных кислот, содержат остаток ортофосфорной кислоты. Они входят в состав клеточных мембран и обеспечивают их барьерные свойства.

*Гликолипиды* также являются компонентами мембран, но их содержание там невелико. Нелипидной частью гликолипидов являются углеводы.

**Функции липидов.** Липиды выполняют в клетке пластическую (строительную), энергетическую, запасующую, защитную, выделительную и регуляторную функции, кроме того, они являются витаминами. Это обязательный компонент клеточных мембран. При расщеплении 1 г липидов выделяется 38,9 кДж энергии. Они откладываются в запас в различных органах растений и животных. К тому же подкожная жировая клетчатка защищает внутренние органы от переохлаждения или перегревания, а также от ударов. Регуляторная функция липидов связана с тем, что некоторые из них являются гормонами. Жировое тело насекомых служит для выделения.

## Белки

**Белки** — это высокомолекулярные соединения, биополимеры, мономерами которых являются аминокислоты, связанные пептидными связями.

*Аминокислотой* называют органическое соединение, имеющее аминогруппу, карбоксильную группу и радикал (рис. 2.12). Всего в природе встречается около 200 аминокислот, которые различаются радикалами и взаимным расположением функциональных групп, но только 20 из них могут входить в состав белков. Такие аминокислоты называют *протеиногенными*.

К сожалению, не все протеиногенные аминокислоты могут синтезироваться в организме человека, поэтому их делят на заменимые и незаменимые. *Заменимые аминокислоты* образуются в организме человека в необходимом количестве, а *незаменимые* — нет. Они должны поступать с пищей, но могут и частично синтезироваться микроорганизмами кишечника. Полностью незаменимых аминокислот насчитывается 8. К ним относятся валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин. Несмотря на то, что в растениях синтезируются абсолютно все протеиногенные аминокислоты, растительные белки являются неполноценными, поскольку не содержат полного набора аминокислот, к тому же наличие белка в вегетативных частях растений редко превышает 1–2% массы. Поэтому необходимо употреблять в пищу белки не только растительного, но и животного происхождения.

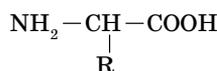


Рис. 2.12. Общая формула аминокислоты

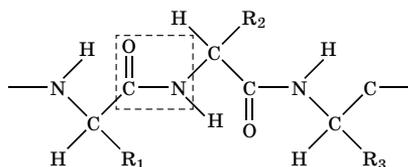


Рис. 2.13. Пептидная связь

Последовательность из двух аминокислот, связанных пептидными связями (рис. 2.13), называется *дипептидом*, из трех — *трипептидом* и т. д. Среди пептидов встречаются такие важные соединения, как гормоны (окситоцин, вазопрессин), антибиотики и др. Цепочка из более чем двадцати аминокислот называется *полипептидом*, а полипептиды, содержащие более 60 аминокислотных остатков, — это белки.

**Уровни структурной организации белка.** Белки могут иметь первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры.

**Первичная структура белка** — это *линейная последовательность аминокислот*, соединенных пептидной связью (рис. 2.14). Первичная структура в конечном итоге определяет специфичность белка и его уникальность, поскольку, если даже предположить, что в среднем белок содержит 500 аминокислотных остатков, то число их возможных комбинаций составляет 20 500. Поэтому изменение расположения хотя бы одной аминокислоты в первичной структуре влечет за собой изменение вторичной и более высоких структур, а также свойств белка в целом.

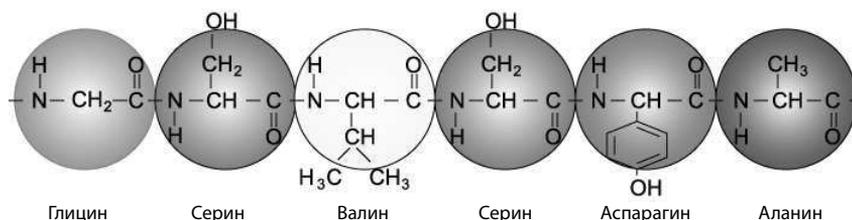


Рис. 2.14. Первичная структура белка

Особенности строения белка обуславливают его пространственную укладку — возникновение вторичной и третичной структур.

**Вторичная структура** представляет собой пространственную укладку белковой молекулы в виде *спирали* или *складок*, удерживаемой водородными связями между атомами кислорода и водорода пептидных группировок разных витков спирали или складок (рис. 2.15). Многие белки содержат более-менее длинные участки со вторичной структурой. Это, например, кератины волос и ногтей, фиброин шелка.

**Третичная структура белка (глобула)** также является формой пространственной укладки полипептидной цепи, удерживаемой гидрофобными, водородными, дисульфидными (S—S) и другими связями (рис. 2.16). Она характерна для большинства белков организма, например миоглобина мышц.

**Четвертичная структура** — наиболее сложная, образованная несколькими полипептидными цепями, соединенными в основном теми же связями, что и в третичной (гидрофобными, ионными и водородными), а также иными слабыми взаимодействиями (рис. 2.17). Четвертичная структура характерна для немногих белков, таких как гемоглобин, хлорофилл и др.

По форме молекулы различают *фибриллярные* и *глобулярные* белки. Первые из них вытянуты, как, например, коллаген соединительной ткани или кератины волос и ногтей. Глобулярные же белки имеют форму клубка (глобулы), как миоглобин мышц.

**Простые и сложные белки.** Белки могут быть простыми и сложными. *Простые* белки состоят только из аминокислот, тогда как *сложные* белки (липопротеины, хромопротеины, гликопротеины, нуклеопротеины и др.) содержат белковую и небелковую части. *Хромопротеины* содержат окрашенную небелковую часть. К ним относятся гемоглобин, мио-

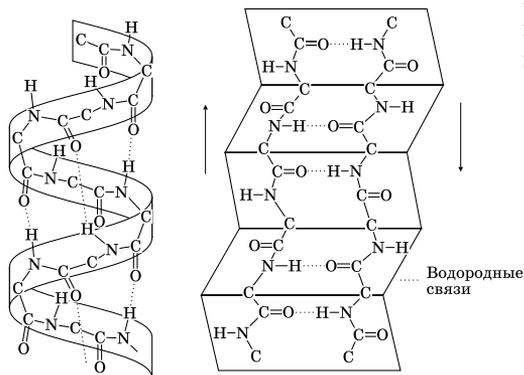


Рис. 2.15. Вторичная структура белка

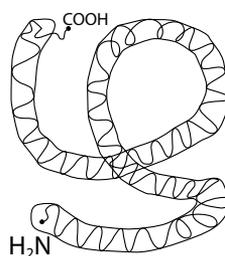


Рис. 2.16. Третичная структура белка

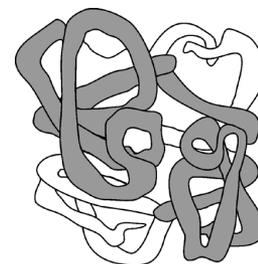


Рис. 2.17. Четвертичная структура белка

глобин, хлорофилл, цитохромы и др. Так, в составе гемоглобина каждая из четырех полипептидных цепей белка глобина связана с небелковой частью — гемом, в центре которого находится ион железа, придающий гемоглобину красную окраску. Небелковой частью *липопротеинов* является липид, а *гликопротеинов* — углевод. Как липопротеины, так и гликопротеины входят в состав клеточных мембран. *Нуклеопротеины* представляют собой комплексы белков и нуклеиновых кислот (ДНК и РНК). Они выполняют важнейшие функции в процессах хранения и передачи наследственной информации.

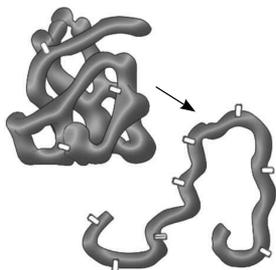


Рис. 2.18. Денатурация белка

**Свойства белков.** Многие белки хорошо растворимы в воде, однако есть среди них и такие, которые растворяются только в растворах солей, щелочей, кислот или органических растворителях. Структура молекулы белка и его функциональная активность зависят от условий окружающей среды. Утрата белковой молекулой своей структуры при сохранении первичной называется *денатурацией* (рис. 2.18).

Денатурация происходит вследствие изменения температуры, pH, атмосферного давления, под действием кислот, щелочей, солей тяжелых металлов, органических растворителей и т. п. Обратный процесс восстановления вторичной и более высоких структур называется *ренатурацией*, однако он не всегда возможен. Полное разрушение белковой молекулы называется *деструкцией*.

**Функции белков.** Белки выполняют в клетке ряд функций: пластическую (строительную), каталитическую (ферментативную), энергетическую, сигнальную (рецепторную), сократительную (двигательную), транспортную, защитную, регуляторную и запасающую.

Строительная функция белков связана с их наличием в клеточных мембранах и структурных компонентах клетки. Энергетическая — обусловлена тем, что при расщеплении 1 г белка высвобождается 17,2 кДж энергии. Белки-рецепторы мембран принимают активное участие в восприятии сигналов окружающей среды и их передаче по клетке, а также в межклеточном узнавании. Без белков невозможно движение клеток и организмов в целом, так как они составляют основу жгутиков и ресничек, а также обеспечивают сокращение мышц и перемещение внутриклеточных компонентов. В крови человека и многих животных белок гемоглобин переносит кислород и часть углекислого газа, другие белки транспортируют ионы и электроны. Защитная роль белков связана, в первую очередь, с иммунитетом, поскольку белок интерферон способен уничтожать многие вирусы, а белки-антитела подавляют развитие бактерий и иных чужеродных агентов. Среди белков и пептидов немало гормонов, например, гормон поджелудочной железы — инсулин, регулирующий концентрацию глюкозы в крови. У некоторых организмов белки могут откладываться в запас, как у бобовых в семенах, или белки куриного яйца.

## Нуклеиновые кислоты

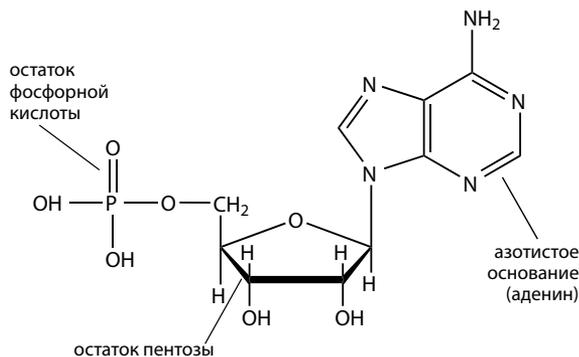


Рис. 2.19. Строение нуклеотида (на примере аденина)

**Нуклеиновые кислоты** — это биополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. В настоящее время известно два типа нуклеиновых кислот: рибонуклеиновая (РНК) и дезоксирибонуклеиновая (ДНК).

*Нуклеотид* образован азотистым основанием, остатком сахара-пентозы и остатком ортофосфорной кислоты (рис. 2.19). Особенности нуклеотидов в основном определяются азотистыми основаниями, входящими в их состав, поэтому даже условно нуклеотиды обозначаются по первым буквам их названий. В состав нуклеотидов могут входить пять азотистых оснований: аденин (А), гуа-

нин (Г), тимин (Т), урацил (У) и цитозин (Ц). Пентозы нуклеотидов — рибоза и дезоксирибоза — определяют, какой нуклеотид будет образован — рибонуклеотид или дезоксирибонуклеотид. Рибонуклеотиды являются мономерами РНК, могут выступать в качестве сигнальных молекул (цАМФ) и входить в состав макроэргических соединений, например АТФ, и коферментов, таких как НАДФ, НАД, ФАД и др., а дезоксирибонуклеотиды входят в состав ДНК.

**Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)** — двухцепочечный биополимер, мономерами которого являются дезоксирибонуклеотиды. В состав дезоксирибонуклеотидов входят только четыре азотистых основания из пяти возможных — аденин (А), тимин (Т), гуанин (Г) или цитозин (Ц), а также остатки дезоксирибозы и ортофосфорной кислоты. Нуклеотиды в цепи ДНК соединяются между собой через остатки ортофосфорной кислоты, образуя фосфодиэфирную связь. При образовании двухцепочечной молекулы азотистые основания направлены вовнутрь молекулы. Однако соединение цепей ДНК происходит не случайным образом — азотистые основания разных цепей соединяются между собой водородными связями по принципу комплементарности: аденин соединяется с тиминном двумя водородными связями ( $A=T$ ), а гуанин с цитозином — тремя ( $G\equiv C$ ) (рис. 2.20). Для нее были установлены **правила Чаргаффа**:

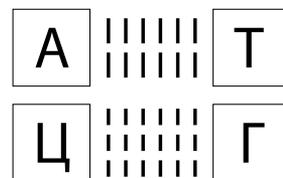


Рис. 2.20. Комплементарность нуклеотидов ДНК

1. Количество нуклеотидов ДНК, содержащих аденин, равно количеству нуклеотидов, содержащих тимин ( $A=T$ ).
2. Количество нуклеотидов ДНК, содержащих гуанин, равно количеству нуклеотидов, содержащих цитозин ( $G\equiv C$ ).
3. Сумма дезоксирибонуклеотидов, содержащих аденин и гуанин, равна сумме дезоксирибонуклеотидов, содержащих тимин и цитозин ( $A+G = T+C$ ).
4. Отношение суммы дезоксирибонуклеотидов, содержащих аденин и тимин, к сумме дезоксирибонуклеотидов, содержащих гуанин и цитозин, зависит от вида организмов.

Структура ДНК была расшифрована Ф. Криком и Д. Уотсоном (Нобелевская премия по физиологии и медицине, 1962 г.). Согласно их модели, молекула ДНК представляет собой правозакрученную двойную спираль (рис. 2.21). Расстояние между нуклеотидами в цепи ДНК равно 0,34 нм.

Важнейшим свойством ДНК является способность к репликации (самоудвоению). Основной функцией ДНК является хранение и передача наследственной информации, которая записана в виде последовательностей нуклеотидов. Стабильность молекулы ДНК поддерживается за счет мощных систем репарации (восстановления), но даже они не способны полностью устранить неблагоприятные влияния, что в конечном итоге приводит к возникновению мутаций. ДНК эукариотических клеток сосредоточена в ядре, митохондриях и пластидах, а прокариотических — находится прямо в цитоплазме. Ядерная ДНК является основой хромосом, она представлена незамкнутыми молекулами. ДНК митохондрий, пластид и прокариот имеет кольцевую форму.

**Рибонуклеиновая кислота (РНК)** — биополимер, мономерами которого являются рибонуклеотиды. Они содержат также четыре азотистых основания — аденин (А), урацил (У), гуанин (Г) или цитозин (Ц), отличаясь тем самым от ДНК по одному из оснований (вместо тимина в РНК встречается урацил). Остаток сахара-пентозы в рибонуклеотидах представлен рибозой. РНК — в основном одноцепочечные молекулы, за исключением некоторых вирусных. Выделяют три основных типа РНК: информационные, или матричные (иРНК, мРНК), рибосомальные (рРНК) и транспортные (тРНК). Все они образуются в процессе *транскрипции* — перепиывания с молекул ДНК.

*иРНК* составляют наименьшую фракцию РНК в клетке (2–4%), что компенсируется их разнообразием, так как в одной клет-

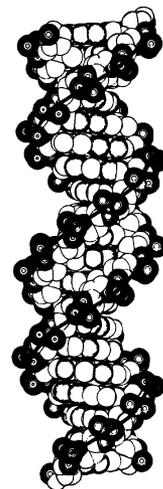


Рис. 2.21. Трехмерная модель строения молекулы ДНК

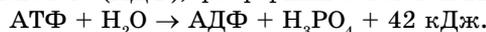
ке могут содержаться тысячи различных иРНК. Это одноцепочечные молекулы, являющиеся матрицами для синтеза полипептидных цепей. Информация о структуре белка записана в них в виде последовательностей нуклеотидов, причем каждую аминокислоту кодирует триплет нуклеотидов — *кодон*.

*рРНК* представляют собой наиболее многочисленный тип РНК в клетке (до 80 %). Их молекулярная масса составляет в среднем 3000–5000; образуются в ядрышках и входят в состав клеточных органоидов — рибосом. рРНК, по-видимому, также играют определенную роль в процессе синтеза белка.

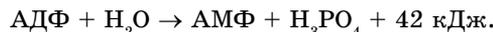
*тРНК* — наименьшие из молекул РНК, так как содержат всего 73–85 нуклеотидов. Их доля от общего количества РНК клетки составляет около 16 %. Функция тРНК — транспорт аминокислот к месту синтеза белка (на рибосомы). По форме молекулы тРНК напоминают листок клевера. На одном из концов молекулы находится участок для прикрепления аминокислоты, а в одной из петель — триплет нуклеотидов, комплементарный кодону иРНК и определяющий, какую именно аминокислоту будет переносить тРНК — *антикодон* (рис. 2.22).

Все типы РНК принимают активное участие в процессе реализации наследственной информации, которая с ДНК переписывается на иРНК, а на последней осуществляется синтез белка. тРНК в процессе синтеза белка доставляет аминокислоты к рибосомам, а рРНК входит в состав непосредственно рибосом.

**Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)** — это нуклеотид, содержащий, помимо азотистого основания аденина и остатка рибозы, три остатка фосфорной кислоты (рис. 2.23). Связи между двумя последними фосфорными остатками — макроэргические (при расщеплении выделяется 42 кДж/моль энергии), тогда как стандартная химическая связь при расщеплении дает 12 кДж/моль. При необходимости в энергии макроэргическая связь АТФ расщепляется, образуются аденозиндифосфорная кислота (АДФ), фосфорный остаток и выделяется энергия:



АДФ также может расщепляться с образованием АМФ (аденозинмонофосфорной кислоты) и остатка фосфорной кислоты:



В процессе энергетического обмена (при дыхании, брожении), а также в процессе фотосинтеза АДФ присоединяет фосфорный остаток и превращается в АТФ. Реакция восстановления АТФ называется *фосфорилированием*. АТФ является универсальным источником энергии для всех процессов жизнедеятельности живых организмов.

Изучение химического состава клеток всех живых организмов показало, что они содержат одни и те же химические элементы, химические вещества, выполняющие одинаковые функции. Более того, участок ДНК, перенесенный из одного организма в другой, будет в нем работать, а белок, синтезированный бактериями или грибами, будет выполнять функции гормона или фермента в организме человека. Это является одним из доказательств единства происхождения органического мира.

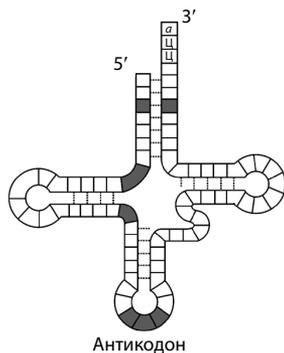


Рис. 2.22. Строение молекулы тРНК

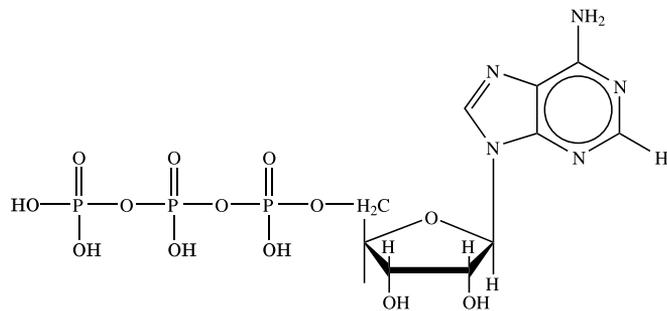


Рис. 2.23. Строение молекулы АТФ

## 2.4. Строение клетки. Взаимосвязь строения и функций частей и органоидов клетки — основа ее целостности

### Строение клетки

#### Строение прокариотических и эукариотических клеток

Основными структурными компонентами клеток являются плазматическая мембрана, цитоплазма и наследственный аппарат. В зависимости от особенностей организации различают два основных типа клеток: прокариотические и эукариотические. Главным отличием прокариотических клеток от эукариотических является организация их наследственного аппарата: у прокариот он находится непосредственно в цитоплазме (эта область цитоплазмы называется *нуклеоидом*) и не отделен от нее мембранными структурами, тогда как у эукариот большая часть ДНК сосредоточена в ядре, окруженном двойной мембраной. Кроме того, генетическая информация прокариотических клеток, находящаяся в нуклеоиде, записана в кольцевой молекуле ДНК, а у эукариот молекулы ДНК незамкнутые.

В отличие от эукариот, цитоплазма прокариотических клеток содержит также небольшое количество органоидов, тогда как для эукариотических характерно значительное разнообразие этих структур.

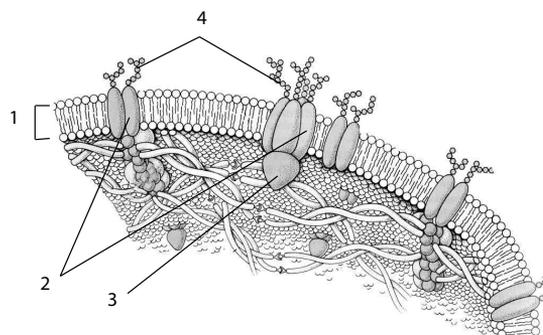
#### Строение и функции биологических мембран

**Строение биомембраны.** Мембраны, ограничивающие клетки и мембранные органоиды эукариотических клеток, имеют общий химический состав и строение. В их состав входят липиды, белки и углеводы. Липиды мембраны представлены в основном фосфолипидами и холестерином. Большинство белков мембран относится к сложным белкам, например гликопротеинам. Углеводы не встречаются в мембране самостоятельно, они связаны с белками и липидами. Толщина мембран составляет 7–10 нм.

Согласно общепринятой в настоящее время жидкостно-мозаичной модели строения мембран, липиды образуют двойной слой, или *липидный бислой*, в котором гидрофильные «головки» молекул липидов обращены наружу, а гидрофобные «хвосты» спрятаны вовнутрь мембраны (рис. 2.24). Эти «хвосты» благодаря своей гидрофобности обеспечивают разделение водных фаз внутренней среды клетки и ее окружения. С липидами с помощью различных типов взаимодействия связаны белки. Часть белков расположена на поверхности мембраны. Такие белки называют *периферическими*, или *поверхностными*. Другие белки частично или полностью погружены в мембрану — это *интегральные*, или *погруженные белки*. Белки мембран выполняют структурную, транспортную, каталитическую, рецепторную и другие функции.

Мембраны не похожи на кристаллы, их компоненты постоянно находятся в движении, вследствие чего между молекулами липидов возникают разрывы — поры, через которые в клетку могут попадать или покидать ее различные вещества.

Биологические мембраны различаются по расположению в клетке, химическому составу и выполняемым функциям. Основные типы мембран — плазматическая и внутренние.



**Рис. 2.24.** Жидкостно-мозаичная модель строения мембраны (на примере плазматической мембраны эритроцита):

1 — липидный бислой; 2 — интегральные белки; 3 — периферический белок; 4 — остатки углеводов

**Плазматическая мембрана** (рис. 2.24) содержит около 45 % липидов (в т. ч. гликолипидов), 50 % белков и 5 % углеводов. Цепочки углеводов, входящих в состав сложных белков-гликопротеинов и сложных липидов-гликолипидов, выступают над поверхностью мембраны. Гликопротеины плазмалеммы чрезвычайно специфичны. Так, например, по ним происходит взаимное узнавание клеток, в том числе сперматозоида и яйцеклетки.

На поверхности животных клеток углеводные цепочки образуют тонкий поверхностный слой — **гликокаликс**. Он выявлен почти во всех животных клетках, но степень его выраженности неодинакова (10–50 мкм). Гликокаликс обеспечивает непосредственную связь клетки с внешней средой, в нем происходит внеклеточное пищеварение; в гликокаликсе размещены рецепторы. Клетки бактерий, растений и грибов, помимо плазмалеммы, окружены еще и клеточными оболочками.

**Внутренние мембраны** эукариотических клеток разграничивают различные части клетки, образуя своеобразные «отсеки» — **компартменты**, что способствует разделению различных процессов обмена веществ и энергии. Они могут различаться по химическому составу и выполняемым функциям, но общий план строения у них сохраняется.

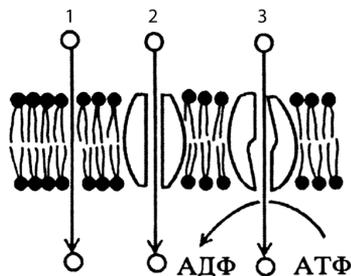
#### Функции мембран:

1. **Ограничивающая.** Заключается в том, что они отделяют внутреннее пространство клетки от внешней среды. Мембрана является полупроницаемой, то есть ее свободно преодолевают только те вещества, которые необходимы клетке, при этом существуют механизмы транспорта необходимых веществ.
2. **Рецепторная.** Связана в первую очередь с восприятием сигналов окружающей среды и передачей этой информации внутрь клетки. За эту функцию отвечают специальные белки-рецепторы. Мембранные белки отвечают еще и за клеточное узнавание по принципу «свой-чужой», а также за образование межклеточных соединений, наиболее изученными из которых являются синапсы нервных клеток.
3. **Каталитическая.** На мембранах расположены многочисленные ферментные комплексы, вследствие чего на них происходят интенсивные синтетические процессы.
4. **Энерготрансформирующая.** Связана с образованием энергии, ее запасанием в виде АТФ и расходом.
5. **Компартаментализация.** Мембраны разграничивают также пространство внутри клетки, разделяя тем самым исходные вещества реакции и ферменты, которые могут осуществлять соответствующие реакции.
6. **Образование межклеточных контактов.** Несмотря на то, что толщина мембраны настолько мала, что ее невозможно различить невооруженным глазом, она, с одной стороны, служит достаточно надежным барьером для ионов и молекул, в особенности водорастворимых, а с другой — обеспечивает их перенос в клетку и наружу.
7. **Транспортная.**

**Мембранный транспорт.** В связи с тем, что клетки как элементарные биологические системы являются открытыми системами, для обеспечения обмена веществ и энергии, поддержания

гомеостаза, роста, раздражимости и других процессов требуется перенос веществ через мембрану — мембранный транспорт (рис. 2.25). В настоящее время транспорт веществ через мембрану клетки делят на активный, пассивный, эндо- и экзоцитоз.

**Пассивный транспорт** — это вид транспорта, который происходит без затраты энергии от большей концентрации к меньшей. Растворимые в липидах небольшие неполярные молекулы ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) легко проникают в клетку путем *простой диффузии*. Нерастворимые же в липидах, в том числе заряженные небольшие частицы, подхватываются белками-



**Рис. 2.25.** Мембранный транспорт:  
1 — простая диффузия;  
2 — облегченная диффузия;  
3 — активный транспорт

переносчиками или проходят через специальные каналы (глюкоза, аминокислоты,  $K^+$ ,  $PO_4^{3-}$ ). Такой вид пассивного транспорта называется *облегченной диффузией*. Вода поступает в клетку через поры в липидной фазе, а также по специальным каналам, выстланным белками. Транспорт воды через мембрану называется *осмосом* (рис. 2.26).

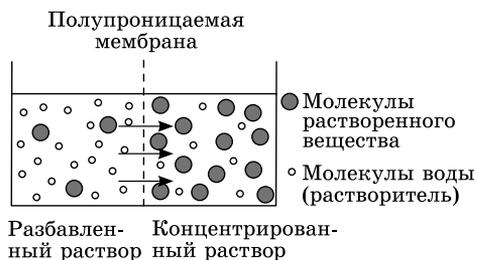


Рис. 2.26. Осмос

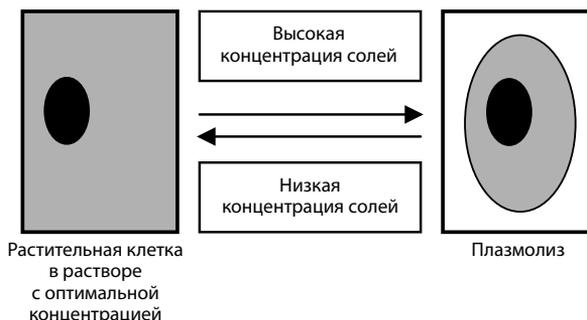


Рис. 2.27. Плазмолиз

Осмос имеет чрезвычайно важное значение в жизни клетки, так как если ее поместить в раствор с более высокой концентрацией солей, чем в клеточном растворе, то вода начнет выходить из клетки, и объем живого содержимого начнет уменьшаться. У животных клеток происходит сжатие клетки в целом, а у растительных — отставание цитоплазмы от клеточной стенки, которое называется *плазмолизом* (рис. 2.27). При помещении клетки в менее концентрированный, чем цитоплазма, раствор, транспорт воды происходит в обратном направлении — в клетку. Однако существуют пределы растяжимости цитоплазматической мембраны, и животная клетка в конце концов разрывается, а у растительной этого не позволяет сделать прочная клеточная стенка. Явление заполнения клеточным содержимым всего внутреннего пространства клетки называется *деплазмолизом*. Внутриклеточную концентрацию солей следует учитывать при приготовлении лекарственных препаратов, особенно для внутривенного введения, так как это может приводить к повреждению клеток крови (для этого используют физиологический раствор с концентрацией 0,9% хлорида натрия). Это не менее важно при культивировании клеток и тканей, а также органов животных и растений.

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

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

*Фагоцитоз* — это процесс захвата клеточной поверхностью и поглощения клеткой твердых частиц, а *пиноцитоз* — жидкости. Фагоцитоз протекает в основном в животных клетках (одноклеточные животные, лейкоциты человека), он обеспечивает их питание, а часто и защиту организма (рис. 2.28). Путем пиноци-

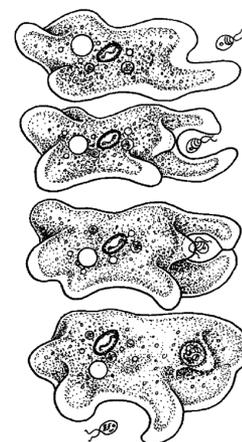


Рис. 2.28. Фагоцитоз у амёбы

тоза происходит поглощение белков, комплексов антиген-антитела в процессе иммунных реакций и т. д. Однако путем пиноцитоза или фагоцитоза в клетку также попадают многие вирусы. В клетках растений и грибов фагоцитоз практически невозможен, так как они окружены прочными клеточными оболочками.

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

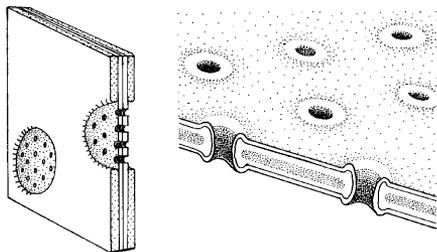


Рис. 2.29. Плазмодесмы

**Клеточные оболочки клеток растений, грибов и бактерий.** Снаружи от мембраны клетка может выделять прочный каркас — *клеточную оболочку*, или *клеточную стенку*.

У растений основу клеточной оболочки составляет *целлюлоза*, упакованная в пучки по 50–100 молекул. Промежутки между ними заполняют вода и другие углеводы. Оболочка растительной клетки пронизана канальцами — *плазмодесмами* (рис. 2.29), через которые проходят мембраны эндоплазматической сети. По плазмодесмам осуществляется транспорт веществ между клетками. Однако транспорт веществ, например воды,

может происходить и по самим клеточным стенкам. Со временем в клеточной оболочке растений накапливаются различные вещества, в том числе дубильные или жироподобные, что приводит к одревеснению или опробковению самой клеточной стенки, вытеснению воды и отмиранию клеточного содержимого. Между клеточными стенками соседних клеток растений располагаются желеобразные прокладки — *срединные пластинки*, которые скрепляют их между собой и цементируют тело растения в целом. Они разрушаются только в процессе созревания плодов и при опадании листьев.

Клеточные стенки клеток грибов образованы *хитином* — углеводом, содержащим азот. Они достаточно прочны и являются внешним скелетом клетки, но все же, как и у растений, препятствуют фагоцитозу.

У бактерий в состав клеточной стенки входит углевод с фрагментами пептидов — *муреин*, однако его содержание существенно различается у разных групп бактерий. Поверх клеточной стенки могут выделяться также иные полисахариды, образующие слизистую капсулу, защищающую бактерии от внешних воздействий.

Оболочка определяет форму клетки, служит механической опорой, выполняет защитную функцию, обеспечивает осмотические свойства клетки, ограничивая растяжение живого содержимого и предотвращая разрыв клетки, увеличивающейся вследствие поступления воды. Кроме того, клеточную стенку преодолевают вода и растворенные в ней вещества, прежде чем попасть в цитоплазму или, наоборот, при выходе из нее, при этом по клеточным стенкам вода транспортируется быстрее, чем по цитоплазме.

### Цитоплазма

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

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

Жидкая часть цитоплазмы без органоидов называется *гиалоплазмой*. Гиалоплазма, или цитозоль, представляет собой коллоидный раствор, в котором находится своеобразная взвесь достаточно крупных частиц, например белков, окруженных диполями молекул воды. Осаждения этой взвеси не происходит вследствие того, что они имеют одинаковый заряд и отталкиваются друг от друга.

## Органоиды

**Органоиды** — это постоянные компоненты клетки, выполняющие определенные функции.

В зависимости от особенностей строения их делят на мембранные и немембранные. *Мембранные* органоиды, в свою очередь, относят к одномембранным (эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и лизосомы) или двумембранным (митохондрии, пластиды и ядро). *Немембранными* органоидами являются рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты и клеточный центр. Прокариотам из перечисленных органоидов присущи только рибосомы.

**Строение и функции ядра.** *Ядро* — крупный двумембранный органоид, лежащий в центре клетки или на ее периферии. Размеры ядра могут колебаться в пределах 3–35 мкм. Форма ядра чаще сферическая или эллипсоидная, однако имеются также палочковидные, веретеновидные, бобовидные, лопастные и даже сегментированные ядра. Некоторые исследователи считают, что форма ядра соответствует форме самой клетки.

Большинство клеток имеет одно ядро, но, например, в клетках печени и сердца их может быть два, а в ряде нейронов — до 15. Волокна скелетных мышц содержат обычно много ядер, однако они не являются клетками в полном смысле этого слова, поскольку образуются в результате слияния нескольких клеток.

Ядро окружено *ядерной оболочкой*, а его внутреннее пространство заполнено *ядерным соком*, или *нуклеоплазмой* (*кариоплазмой*), в которую погружены *хроматин* и *ядрышко*. Ядро выполняет такие важнейшие функции, как хранение и передача наследственной информации, а также контроль жизнедеятельности клетки (рис. 2.30).

Роль ядра в передаче наследственной информации была убедительно доказана в экспериментах с зеленой водорослью ацетабулярией. В единственной гигантской клетке, достигающей в длину 5 см, различают шляпку, ножку и ризоид. При этом она содержит только одно ядро, расположенное в ризоиде. В 1930-е годы И. Хеммерлинг пересадил ядро одного вида ацетабулярии с зеленой окраской в ризоид другого вида, с коричневой окраской, у которого ядро было удалено (рис. 2.31). Через некоторое время у растения с пересаженным ядром выросла новая шляпка, как у водоросли-донора ядра. В то же время отделенные от ризоида шляпка или ножка, не содержащие ядра, через некоторое время погибали.

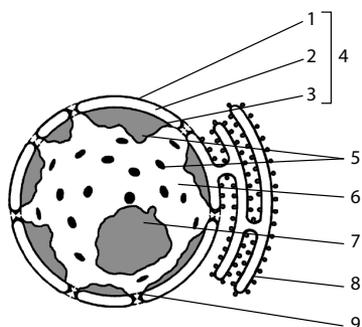


Рис. 2.30. Строение ядра:

- |                                 |                       |
|---------------------------------|-----------------------|
| 1 — внешняя мембрана;           | 6 — эухроматин;       |
| 2 — межмембранное пространство; | 7 — ядрышко;          |
| 3 — внутренняя мембрана;        | 8 — шероховатая эндо- |
| 4 — ядерная оболочка;           | плазматическая сеть;  |
| 5 — гетерохроматин;             | 9 — ядерная пора      |

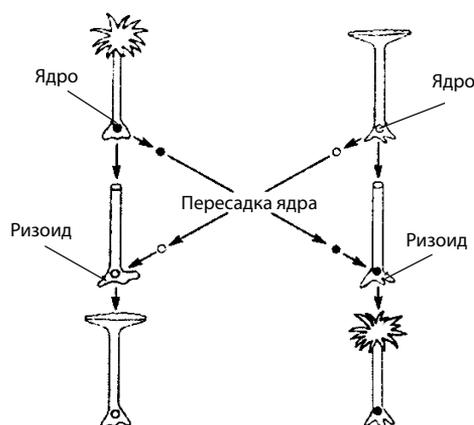


Рис. 2.31. Пересадка ядра ацетабулярии

*Ядерная оболочка* образована двумя мембранами — наружной и внутренней, между которыми есть пространство. Межмембранное пространство сообщается с полостью шероховатой эндоплазматической сети, а наружная мембрана ядра может нести рибосомы. Ядерная оболочка пронизана многочисленными порами, окаймленными специальными белками. Через поры происходит транспорт веществ: в ядро попадают необходимые белки (в т. ч. ферменты), ионы, нуклеотиды и другие вещества, и покидают его молекулы РНК, отработанные белки, субъединицы рибосом. Таким образом, функциями ядерной оболочки являются отделение содержимого ядра от цитоплазмы, а также регуляция обмена веществ между ядром и цитоплазмой.

*Нуклеоплазмой* называют содержимое ядра, в которое погружены хроматин и ядрышко. Она представляет собой коллоидный раствор, по химическому составу напоминающий цитоплазму. Ферменты нуклеоплазмы катализируют обмен аминокислот, нуклеотидов, белков и др. Нуклеоплазма связана с гиалоплазмой через ядерные поры. Функции нуклеоплазмы, как и гиалоплазмы, состоят в обеспечении взаимосвязи всех структурных компонентов ядра и осуществлении ряда ферментных реакций.

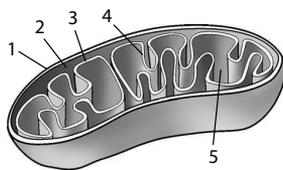
*Хроматином* называют совокупность тонких нитей и гранул, погруженных в нуклеоплазму. Выявить его можно только при окрашивании, так как коэффициенты преломления хроматина и нуклеоплазмы приблизительно одинаковы. Нитчатый компонент хроматина называют *эухроматином*, а гранулярный — *гетерохроматином*. Эухроматин слабо уплотнен, поскольку с него считывается наследственная информация, тогда как более спирализованный гетерохроматин является генетически неактивным.

Хроматин представляет собой структурное видоизменение хромосом в неделящемся ядре. Таким образом, хромосомы постоянно присутствуют в ядре, изменяется лишь их состояние в зависимости от функции, которую ядро выполняет в данный момент.

В состав хроматина в основном входят белки-нуклеопротеины (дезоксирибонуклеопротеины и рибонуклеопротеины), а также ферменты, важнейшие из которых связаны с синтезом нуклеиновых кислот, и некоторые другие вещества.

Функции хроматина состоят, во-первых, в синтезе специфических для данного организма нуклеиновых кислот, которые направляют синтез специфических белков, во-вторых, в передаче наследственных свойств от материнской клетки дочерним, для чего хроматиновые нити в процессе деления упаковываются в хромосомы.

*Ядрышко* — сферическое, хорошо заметное под микроскопом тельце диаметром 1–3 мкм. Оно формируется на участках хроматина, в которых закодирована информация о структуре рРНК и белках рибосом. Ядрышко в ядре часто одно, однако в тех клетках, где происходят интенсивные процессы жизнедеятельности, ядрышек может быть два и более. Функции ядрышек — синтез рРНК и сборка субъединиц рибосом путем объединения рРНК с белками, поступающими из цитоплазмы.



**Рис. 2.32.** Строение митохондрии:

- 1 — внешняя мембрана;
- 2 — межмембранное пространство;
- 3 — внутренняя мембрана;
- 4 — криста;
- 5 — матрикс

*Митохондрии* — двумембранные органоиды округлой, овальной или палочковидной формы, хотя встречаются и спиралевидные (в сперматозоидах). Диаметр митохондрий составляет до 1 мкм, а длина — до 7 мкм. Пространство внутри митохондрий заполнено матриксом. *Матрикс* — это основное вещество митохондрий. В него погружены кольцевая молекула ДНК и рибосомы. Наружная мембрана митохондрий гладкая, она непроницаема для многих веществ. Внутренняя мембрана имеет выросты — *кристы*, увеличивающие площадь поверхности мембран для протекания химических реакций (рис. 2.32). На поверхности мембраны расположены многочисленные белковые комплексы, составляющие так называемую дыхательную цепь, а также грибовидные ферменты АТФ-синтетазы. В митохондриях протекает аэробный этап дыхания, в ходе которого происходит синтез АТФ.

*Пластиды* — крупные двумембранные органоиды, характерные только для растительных клеток. Внутреннее пространство пластид заполнено *стромой*, или *матриксом*. В строме нахо-

дится более или менее развитая система мембранных пузырьков — *тилакоидов*, которые собраны в стопки — *граны*, а также собственная кольцевая молекула ДНК и рибосомы. Различают четыре основных типа пластид: хлоропласты, хромопласты, лейкопласты и пропластиды.

*Хлоропласты* — это зеленые пластиды диаметром 3–10 мкм, хорошо различимые под микроскопом (рис. 2.33). Они содержатся только в зеленых частях растений — листьях, молодых стеблях, цветках и плодах. Хлоропласты в основном имеют овальную или эллипсоидную формы, но могут быть также чашевидными, спиралевидными и даже лопастыми. Количество хлоропластов в клетке в среднем составляет от 10 до 100 штук. Однако, например, у некоторых водорослей он может быть один, иметь значительные размеры и сложную форму — тогда его называют *хроматофором*. В других случаях количество хлоропластов может достигать нескольких сотен, при этом их размеры невелики. Окраска хлоропластов обусловлена основным пигментом фотосинтеза — *хлорофиллом*, хотя в них содержатся и дополнительные пигменты — *каротиноиды*. Каротиноиды становятся заметными только осенью, когда хлорофилл в стареющих листьях разрушается. Основной функцией хлоропластов является фотосинтез. Световые реакции фотосинтеза протекают на мембранах тилакоидов, на которых закреплены молекулы хлорофилла, а темновые реакции — в строме, где содержатся многочисленные ферменты.

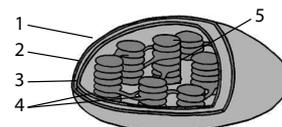
*Хромопласты* — это желтые, оранжевые и красные пластиды, содержащие пигменты каротиноиды. Форма хромопластов может также существенно варьировать: они бывают трубчатыми, сферическими, кристаллическими и др. Хромопласты придают окраску цветкам и плодам растений, привлекая опылителей и распространителей семян и плодов.

*Лейкопласты* — это белые или бесцветные пластиды в основном округлой или овальной формы. Они распространены в нефотосинтезирующих частях растений, например в кожце листа, клубнях картофеля и т. д. В них откладываются в запас питательные вещества, чаще всего крахмал, но у некоторых растений это могут быть белки или масло.

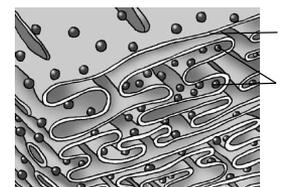
Пластиды образуются в растительных клетках из пропластид, которые имеются уже в клетках образовательной ткани и представляют собой небольшие двумембранные тельца. На ранних этапах развития разные виды пластид способны превращаться друг в друга: при попадании на свет лейкопласты клубня картофеля и хромопласты корнеплода моркови зеленеют.

Пластиды и митохондрии называют полуавтономными органоидами клетки, так как они имеют собственные молекулы ДНК и рибосомы, осуществляющие синтез белка и делятся независимо от деления клеток. Эти особенности объясняются происхождением от одноклеточных прокариотических организмов. Однако «самостоятельность» митохондрий и пластид является ограниченной, так как их ДНК содержит слишком мало генов для свободного существования, остальная же информация закодирована в хромосомах ядра, что позволяет ему контролировать данные органоиды.

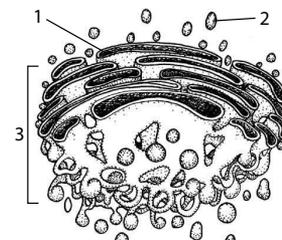
*Эндоплазматическая сеть* (ЭПС), или *эндоплазматический ретикулум* (ЭР), — это одномембранный органоид, представляющий собой сеть мембранных полостей и каналцев, занимающих до 30% содержимого цитоплазмы. Диаметр каналцев ЭПС составляет около 25–30 нм. Различают два вида ЭПС — шероховатую и гладкую. *Шероховатая ЭПС* несет рибосомы, на ней происходит синтез белков (рис. 2.34). *Гладкая ЭПС* лишена рибосом. Ее функция — синтез липидов и углеводов, а также транспорт, запасание и обезвреживание токсических веществ. Она особенно развита в тех клетках, где



**Рис. 2.33.** Строение хлоропласта:  
1 — внешняя мембрана;  
2 — внутренняя мембрана;  
3 — строма;  
4 — тилакоиды;  
5 — грана



**Рис. 2.34.** Строение шероховатой эндоплазматической сети:  
1 — мембрана;  
2 — рибосомы



**Рис. 2.35.** Строение аппарата Гольджи:  
1 — цистерна;  
2 — пузырек;  
3 — диктиосома

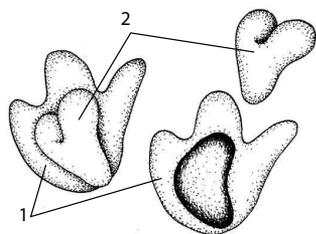
происходят интенсивные процессы обмена веществ, например в клетках печени — гепатоцитах — и волокнах скелетных мышц. Вещества, синтезированные в ЭПС, транспортируются в аппарат Гольджи. В ЭПС происходит также сборка мембран клетки, однако их формирование завершается в аппарате Гольджи.

*Аппарат Гольджи*, или *комплекс Гольджи*, — одномембранный органоид, образованный системой плоских цистерн, канальцев и отшнуровывающихся от них пузырьков (рис. 2.35). Структурной единицей аппарата Гольджи является *диктиосома* — стопка цистерн, на один полюс которой приходят вещества из ЭПС, а с противоположного полюса, подвергшись определенным превращениям, они упаковываются в пузырьки и направляются в другие части клетки. Диаметр цистерн — порядка 2 мкм, а мелких пузырьков — около 20–30 мкм. Основные функции комплекса Гольджи — синтез некоторых веществ и модификация (изменение) белков, липидов и углеводов, поступающих из ЭПС, окончательное формирование мембран, а также транспорт веществ по клетке, обновление ее структур и образование лизосом. Свое название аппарат Гольджи получил в честь итальянского ученого Камилло Гольджи, впервые обнаружившего данный органоид (1898).

*Лизосомы* — небольшие одномембранные органоиды до 1 мкм в диаметре, в которых содержатся гидролитические ферменты, участвующие во внутриклеточном пищеварении. Мембраны лизосом слабопроницаемы для этих ферментов, поэтому выполнение лизосомами своих функций происходит очень точно и адресно. Так, они принимают активное участие в процессе фагоцитоза, образуя пищеварительные вакуоли, а в случае голодания или повреждения определенных частей клетки переваривают их, не затрагивая иных. Недавно была открыта роль лизосом в процессах клеточной гибели.

*Вакуоль* — это полость в цитоплазме растительных и животных клеток, ограниченная мембраной и заполненная жидкостью. В клетках простейших обнаруживаются пищеварительные и сократительные вакуоли. Первые принимают участие в процессе фагоцитоза, так как в них происходит расщепление питательных веществ. Вторые обеспечивают поддержание водно-солевого баланса за счет осморегуляции. У многоклеточных животных в основном встречаются пищеварительные вакуоли.

В растительных клетках вакуоли присутствуют всегда, они окружены специальной мембраной и заполнены клеточным соком. Мембрана, окружающая вакуоль, по химическому составу, строению и выполняемым функциям близка к плазматической мембране. *Клеточный сок* представляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ, в том числе минеральных солей, органических кислот, углеводов, белков, гликозидов, алкалоидов и др. Вакуоль может занимать до 90 % объема клетки и оттеснять ядро на периферию. Эта часть клетки выполняет запасную, выделительную, осмотическую, защитную, лизосомную и другие функции, поскольку в ней накапливаются питательные вещества и отходы жизнедеятельности, она обеспечивает поступление воды и поддержание формы и объема клетки, а также содержит ферменты расщепления многих компонентов клетки. К тому же биологически активные вещества вакуолей способны препятствовать поеданию этих растений многими животными. У ряда растений за счет разбухания вакуолей происходит рост клетки растяжением.



**Рис. 2.36.** Строение рибосомы:  
1 — большая субъединица;  
2 — малая субъединица

Вакуоли имеются также и в клетках некоторых грибов и бактерий, однако у грибов они выполняют только функцию осморегуляции, а у цианобактерий поддерживают плавучесть и участвуют в процессах усвоения азота из воздуха.

*Рибосомы* — небольшие немембранные органоиды диаметром 15–20 мкм, состоящие из двух субъединиц — большой и малой (рис. 2.36). Субъединицы рибосом эукариот собираются в ядрышке, а затем транспортируются в цитоплазму. Рибосомы прокариот, митохондрий и пластид меньше по величине, чем рибосомы эукариот. В состав субъединиц рибосом входят рРНК и белки.

Количество рибосом в клетке может достигать нескольких десятков миллионов: в цитоплазме, митохондриях и пластидах они находятся в свободном состоянии, а на шероховатой ЭПС — в связанном. Они принимают участие в синтезе белка, в частности, осуществляют процесс трансляции — биосинтеза полипептидной цепи на молекуле иРНК. На свободных рибосомах синтезируются белки гиалоплазмы, митохондрий, пластид и собственные белки рибосом, тогда как на прикрепленных к шероховатой ЭПС рибосомах осуществляется трансляция белков для выведения из клеток, сборки мембран, образования лизосом и вакуолей.

Рибосомы могут находиться в гиалоплазме поодиночке или собираться в группы при одновременном синтезе на одной иРНК сразу нескольких полипептидных цепей. Такие группы рибосом называются *полирибосомами*, или *полисомами* (рис. 2.37).

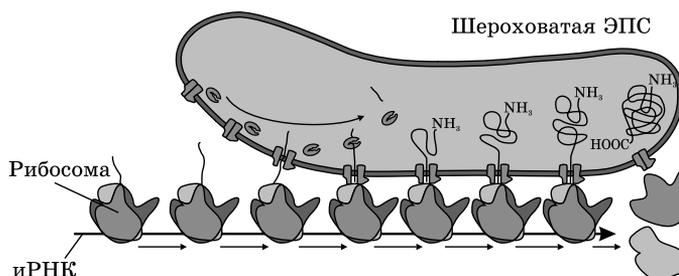


Рис. 2.37. Полисома

*Микротрубочки* — это цилиндрические полые немембранные органоиды, которые пронизывают всю цитоплазму клетки. Их диаметр составляет около 25 нм, толщина стенки — 6–8 нм. Они образованы многочисленными молекулами белка *тубулина*, которые сначала формируют 13 нитей, напоминающих бусы, а затем собираются в микротрубочку. Микротрубочки образуют цитоплазматическую сеть, которая придает клетке форму и объем, связывают плазматическую мембрану с другими частями клетки, обеспечивают транспорт веществ по клетке, принимают участие в движении клетки и внутриклеточных компонентов, а также в делении генетического материала. Они входят в состав клеточного центра и органоидов движения — жгутиков и ресничек.

*Микрофиламенты*, или *микронити*, также являются немембранными органоидами, однако они имеют нитевидную форму и образованы не тубулином, а *актином*. Они принимают участие в процессах мембранного транспорта, межклеточном узнавании, делении цитоплазмы клетки и в ее движении. В мышечных клетках взаимодействие актиновых микрофиламентов с миозиновыми нитями обеспечивает сокращение.

Микротрубочки и микрофиламенты образуют внутренний скелет клетки — *цитоскелет*. Он представляет собой сложную сеть волокон, обеспечивающих механическую опору для плазматической мембраны, определяет форму клетки, расположение клеточных органоидов и их перемещение в процессе деления клетки (рис. 2.38).

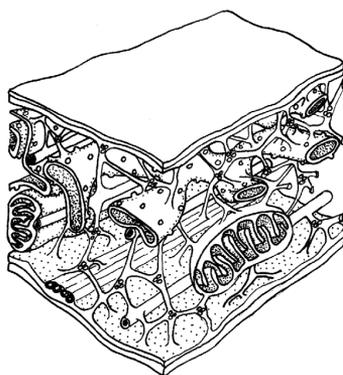


Рис. 2.38. Цитоскелет

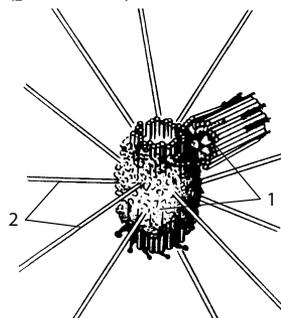


Рис. 2.39. Строение клеточного центра:

- 1 — центриоли;
- 2 — микротрубочки

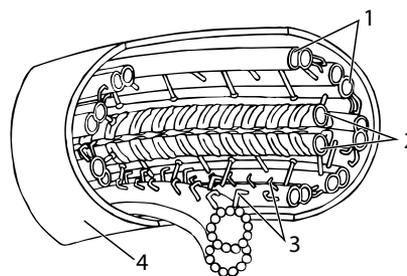


Рис. 2.40. Строение жгутика:

- 1 — периферические микротрубочки;
- 2 — центральные микротрубочки;
- 3 — белки, обеспечивающие взаимодействие микротрубочек;
- 4 — плазмалемма

*Клеточный центр* — немембранный органоид, располагающийся в животных клетках вблизи ядра; в растительных клетках он отсутствует (рис. 2.39). Его длина составляет около 0,2–0,3 мкм, а диаметр — 0,1–0,15 мкм. Клеточный центр образован двумя *центриолями*, лежащими во взаимно перпендикулярных плоскостях, и *лучистой сферой* из микротрубочек. Каждая центриоль образована девятью группами микротрубочек, собранных по три, то есть триплетами. Клеточный центр принимает участие в процессах сборки микротрубочек, делении наследственного материала клетки, а также в образовании жгутиков и ресничек.

**Органоиды движения.** *Жгутики* и *реснички* представляют собой выросты клетки, покрытые плазмалеммой. Основу этих органоидов составляют девять пар микротрубочек, расположенных по периферии, и две свободные микротрубочки в центре (рис. 2.40). Микротрубочки связаны между собой различными белками, обеспечивающими их согласованное отклонение от оси — колебание. Колебания энергозависимы, то есть на этот процесс тратится энергия макроэргических связей АТФ. Восстановление утраченных жгутиков и ресничек является функцией *базальных телец*, или *кинетосом*, расположенных в их основании.

Длина ресничек составляет около 10–15 нм, а жгутиков — 20–50 мкм. За счет строго направленных движений жгутиков и ресничек осуществляется не только движение одноклеточных животных, сперматозоидов и др., но и происходит очистка дыхательных путей, продвижение яйцеклетки по маточным трубам, поскольку все эти части организма человека выстланы реснитчатым эпителием.

## Включения

**Включения** — это непостоянные компоненты клетки, которые образуются и исчезают в процессе ее жизнедеятельности. К ним относят как запасные вещества, например, зерна крахмала (рис. 2.41) или белка в растительных клетках, гранулы гликогена в клетках животных и грибов, волютина у бактерий, капли жира во всех типах клеток, так и отходы жизнедеятельности, в частности, непереваренные в результате фагоцитоза остатки пищи, образующие так называемые остаточные тельца.

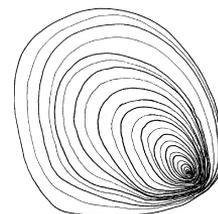


Рис. 2.41. Крахмальное зерно картофеля

## Взаимосвязь строения и функций частей и органоидов клетки — основа ее целостности

Каждая из частей клетки, с одной стороны, является обособленной структурой со специфическим строением и функциями, а с другой — компонентом более сложной системы, называемой клеткой. Большая часть наследственной информации эукариотической клетки сосредоточена в ядре, однако само ядро не в состоянии обеспечить ее реализацию, поскольку для этого необходимы как минимум цитоплазма, выступающая как основное вещество, и рибосомы, на которых и происходит этот синтез. Большинство рибосом расположено на гранулярной эндоплазматической сети, откуда белки чаще всего транспортируются в комплекс Гольджи, а затем после модификации — в те части клетки, для которых они предназначены, или выводятся наружу. Мембранные упаковки белков и углеводов могут встраиваться в мембраны органоидов и цитоплазматическую мембрану, обеспечивая их постоянное обновление. От комплекса Гольджи отщипываются также выполняющие важнейшие функции лизосомы и вакуоли. Например, без лизосом клетки быстро превратились бы в своеобразную свалку отработанных молекул и структур.

Протекание всех этих процессов требует энергии, вырабатываемой митохондриями, а у растений — и хлоропластами. И хотя эти органоиды являются относительно автономными, так как имеют собственные молекулы ДНК, часть их белков все равно кодируется ядерным геномом и синтезируется в цитоплазме.

Таким образом, клетка представляет собой неразрывное единство составляющих ее компонентов, каждый из которых выполняет свою уникальную функцию.

## 2.5. Обмен веществ и превращения энергии — свойства живых организмов. Энергетический и пластический обмен, их взаимосвязь. Стадии энергетического обмена. Брожение и дыхание. Фотосинтез, его значение, космическая роль. Фазы фотосинтеза. Световые и темновые реакции фотосинтеза, их взаимосвязь. Хемосинтез. Роль хемосинтезирующих бактерий на Земле

### Обмен веществ и превращения энергии — свойства живых организмов

Клетку можно уподобить миниатюрной химической фабрике, на которой происходят сотни и тысячи химических реакций.

**Обмен веществ** — совокупность химических превращений, направленных на сохранение и самовоспроизведение биологических систем.

Он включает в себя поступление веществ в организм в процессе питания и дыхания, внутриклеточный обмен веществ, или *метаболизм*, а также выделение конечных продуктов обмена.

Обмен веществ неразрывно связан с процессами превращения одних видов энергии в другие. Например, в процессе фотосинтеза световая энергия запасается в виде энергии химических связей сложных органических молекул, а в процессе дыхания она высвобождается и расходуется на синтез новых молекул, механическую и осмотическую работу, рассеивается в виде тепла и т. д.

Протекание химических реакций в живых организмах обеспечивается благодаря биологическим катализаторам белковой природы — *ферментам*, или *энзимам*. Как и другие катализаторы, ферменты ускоряют протекание химических реакций в клетке в десятки и сотни тысяч раз, а иногда и вообще делают их возможными, но не изменяют при этом ни природы, ни свойств конечного продукта (продуктов) реакции и не изменяются сами. Ферменты могут быть как простыми, так и сложными белками, в состав которых, кроме белковой части, входит и небелковая — *кофактор* (*кофермент*). Примерами ферментов являются амилаза слюны, расщепляющая полисахариды при длительном пережевывании, и пепсин, обеспечивающий переваривание белков в желудке.

Ферменты отличаются от катализаторов небелковой природы высокой специфичностью действия, значительным увеличением с их помощью скорости реакции, а также возможностью регуляции действия за счет изменения условий протекания реакции либо взаимодействия с ними различных веществ. К тому же и условия, в которых протекает ферментный катализ, существенно отличаются от тех, при которых идет неферментный: оптимальной для функционирования ферментов в организме человека является температура 37 °С, давление должно быть близким к атмосферному, а pH среды может существенно колебаться. Так, для амилазы необходима щелочная среда, а для пепсина — кислая.

Механизм действия ферментов заключается в снижении энергии активации веществ (субстратов), вступающих в реакцию, за счет образования промежуточных фермент-субстратных комплексов (рис. 2.42).

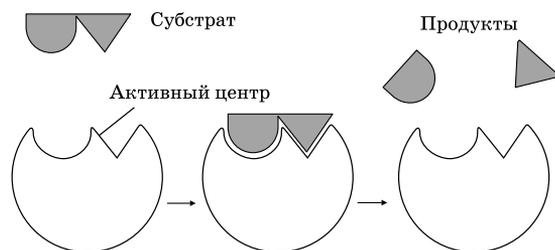


Рис. 2.42. Схема действия ферментов

## Энергетический и пластический обмен, их взаимосвязь

Метаболизм складывается из двух одновременно протекающих в клетке процессов: пластического и энергетического обменов.

*Пластический обмен (анаболизм, ассимиляция)* представляет собой совокупность реакций синтеза, которые идут с затратой энергии АТФ. В процессе пластического обмена синтезируются органические вещества, необходимые клетке. Примером реакций пластического обмена являются фотосинтез, биосинтез белка и репликация (самоудвоение) ДНК.

*Энергетический обмен (катаболизм, диссимиляция)* — это совокупность реакций расщепления сложных веществ до более простых. В результате энергетического обмена выделяется энергия, запасаемая в виде АТФ. Наиболее важными процессами энергетического обмена являются дыхание и брожение.

Пластический и энергетический обмены неразрывно связаны, поскольку в процессе пластического обмена синтезируются органические вещества и для этого необходима энергия АТФ, а в процессе энергетического обмена органические вещества расщепляются и высвобождается энергия, которая затем будет израсходована на процессы синтеза.

Энергию организмы получают в процессе питания, а высвобождают ее и переводят в доступную форму в основном в процессе дыхания. По способу питания все организмы делятся на автотрофов и гетеротрофов. *Автотрофы* способны самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических, а *гетеротрофы* используют исключительно готовые органические вещества.

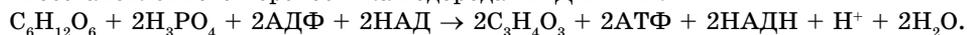
## Стадии энергетического обмена

Несмотря на всю сложность реакций энергетического обмена, его условно подразделяют на три этапа: подготовительный, анаэробный (бескислородный) и аэробный (кислородный).

На *подготовительном этапе* молекулы полисахаридов, липидов, белков, нуклеиновых кислот распадаются на более простые, например, глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты, нуклеотиды и др. Этот этап может протекать непосредственно в клетках либо в кишечнике, откуда расщепленные вещества доставляются с током крови.

*Анаэробный этап* энергетического обмена сопровождается дальнейшим расщеплением мономеров органических соединений до еще более простых промежуточных продуктов, например, пировиноградной кислоты, или пирувата. Он не требует присутствия кислорода, и для многих организмов, обитающих в иле болот или в кишечнике человека, является единственным способом получения энергии. Анаэробный этап энергетического обмена протекает в цитоплазме.

Бескислородному расщеплению могут подвергаться различные вещества, однако довольно часто субстратом реакций оказывается глюкоза. Процесс ее бескислородного расщепления называется *гликолизом*. При гликолизе молекула глюкозы теряет четыре атома водорода, то есть окисляется, при этом образуются две молекулы пировиноградной кислоты, две молекулы АТФ и две молекулы восстановленного переносчика водорода НАДН + H<sup>+</sup>:



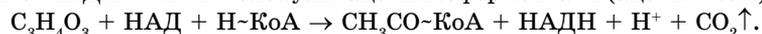
Образование АТФ из АДФ происходит вследствие прямого переноса фосфат-аниона с предварительно фосфорилированного сахара и называется *субстратным фосфорилированием*.

*Аэробный этап* энергетического обмена может происходить только в присутствии кислорода, при этом промежуточные соединения, образовавшиеся в процессе бескислородного расщепления, окисляются до конечных продуктов (углекислого газа и воды) и выделяется большая часть энергии, запасенной в химических связях органических соединений. Она переходит в энергию макроэргических связей 36 молекул АТФ. Этот этап также называется *тканевым дыханием*. В случае отсутствия кислорода промежуточные соединения превращаются в другие органические вещества, и этот процесс называется *брожением*.

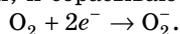
## Дыхание

Механизм клеточного дыхания схематически изображен на рис. 2.43.

Аэробное дыхание происходит в митохондриях, при этом пировиноградная кислота сначала утрачивает один атом углерода, что сопровождается синтезом одного восстановительного эквивалента НАДН + H<sup>+</sup> и молекулы ацетилкофермента А (ацетил-КоА):

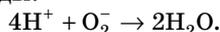


Ацетил-КоА в матриксе митохондрий вовлекается в цепь химических реакций, совокупность которых называется *циклом Кребса* (*циклом трикарбоновых кислот, циклом лимонной кислоты*). В ходе этих превращений образуется две молекулы АТФ, ацетил-КоА полностью окисляется до углекислого газа, а его ионы водорода и электроны присоединяются к переносчикам водорода НАДН + H<sup>+</sup> и ФАДН<sub>2</sub>. Переносчики транспортируют протоны водорода и электроны к внутренним мембранам митохондрий, образующим кристы. При помощи белков-переносчиков протоны водорода нагнетаются в межмембранное пространство, а электроны передаются по так называемой дыхательной цепи ферментов, расположенной на внутренней мембране митохондрий, и сбрасываются на атомы кислорода:



Следует отметить, что некоторые белки дыхательной цепи содержат железо и серу.

Из межмембранного пространства протоны водорода транспортируются обратно в матрикс митохондрий с помощью специальных ферментов — АТФ-синтаз, а выделяющаяся при этом энергия расходуется на синтез 34 молекул АТФ из каждой молекулы глюкозы. Этот процесс называется *окислительным фосфорилированием*. В матриксе митохондрий протоны водорода реагируют с радикалами кислорода с образованием воды:



Совокупность реакций кислородного дыхания может быть выражена следующим образом:



Суммарное уравнение дыхания выглядит таким образом:

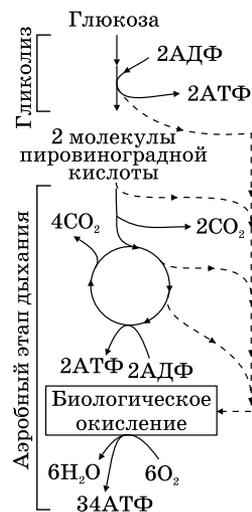
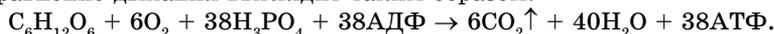
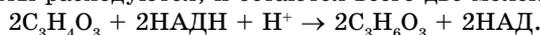


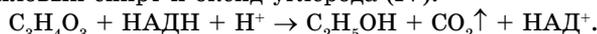
Рис. 2.43. Схема дыхания

## Брожение

В отсутствие кислорода или при его недостатке происходит брожение. Брожение является эволюционно более ранним способом получения энергии, чем дыхание, однако оно энергетически менее выгодно, поскольку в результате брожения образуются органические вещества, все еще богатые энергией. Различают несколько основных видов брожения: молочнокислое, спиртовое, уксуснокислое и др. Так, в скелетных мышцах в отсутствие кислорода в ходе брожения пировиноградная кислота восстанавливается до молочной кислоты, при этом образовавшиеся ранее восстановительные эквиваленты расходуются, и остаются всего две молекулы АТФ:



При брожении с помощью дрожжевых грибов пировиноградная кислота в присутствии кислорода превращается в этиловый спирт и оксид углерода (IV):



При брожении с помощью микроорганизмов из пировиноградной кислоты могут образоваться также уксусная, масляная, муравьиная кислоты и др.

АТФ, полученная в результате энергетического обмена, расходуется в клетке на различные виды работы: химическую, осмотическую, электрическую, механическую и регуляторную. Химическая работа заключается в биосинтезе белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и других жизненно важных соединений. К осмотической работе относят процессы поглощения клеткой и выведения из нее веществ, которые во внеклеточном пространстве находятся в концентрациях, больших, чем в самой клетке. Электрическая работа тесно взаимосвязана с осмотической, поскольку именно в результате перемещения заряженных частиц через мембраны формируется заряд мембраны и приобретаются свойства возбудимости и проводимости. Механическая работа сопряжена с движением веществ и структур внутри клетки, а также клетки в целом. К регуляторной работе относят все процессы, направленные на координацию процессов в клетке.

## Фотосинтез, его значение, космическая роль

**Фотосинтезом** называют процесс преобразования энергии света в энергию химических связей органических соединений с участием хлорофилла.

В результате фотосинтеза образуется около 150 млрд тонн органического вещества и приблизительно 200 млрд тонн кислорода ежегодно. Этот процесс обеспечивает круговорот углерода в биосфере, не давая накапливаться углекислому газу и препятствуя тем самым возникновению парникового эффекта и перегреву Земли. Образующиеся в результате фотосинтеза органические вещества не расходуются другими организмами полностью, значительная их часть в течение миллионов лет образовала залежи полезных ископаемых (каменного и бурого угля, нефти). В последнее время в качестве топлива начали использовать также рапсовое масло («биодизель») и спирт, полученный из растительных остатков. Из кислорода под действием электрических разрядов образуется озон, который формирует озоновый экран, защищающий все живое на Земле от губительного действия ультрафиолетовых лучей.

Наш соотечественник, выдающийся физиолог растений К. А. Тимирязев (1843–1920) назвал роль фотосинтеза «космической», поскольку он связывает Землю с Солнцем (космосом), обеспечивая приток энергии на планету.

## Фазы фотосинтеза. Световые и темновые реакции фотосинтеза, их взаимосвязь

В 1905 году английский физиолог растений Ф. Блэкмен обнаружил, что скорость фотосинтеза не может увеличиваться беспредельно, какой-то фактор ограничивает ее. На основании этого он выдвинул предположение о наличии двух фаз фотосинтеза: *световой* и *темновой*. При низкой интенсивности освещения скорость световых реакций возрастает пропорционально нарастанию силы света, и, кроме того, данные реакции не зависят от температуры, поскольку для их протекания не нужны ферменты. Световые реакции протекают на мембранах тилакоид.

Скорость темновых реакций, напротив, возрастает с повышением температуры, однако по достижении температурного порога в 30°C этот рост прекращается, что свидетельствует о ферментативном характере указанных превращений, происходящих в строме. Следует отметить, что свет также оказывает на темновые реакции определенное влияние, несмотря на то, что они называются темновыми.

Световая фаза фотосинтеза (рис. 2.44) протекает на мембранах тилакоидов, несущих несколько типов белковых комплексов, основными из которых являются фотосистемы I и II, а также АТФ-синтаза. В состав фотосистем входят пигментные комплексы, в которых, кроме хлорофилла, присутствуют и каротиноиды. Каротиноиды улавливают свет в тех областях спектра, в которых этого не делает хлорофилл, а также защищают хлорофилл от разрушения светом высокой интенсивности.

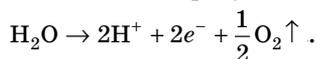
Кроме пигментных комплексов, фотосистемы включают и ряд белков-акцепторов электронов, которые последовательно передают друг другу электроны от молекул хлорофилла. Последовательность этих белков называется *электронтранспортной цепью хлоропластов*.

С фотосистемой II также ассоциирован специальный комплекс белков, который обеспечивает выделение кислорода в процессе фотосинтеза. Этот кислородвыделяющий комплекс содержит ионы марганца и хлора.

В световой фазе кванты света, или фотоны, попадающие на молекулы хлорофилла, расположенные на мембранах тилакоидов, переводят их в возбужденное состояние, характеризующееся более высокой энергией электронов. При этом возбужденные электроны от хлорофилла фотосистемы I передаются через цепь посредников на переносчик водорода НАДФ, присоединяющий при этом протоны водорода, всегда имеющиеся в водном растворе:

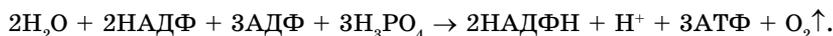


Восстановленный НАДФН + H<sup>+</sup> будет впоследствии использован в темновой стадии. Электроны от хлорофилла фотосистемы II также передаются по электронтранспортной цепи, однако они заполняют «электронные дырки» хлорофилла фотосистемы I. Недостаток электронов в хлорофилле фотосистемы II заполняется за счет отнимания у молекул воды, которое происходит с участием уже упоминавшегося выше кислородвыделяющего комплекса. В результате разложения молекул воды, которое называется *фотолизом*, образуются протоны водорода и выделяется молекулярный кислород, являющийся побочным продуктом фотосинтеза:



Протоны водорода, накопившиеся в полости тилакоида в результате фотолиза воды и нагнетания при переносе электронов по электронтранспортной цепи, вытекают из тилакоида через канал в мембранном белке — АТФ-синтазе, при этом из АДФ синтезируется АТФ. Данный процесс называется *фотофосфорилированием*. Он не требует участия кислорода, однако очень эффективен, так как дает в 30 раз больше АТФ, чем митохондрии в процессе окисления. Образовавшаяся в световых реакциях АТФ впоследствии будет использована в темновых реакциях.

Суммарное уравнение реакций световой фазы фотосинтеза можно записать следующим образом:



В ходе *темновых реакций* фотосинтеза (рис. 2.45) происходит связывание молекул CO<sub>2</sub> в виде углеводов, на которое расходуются молекулы АТФ и НАДФН + H<sup>+</sup>, синтезированные в световых реакциях:



Процесс связывания углекислого газа является сложной цепью превращений, названной *циклом Кальвина* в честь его первооткрывателя. Темновые реакции протекают в строме хлоропластов. Для их протекания необходим постоянный приток углекислого газа извне через устьица, а затем и по системе межклетников.

Первыми в процессе фиксации углекислого газа образуются трехуглеродные сахара, являющиеся первичными продуктами фотосинтеза, тогда как образующуюся позже глюкозу, которая расходуется на синтез крахмала и другие процессы жизнедеятельности, называют конечным продуктом фотосинтеза.

Таким образом, в процессе фотосинтеза энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений не без участия хлорофилла. Суммарное уравнение фотосинтеза можно записать следующим образом:



или

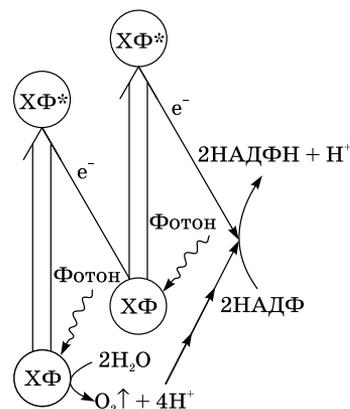
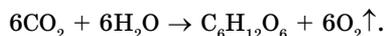


Рис. 2.44. Световая фаза фотосинтеза

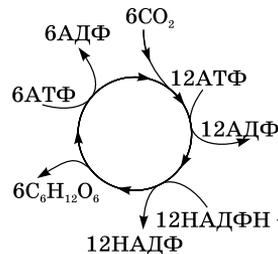


Рис. 2.45. Темновая фаза фотосинтеза

Реакции световой и темновой фаз фотосинтеза взаимосвязаны, так как увеличение скорости лишь одной группы реакций влияет на интенсивность всего процесса фотосинтеза только до определенного момента, пока вторая группа реакций не выступит в роли лимитирующего фактора, и возникает потребность в ускорении реакций второй группы для того, чтобы первые происходили без ограничений.

Световая стадия, протекающая в тилакоидах, обеспечивает запасание энергии для образования АТФ и переносчиков водорода. На второй стадии, темновой, энергетические продукты первой стадии используются для восстановления углекислого газа, и происходит это в компартментах стромы хлоропластов.

На скорость фотосинтеза оказывают влияние различные факторы окружающей среды: освещенность, концентрация углекислого газа в атмосфере, температура воздуха и почвы, доступность воды и др.

Для характеристики фотосинтеза используется понятие его продуктивности. *Продуктивность фотосинтеза* — это масса синтезируемой за 1 час глюкозы на 1 дм<sup>2</sup> листовой поверхности. Этот показатель фотосинтеза максимален при оптимальных условиях.

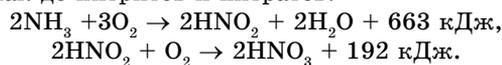
Фотосинтез присущ не только зеленым растениям, но и многим бактериям, в том числе цианобактериям, зеленым и пурпурным бактериям, однако у последних он может иметь некоторые отличия, в частности, при фотосинтезе бактерии могут не выделять кислород (это не касается цианобактерий).

## Хемосинтез. Роль хемосинтезирующих бактерий на Земле

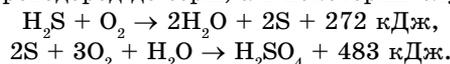
**Хемосинтез** — это процесс синтеза органических соединений за счет химической энергии неорганических соединений.

Данный процесс был открыт выдающимся русским ученым С. Н. Виноградским в 1887 году. К группе хемосинтетиков (хемотрофов) относятся в основном бактерии: нитрифицирующие, серобактерии, железобактерии и др. Они используют энергию окисления соединений азота, серы, ионов железа соответственно. При этом донором электронов выступает не вода, а другие неорганические вещества.

Так, нитрифицирующие бактерии окисляют образованный из атмосферного азота азотфиксирующими бактериями аммиак до нитритов и нитратов:



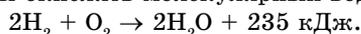
Серобактерии окисляют сероводород до серы, а в некоторых случаях и до серной кислоты:



Железобактерии окисляют соли железа:



Водородные бактерии способны окислять молекулярный водород:



Источником углерода для синтеза органических соединений у всех автотрофных бактерий выступает углекислый газ.

Хемосинтезирующие бактерии наиболее значительную роль играют в биогеохимических циклах химических элементов в биосфере, так как в процессе их жизнедеятельности образовались залежи многих полезных ископаемых. Кроме того, они являются источниками органического вещества на планете, то есть продуцентами, а также делают доступным и для растений, и для других организмов целый ряд неорганических веществ.

## 2.6. Генетическая информация в клетке. Гены, генетический код и его свойства. Матричный характер реакций биосинтеза. Биосинтез белка и нуклеиновых кислот

### Генетическая информация в клетке

Воспроизведение себе подобных является одним из фундаментальных свойств живого. Благодаря этому явлению существует сходство не только между организмами, но и между отдельными клетками, а также их органоидами (митохондриями и пластидами). Материальной основой этого сходства является передача зашифрованной в последовательности нуклеотидов ДНК генетической информации, которая осуществляется благодаря процессам репликации (самоудвоения) ДНК. Реализуются все признаки и свойства клеток и организмов благодаря белкам, структуру которых в первую очередь и определяют последовательности нуклеотидов ДНК. Поэтому первостепенное значение в процессах метаболизма играет именно биосинтез нуклеиновых кислот и белка. Структурной единицей наследственной информации является ген.

### Гены, генетический код и его свойства

Наследственная информация в клетке не является монолитной, она разбита на отдельные «слова» — гены.

**Ген** — это элементарная единица генетической информации.

Работы по программе «Геном человека», которые проводились одновременно в нескольких странах и были завершены в начале нынешнего века, дали нам понимание того, что у человека всего около 25–30 тыс. генов, но информация с большей части нашей ДНК не считывается никогда, так как в ней содержится огромное количество бессмысленных участков, повторов и генов, кодирующих признаки, утратившие значение для человека (хвост, оволосение тела и др.). Кроме того, был расшифрован ряд генов, отвечающих за развитие наследственных заболеваний, а также генов-мишеней лекарственных препаратов. Однако практическое применение результатов, полученных в ходе реализации данной программы, откладывается до тех пор, пока не будут расшифрованы геномы большего количества людей и станет понятно, чем же все-таки они различаются.

Гены, кодирующие первичную структуру белка, рибосомальной или транспортной РНК называются *структурными*, а гены, обеспечивающие активацию или подавление считывания информации со структурных генов, — *регуляторными*. Однако даже структурные гены содержат регуляторные участки.

Наследственная информация организмов зашифрована в ДНК в виде определенных сочетаний нуклеотидов и их последовательности — *генетического кода*. Его свойствами являются: триплетность, специфичность, универсальность, избыточность и неперекрываемость. Кроме того, в генетическом коде отсутствуют знаки препинания.

Каждая аминокислота закодирована в ДНК тремя нуклеотидами — *триплетом*, например, метионин закодирован триплетом ТАЦ, то есть код триплетен (табл. 2.4). С другой стороны, каждый триплет кодирует только одну аминокислоту, в чем заключается его специфичность или однозначность. Генетический код универсален для всех живых организмов, то есть наследственная информация о белках человека может считываться бактериями и наоборот. Это свидетельствует о единстве происхождения органического мира. Однако 64 комбинациям нуклеотидов по три соответствует только 20 аминокислот, вследствие чего одну аминокислоту может кодировать 2–6 триплетов, то есть генетический код избыточен, или вырожден. Три триплета не имеют соответствующих аминокислот, их называют *стоп-кодонами*, так как они обозначают окончание синтеза полипептидной цепи.

Последовательность оснований в триплетях ДНК и кодируемые ими аминокислоты

		2-е основание						
1-е основание	А	А	Г	Т	Ц		3-е основание	
		Фен	Сер	Тир	Цис	А		
		Лей		Стоп*	Стоп	Т		
	Г	Лей	Про	Гис	Арг	А		
				Глн		Т		
	Т	Иле	Тре	Асп	Сер	Ц		
				Лиз	Арг	А		
	Ц	Вал	Ала	Асп	Гли	Г		
				Глу		Т		
						Ц		

\*Стоп-кодон, означающий конец синтеза полипептидной цепи.

#### Сокращения названий аминокислот:

Ала — аланин	Глн — глутамин	Сер — серин
Арг — аргинин	Глу — глутаминовая кислота	Тир — тирозин
Асп — аспарагин	Иле — изолейцин	Тре — треонин
Асп — аспарагиновая кислота	Лей — лейцин	Три — триптофан
Вал — валин	Лиз — лизин	Фен — фенилаланин
Гис — гистидин	Мет — метионин	Цис — цистеин
Гли — глицин	Про — пролин	

Если начать считывание генетической информации не с первого нуклеотида в триплете, а со второго, то произойдет не только сдвигка рамки считывания — синтезированный таким образом белок будет совсем иным не только по последовательности нуклеотидов, но и по структуре и свойствам. Между триплетами отсутствуют какие бы то ни было знаки препинания, поэтому нет никаких препятствий для сдвигки рамки считывания, что открывает простор для возникновения и сохранения мутаций.

### Матричный характер реакций биосинтеза

Клетки бактерий способны удваиваться каждые 20–30 минут, а клетки эукариот — каждые сутки и даже чаще, что требует высокой скорости и точности репликации ДНК. Кроме того, каждая клетка содержит сотни и тысячи копий многих белков, особенно ферментов, следовательно, для их воспроизведения неприемлем «штучный» способ их производства. Более прогрессивным способом является штамповка, которая позволяет получить многочисленные точные копии продукта и к тому же снизить его себестоимость. Для штамповки необходима матрица, с которой осуществляется оттиск.

В клетках принцип матричного синтеза заключается в том, что новые молекулы белков и нуклеиновых кислот синтезируются в соответствии с программой, заложенной в структуре ранее существовавших молекул тех же нуклеиновых кислот (ДНК или РНК).

## Биосинтез белка и нуклеиновых кислот

**Репликация ДНК.** ДНК представляет собой двухцепочечный биополимер, мономерами которого являются нуклеотиды. Если бы биосинтез ДНК происходил по принципу ксерокопирования, то неизбежно возникали бы многочисленные искажения и погрешности в наследственной информации, которые в конечном итоге привели бы к гибели новых организмов. Поэтому процесс удвоения ДНК происходит иным, *полуконсервативным способом*: молекула ДНК расплетается, и на каждой из цепей синтезируется новая цепь по принципу комплементарности. Процесс самовоспроизведения молекулы ДНК, обеспечивающий точное копирование наследственной информации и передачу ее из поколения в поколение, называется *репликацией* (от лат. *репликацио* — повторение). В результате репликации образуются две абсолютно точные копии материнской молекулы ДНК, каждая из которых несет по одной копии материнской (рис. 2.46).

Процесс репликации на самом деле крайне сложен, так как в нем участвует целый ряд белков. Одни из них раскручивают двойную спираль ДНК, другие разрывают водородные связи между нуклеотидами комплементарных цепей, третьи (например, фермент ДНК-полимераза) подбирают по принципу комплементарности новые нуклеотиды и т. д. Образовавшиеся в результате репликации две молекулы ДНК в процессе деления расходятся по двум вновь образующимся дочерним клеткам.

Ошибки в процессе репликации возникают крайне редко, однако если они и происходят, то очень быстро устраняются как ДНК-полимеразами, так и специальными ферментами репарации, поскольку любая ошибка в последовательности нуклеотидов может привести к необратимому изменению структуры и функций белка и, в конечном итоге, неблагоприятно сказаться на жизнеспособности новой клетки или даже особи.

**Биосинтез белка.** Как образно выразился выдающийся философ XIX века Ф. Энгельс: «Жизнь есть форма существования белковых тел». Структура и свойства белковых молекул определяются их первичной структурой, то есть последовательностью аминокислот, зашифрованной в ДНК. От точности воспроизведения этой информации зависит не только существование самого полипептида, но и функционирование клетки в целом, поэтому процесс синтеза белка имеет огромное значение. Он, по-видимому, является самым сложным процессом синтеза в клетке, поскольку здесь участвует до трехсот различных ферментов и других макромолекул. Кроме того, он протекает с высокой скоростью, что требует еще большей точности.

В биосинтезе белка выделяют два основных этапа: транскрипцию и трансляцию.

**Транскрипция** (от лат. *транскрипцио* — переписывание) — это биосинтез молекул иРНК на матрице ДНК (рис. 2.47).

Поскольку молекула ДНК содержит две антипараллельные цепи, то считывание информации с обеих цепей привело бы к образованию совершенно различных иРНК, поэтому их биосинтез возможен только на одной из цепей, которую называют *кодирующей*, или кодогенной, в отличие от второй, *некодирующей*, или некодогенной. Обеспечивает процесс переписывания специальный фермент РНК-полимераза, кото-

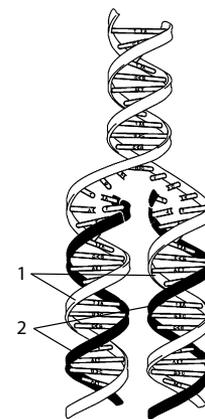


Рис. 2.46. Репликация ДНК:  
1 — материнская цепь;  
2 — дочерняя цепь

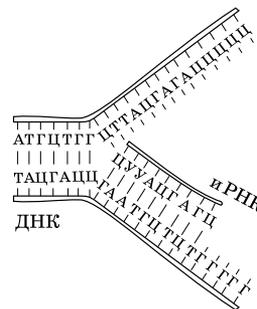


Рис. 2.47. Транскрипция

рый подбирает нуклеотиды РНК по принципу комплементарности. Этот процесс может протекать как в ядре, так и в органоидах, имеющих собственную ДНК, — митохондриях и пластидах.

Синтезированные в процессе транскрипции молекулы иРНК проходят сложный процесс подготовки к трансляции (митохондриальные и пластидные иРНК могут оставаться внутри органоидов, где и происходит второй этап биосинтеза белка). В процессе созревания иРНК к ней присоединяются первые три нуклеотида (АУГ) и хвост из адениловых нуклеотидов, длина которого определяет, сколько копий белка может синтезироваться на данной молекуле. Только потом зрелые иРНК покидают ядро через ядерные поры.

Параллельно в цитоплазме происходит процесс активации аминокислот, в ходе которого аминокислота присоединяется к соответствующей свободной тРНК. Этот процесс катализируется специальным ферментом, на него затрачивается АТФ.

**Трансляция** (от лат. *трансляцио* — передача) — это биосинтез полипептидной цепи на матрице иРНК, при котором происходит перевод генетической информации в последовательность аминокислот полипептидной цепи (рис. 2.48).

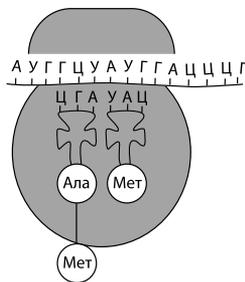


Рис. 2.48. Трансляция

Второй этап синтеза белка чаще всего происходит в цитоплазме, например на шероховатой ЭПС. Для его протекания необходимы наличие рибосом, активация тРНК, в ходе которой они присоединяют соответствующие аминокислоты, присутствие ионов  $Mg^{2+}$ , а также оптимальные условия среды (температура, pH, давление и т. д.).

Для начала трансляции (*инициации*) к готовой к синтезу молекуле иРНК присоединяется малая субъединица рибосомы, а затем по принципу комплементарности к первому кодону (АУГ) подбирается тРНК, несущая аминокислоту метионин. Лишь после этого присоединяется большая субъединица рибосомы. В пределах собранной рибосомы оказываются два кодона иРНК, первый из которых уже занят. К соседнему с ним кодону присоединяется вторая тРНК, также несущая аминокислоту,

после чего между остатками аминокислот с помощью ферментов образуется пептидная связь. Рибосома передвигается на один кодон иРНК; первая из тРНК, освободившаяся от аминокислоты, возвращается в цитоплазму за следующей аминокислотой, а фрагмент будущей полипептидной цепи как бы повисает на оставшейся тРНК. К новому кодону, оказавшемуся в пределах рибосомы, присоединяется следующая тРНК, процесс повторяется и шаг за шагом полипептидная цепь удлиняется, то есть происходит ее *элонгация*.

Окончание синтеза белка (*терминация*) происходит, как только в молекуле иРНК встретится специфическая последовательность нуклеотидов, которая не кодирует аминокислоту (стоп-кодон). После этого рибосома, иРНК и полипептидная цепь разделяются, а вновь синтезированный белок приобретает соответствующую структуру и транспортируется в ту часть клетки, где он будет выполнять свои функции.

Трансляция является весьма энергоемким процессом, поскольку на присоединение одной аминокислоты к тРНК расходуется энергия одной молекулы АТФ, еще несколько используются для продвижения рибосомы по молекуле иРНК.

Для ускорения синтеза определенных белковых молекул к молекуле иРНК могут присоединяться последовательно несколько рибосом, которые образуют единую структуру — *полисому*.

## 2.7. Клетка — генетическая единица живого. Хромосомы, их строение (форма и размеры) и функции. Число хромосом и их видовое постоянство. Соматические и половые клетки. Жизненный цикл клетки: интерфаза и митоз. Митоз — деление соматических клеток. Мейоз. Фазы митоза и мейоза. Развитие половых клеток у растений и животных. Деление клетки — основа роста, развития и размножения организмов. Роль мейоза и митоза

### Клетка — генетическая единица живого

Несмотря на то что нуклеиновые кислоты являются носителем генетической информации, реализация этой информации невозможна вне клетки, что легко доказывается на примере вирусов. Данные организмы, содержащие зачастую только ДНК или РНК, не могут самостоятельно воспроизводиться, для этого они должны использовать наследственный аппарат клетки. Даже проникнуть в клетку без помощи самой клетки они не могут, кроме как с использованием механизмов мембранного транспорта или благодаря повреждению клеток. Большинство вирусов нестабильно, они гибнут уже после нескольких часов пребывания на открытом воздухе. Следовательно, клетка является генетической единицей живого, обладающей минимальным набором компонентов для сохранения, изменения и реализации наследственной информации, а также ее передачи потомкам.

Большая часть генетической информации эукариотической клетки сосредоточена в ядре. Особенностью ее организации является то, что, в отличие от ДНК прокариотической клетки, молекулы ДНК эукариот не замкнуты и образуют сложные комплексы с белками — хромосомы.

### Хромосомы, их строение (форма и размеры) и функции

**Хромосома** (от греч. *хрома* — цвет, окраска и *сома* — тело) — это структура клеточного ядра, которая содержит гены и несет определенную наследственную информацию о признаках и свойствах организма.

Иногда хромосомами называют и кольцевые молекулы ДНК прокариот. Хромосомы способны к самоудвоению, они обладают структурной и функциональной индивидуальностью и сохраняют ее в ряду поколений. Каждая клетка несет всю наследственную информацию организма, но в ней работает только небольшая часть.

Основой хромосомы является двухцепочечная молекула ДНК, упакованная с белками. У эукариот с ДНК взаимодействуют гистоновые и негистоновые белки, тогда как у прокариот гистоновые белки отсутствуют.

Лучше всего хромосомы видны под световым микроскопом в процессе деления клетки, когда они в результате уплотнения приобретают вид палочковидных телец, разделенных первичной перетяжкой — *центромерой* — на *плечи*. На хромосоме может быть также и *вторичная перетяжка*, которая в некоторых случаях отделяет от основной части хромосомы так называемый *спутник*. Концевые участки хромосом называются *теломерами*. Теломеры препятствуют слипанию концов хромосом и обеспечивают их прикрепление к оболочке ядра в неделящейся клетке. В начале деления хромосомы удвоены и состоят из двух дочерних хромосом — *хроматид*, скрепленных в центромере (рис. 2.49).

По форме различают равноплечие, неравноплечие и палочковидные хромосомы. Размеры хромосом существенно варьируют, однако средняя хромосома имеет размеры  $5 \times 1,4$  мкм.

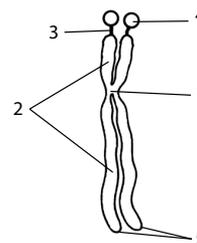


Рис. 2.49. Строение хромосомы:

- 1 — центромера;
- 2 — плечи;
- 3 — вторичная перетяжка;
- 4 — спутник;
- 5 — теломеры

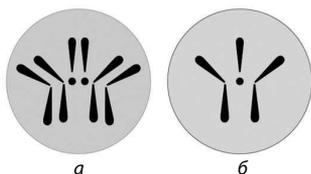
В некоторых случаях хромосомы в результате многочисленных удвоений ДНК содержат сотни и тысячи хроматид; такие гигантские хромосомы называются *политенными*. Они встречаются в слюнных железах личинок дрозофилы, а также в пищеварительных железах аскариды.

## Число хромосом и их видовое постоянство. Соматические и половые клетки

Согласно клеточной теории клетка является единицей строения, жизнедеятельности и развития организма. Таким образом, такие важнейшие функции живого, как рост, размножение и развитие организма обеспечиваются на клеточном уровне. Клетки многоклеточных организмов можно разделить на соматические и половые.

**Соматические клетки** — это все клетки тела, образующиеся в результате митотического деления.

Изучение хромосом позволило установить, что для соматических клеток организма каждого биологического вида характерно постоянное число хромосом. Например, у человека их 46. Набор хромосом соматических клеток называют *диплоидным* ( $2n$ ), или двойным (рис. 2.50, а).



**Рис. 2.50.** Диплоидный (а) и гаплоидный (б) наборы хромосом плодовой мушки дрозофилы

**Половые клетки**, или **гаметы**, — это специализированные клетки, служащие для полового размножения.

В гаметах содержится всегда вдвое меньше хромосом, чем в соматических клетках (у человека — 23), поэтому набор хромосом половых клеток называется *гаплоидным* ( $n$ ), или одинарным (рис. 2.50, б). Его образование связано с мейотическим делением клетки.

Количество ДНК соматических клеток обозначается как  $2c$ , а половых —  $1c$ . Генетическая формула соматических клеток записывается как  $2n2c$ , а половых —  $1n1c$ .

В ядрах некоторых соматических клеток количество хромосом может отличаться от их количества в соматических клетках. Если это различие больше на один, два, три и т. д. гаплоидных набора, то такие клетки называют *полиплоидными* (три-, тетра-, пентаплоидными соответственно). В таких клетках процессы метаболизма протекают, как правило, очень интенсивно.

Количество хромосом само по себе не является видоспецифическим признаком, поскольку различные организмы могут иметь равное количество хромосом, а родственные — разное. Например, у малярийного плазмодия и лошадиной аскариды по две хромосомы, а у человека и шимпанзе — 46 и 48 соответственно.

Хромосомы человека делятся на две группы: аутосомы и половые хромосомы (гетерохромосомы). *Аутосомы* в соматических клетках человека насчитывается 22 пары, они одинаковы для мужчин и женщин, а *половых хромосом* только одна пара, но именно она определяет пол особи. Существует два вида половых хромосом — X и Y. Клетки тела женщины несут по две X-хромосомы, а мужчин — X и Y.

**Кариотип** — это совокупность признаков хромосомного набора организма (число хромосом, их форма и величина).

Условная запись кариотипа включает общее количество хромосом, половые хромосомы и возможные отклонения в наборе хромосом. Например, кариотип нормального мужчины записывается как 46, XY, а кариотип нормальной женщины — 46, XX.

## Жизненный цикл клетки: интерфаза и митоз

Клетки не возникают каждый раз заново, они образуются только в результате деления материнских клеток. После разделения дочерним клеткам требуется некоторое время для формирования органоидов и приобретения соответствующей структуры, которая обеспечила бы выполнение определенной функции. Этот отрезок времени называется *созреванием*.

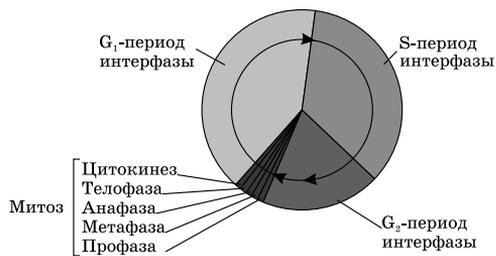


Рис. 2.51. Клеточный цикл

**G<sub>1</sub>-период** (пресинтетический, постмитотический) — это период роста и развития клетки, в который происходит активный синтез РНК, белков и других веществ, необходимых для полного жизнеобеспечения вновь образовавшейся клетки. К концу этого периода клетка может начать готовиться к удвоению ДНК.

В **S-периоде** (синтетическом) происходит сам процесс репликации ДНК. Единственным участком хромосомы, который не подвергается репликации, является центромера, поэтому образовавшиеся молекулы ДНК не расходятся полностью, а остаются скрепленными в ней, и в начале деления хромосома имеет X-образный вид. Генетическая формула клетки после удвоения ДНК —  $2n4c$ . Также в S-периоде происходит удвоение центриолей клеточного центра.

**G<sub>2</sub>-период** (постсинтетический, премитотический) характеризуется интенсивным синтезом РНК, белков и АТФ, необходимых для процесса деления клетки, а также разделением центриолей, митохондрий и пластид. До конца интерфазы хроматин и ядрышко остаются хорошо различимыми, целостность ядерной оболочки не нарушается, а органоиды не изменяются.

Часть клеток организма способна выполнять свои функции в течение всей жизни организма (нейроны нашего головного мозга, мышечные клетки сердца), а другие существуют непродолжительное время, после чего погибают (клетки кишечного эпителия, клетки эпидермиса кожи). Следовательно, в организме должны постоянно происходить процессы деления клеток и образования новых, которые замещали бы отмершие. Клетки, способные к делению, называют *стволовыми*. В организме человека они находятся в красном костном мозге, в глубоких слоях эпидермиса кожи и других местах. Используя эти клетки, можно вырастить новый орган, добиться омоложения, а также клонировать организм. Перспективы использования стволовых клеток совершенно ясны, однако морально-этические аспекты этой проблемы все еще обсуждаются, поскольку в большинстве случаев используются эмбриональные стволовые клетки, полученные из убитых при аборте зародышей человека.

Продолжительность интерфазы в клетках растений и животных составляет в среднем 10–20 часов, тогда как митоз занимает около 1–2 часов.

В ходе последовательных делений в многоклеточных организмах дочерние клетки становятся все более разнообразными, поскольку в них происходит считывание информации со все большего числа генов.

Некоторые клетки со временем перестают делиться и погибают, что может быть связано с завершением выполнения определенных функций, как в случае клеток эпидермиса кожи и клеток крови или с повреждением этих клеток факторами окружающей среды, в частности возбудителями болезней. Генетически запрограммированная смерть клетки называется *апоптозом*, тогда как случайная гибель — *некрозом*.

## Митоз — деление соматических клеток. Фазы митоза

**Митоз** — способ непрямого деления соматических клеток.

Во время митоза клетка проходит ряд последовательных фаз, в результате которых каждая дочерняя клетка получает такой же набор хромосом, как и в материнской клетке (табл. 2.5).

Митоз делится на четыре основные фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 2.52). **Профаза** — наиболее длительная стадия митоза, в процессе которой происходит конденсация хро-

Промежуток времени от появления клетки в результате деления до ее разделения или гибели называется **жизненным циклом клетки**.

У эукариотических клеток жизненный цикл делится на две основные стадии: интерфазу и митоз (рис. 2.51).

**Интерфаза** — это промежуток времени в жизненном цикле, в который клетка не делится и нормально функционирует. Интерфаза делится на три периода: G<sub>1</sub>-, S- и G<sub>2</sub>-периоды.

матина, в результате чего становятся видны X-образные хромосомы, состоящие из двух хроматид (дочерних хромосом). При этом исчезает ядрышко, центриоли расходятся к полюсам клетки, и начинает формироваться ахроматиновое веретено (веретено деления) из микротрубочек. В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные пузырьки.

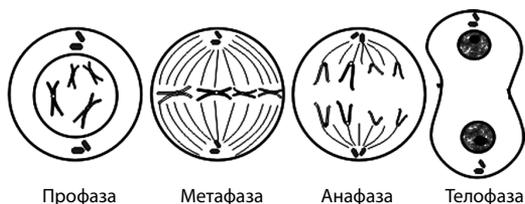


Рис. 2.52. Митоз

сомы расщепляются и хроматиды расходятся к полюсам клетки, растягиваемые микротрубочками. Распределение хроматид должно быть абсолютно равным, поскольку именно этот процесс обеспечивает поддержание постоянства числа хромосом в клетках организма.

На стадии *телофазы* дочерние хромосомы собираются на полюсах, деспирализуются, вокруг них из пузырьков формируются ядерные оболочки, а во вновь образовавшихся ядрах возникают ядрышки.

После деления ядра происходит деление цитоплазмы — *цитокинез*, в ходе которого и происходит более или менее равномерное распределение всех органоидов материнской клетки.

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

В больных, поврежденных, стареющих клетках и специализированных тканях организма может происходить несколько иной процесс деления — амитоз. *Амитозом* называют прямое деление эукариотических клеток, при котором не происходит образования генетически равноценных клеток, так как клеточные компоненты распределяются неравномерно. Он встречается у растений в эндосперме, а у животных — в печени, хрящах и роговице глаза.

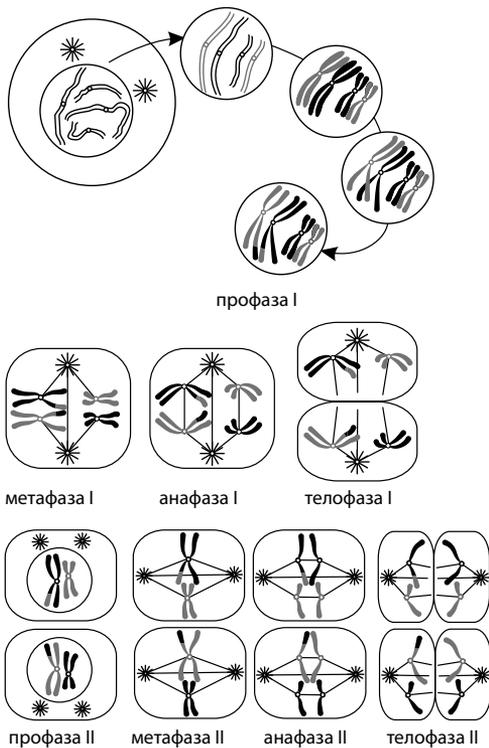


Рис. 2.53. Мейоз

В *метафазе* хромосомы выстраиваются по экватору клетки своими центромерами, к которым прикрепляются микротрубочки полностью сформированного веретена деления. На этой стадии деления хромосомы наиболее уплотнены и имеют характерную форму, что позволяет изучить кариотип.

В *анафазе* происходит быстрая репликация ДНК в центромерах, вследствие которой хромо-

## Мейоз. Фазы мейоза

**Мейоз** — это способ непрямого деления первичных половых клеток ( $2n2c$ ), в результате которого образуются гаплоидные клетки ( $1n1c$ ), чаще всего половые.

В отличие от митоза, мейоз состоит из двух последовательных делений клетки, каждому из которых предшествует интерфаза (рис. 2.53). Первое деление мейоза (мейоз I) называется *редукционным*, так как при этом количество хромосом уменьшается вдвое, а второе деление (мейоз II) — *эквационным*, так как в его процессе количество хромосом сохраняется (см. табл. 2.5).

*Интерфаза I* протекает подобно интерфазе митоза. *Мейоз I* делится на четыре фазы: профазу I, метафазу I, анафазу I и телофазу I. В *профазе I* происходят два важнейших процесса — конъюгация и кроссинговер. *Конъюгация* — это процесс слияния гомологичных (парных) хромо-

сом по всей длине. Образовавшиеся в процессе конъюгации пары хромосом сохраняются до конца метафазы I.

*Кроссинговер* — взаимный обмен гомологичными участками гомологичных хромосом (рис. 2.54). В результате кроссинговера хромосомы, полученные организмом от обоих родителей, приобретают новые комбинации генов, что обуславливает появление генетически разнообразного потомства. В конце профазы I, как и в профазе митоза, исчезает ядрышко, центриоли расходятся к полюсам клетки, а ядерная оболочка распадается.

В *метафазе I* пары хромосом выстраиваются по экватору клетки, к их центромерам прикрепляются микротрубочки веретена деления.

В *анафазе I* к полюсам расходятся целые гомологичные хромосомы, состоящие из двух хроматид.

В *телофазе I* вокруг скоплений хромосом у полюсов клетки образуются ядерные оболочки, формируются ядрышки.

*Цитокинез I* обеспечивает разделение цитоплазм дочерних клеток.

Образовавшиеся в результате мейоза I дочерние клетки ( $1n2c$ ) генетически разнородны, поскольку их хромосомы, случайным образом разошедшиеся к полюсам клетки, содержат неодинаковые гены.

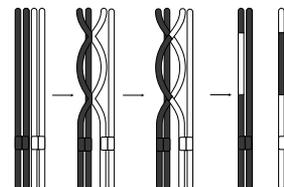


Рис. 2.54. Кроссинговер

Таблица 2.5

#### Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Признак	Митоз	Мейоз	
Какие клетки вступают в деление?	Соматические ( $2n$ )	Первичные половые клетки ( $2n$ )	
Число делений	1	2	
Сколько и каких клеток образуется в процессе деления?	2 соматические ( $2n$ )	4 половые ( $n$ )	
Интерфаза	Подготовка клетки к делению, удвоение ДНК	Подготовка клетки к делению, удвоение ДНК	Очень короткая, удвоения ДНК не происходит
Фазы		<i>Мейоз I</i>	<i>Мейоз II</i>
Профаза	Конденсация хромосом, исчезновение ядрышка, распад ядерной оболочки	Конденсация хромосом, исчезновение ядрышка, распад ядерной оболочки, могут происходить конъюгация и кроссинговер	Конденсация хромосом, исчезновение ядрышка, распад ядерной оболочки
Метафаза	Хромосомы выстраиваются по экватору, формируется веретено деления	По экватору располагаются пары хромосом, формируется веретено деления	Хромосомы выстраиваются по экватору, формируется веретено деления
Анафаза	К полюсам расходятся хроматиды	К полюсам расходятся гомологичные хромосомы из двух хроматид	К полюсам расходятся хроматиды
Телофаза	Хромосомы деспирализуются, формируются новые ядерные оболочки и ядрышки	Хромосомы деспирализуются, формируются новые ядерные оболочки и ядрышки	Хромосомы деспирализуются, формируются новые ядерные оболочки и ядрышки

*Интерфаза II* очень короткая, так как в ней не происходит удвоения ДНК, то есть отсутствует S-период.

*Мейоз II* также делится на четыре фазы: профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II. В *профазе II* протекают те же процессы, что и в профазе I, за исключением конъюгации и кроссинговера.

В *метафазе II* хромосомы располагаются вдоль экватора клетки.

В *анафазе II* хромосомы расщепляются в центромерах и к полюсам растягиваются уже хроматиды.

В *телофазе II* вокруг скоплений дочерних хромосом формируются ядерные оболочки и ядрышки.

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

## Развитие половых клеток у растений и животных

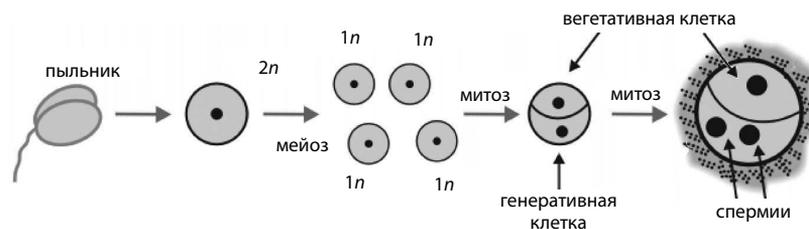
**Гаметогенез** (от греч. *гамете* — жена, *гаметес* — муж и *генезис* — происхождение, возникновение) — это процесс образования зрелых половых клеток.

Так как для полового размножения чаще всего необходимы две особи — женская и мужская, продуцирующие различные половые клетки — яйцеклетки и спермии, то и процессы образования этих гамет должны быть различны.

Характер процесса в существенной степени зависит и от того, происходит ли он в растительной или животной клетке, поскольку у растений при образовании гамет происходит только митоз, а у животных — и митоз, и мейоз.

**Развитие половых клеток у растений.** У покрытосеменных растений образование мужских и женских половых клеток происходит в различных частях цветка — тычинках и пестиках соответственно.

Перед образованием мужских половых клеток — *микрогаметогенезом* (от греч. *микрос* — маленький) — происходит *микроспорогенез*, то есть формирование микроспор в пыльниках тычинок. Этот процесс связан с мейотическим делением материнской клетки, в результате которого возникают четыре гаплоидные микроспоры. Микрогаметогенез сопряжен с митотическим делением микроспоры, дающим мужской гаметофит из двух клеток — крупной *вегетативной* (сифоногенной) и мелкой *генеративной*. После деления мужской гаметофит покрывается плотными оболочками и образует пыльцевое зерно. В некоторых случаях еще в процессе созревания пыльцы, а иногда только после переноса на рыльце пестика генеративная клетка делится митотически с образованием двух неподвижных мужских половых клеток — *спермиев*. Из вегетативной клетки после опыления формируется пыльцевая трубка, по которой спермии проникают в завязь пестика для оплодотворения (рис. 2.55).



**Рис. 2.55.** Образование мужских половых клеток у растений

Развитие женских половых клеток у растений называется *мегагаметогенезом* (от греч. *мегас* — большой). Он происходит в завязи пестика, чему предшествует *мегаспорогенез*, в результате которого из материнской клетки мегаспоры, лежащей в нуцеллусе, путем мейотического деления формируются четыре мегаспоры. Одна из мегаспор трижды делится митотически, давая женский

гаметофит — зародышевый мешок с восемью ядрами. При последующем обособлении цитоплазм дочерних клеток одна из образовавшихся клеток становится яйцеклеткой, по бокам от которой лежат так называемые синергиды, на противоположном конце зародышевого мешка формируются три антипода, а в центре в результате слияния двух гаплоидных ядер образуется диплоидная центральная клетка (рис. 2.56).

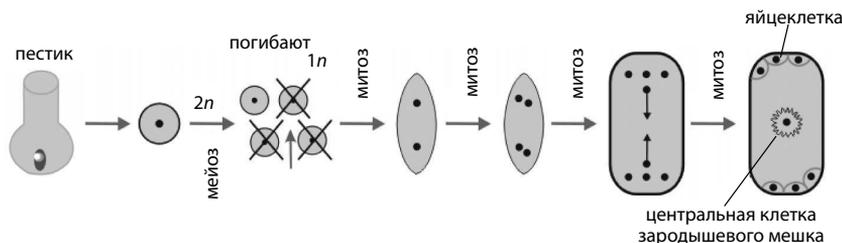


Рис. 2.56. Образование женских половых клеток у растений

**Развитие половых клеток у животных.** У животных различают два процесса образования половых клеток — сперматогенез и овогенез (рис. 2.57).

*Сперматогенез* (от греч. *сперма, сперматос* — семя и *генезис* — происхождение, возникновение) — это процесс образования зрелых мужских половых клеток — сперматозоидов. У человека он протекает в семенниках, или яичках, и делится на четыре периода: размножение, рост, созревание и формирование.

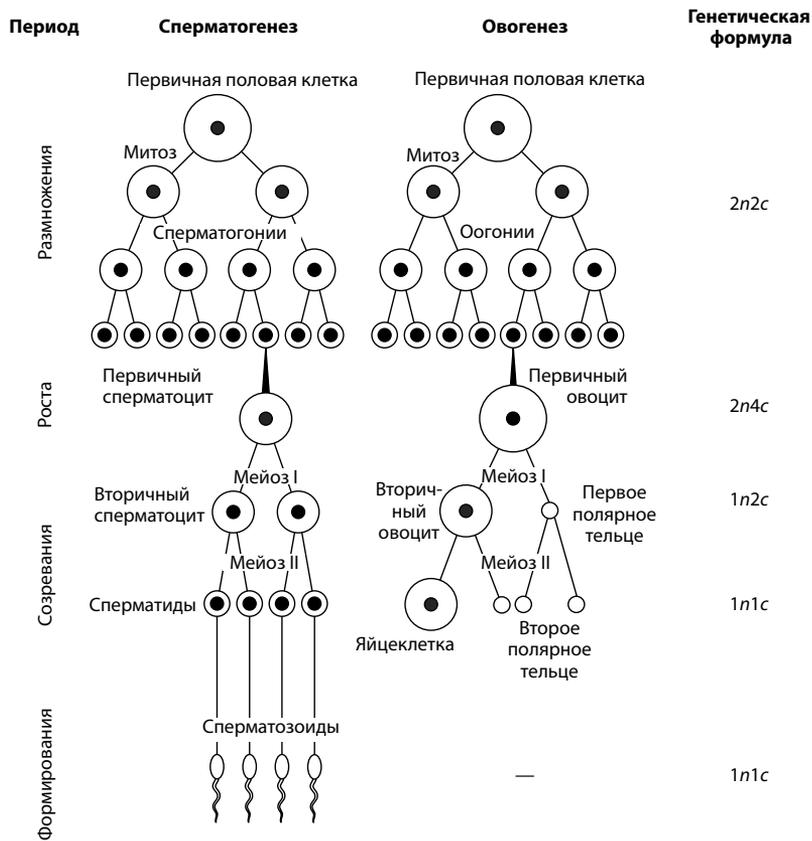


Рис. 2.57. Сравнительная характеристика сперматогенеза и овогенеза

В период размножения первичные половые клетки делятся митотически, вследствие чего образуются диплоидные *сперматогонии*. В период роста сперматогонии накапливают питательные вещества в цитоплазме, увеличиваются в размерах и превращаются в *первичные сперматоциты*, или *сперматоциты 1-го порядка*. Лишь после этого они вступают в мейоз (*период созревания*), в результате которого образуется сначала два *вторичных сперматоцита*, или *сперматоцита 2-го порядка*, а затем — четыре гаплоидных клетки с еще достаточно большим количеством цитоплазмы — *сперматиды*. В период формирования они утрачивают почти всю цитоплазму и формируют жгутик, превращаясь в сперматозоиды.

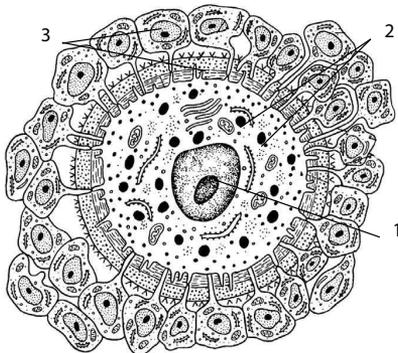
**Сперматозоиды**, или **живчики**, — очень мелкие подвижные мужские половые клетки, имеющие головку, шейку и хвостик (рис. 2.58).



**Рис. 2.58.** Сперматозоид:  
1 — митохондрии, 2 — центриоль, 3 — ядро, 4 — акросома

В головке, кроме ядра, находится *акросома* — видоизмененный комплекс Гольджи, обеспечивающий растворение оболочек яйцеклетки в процессе оплодотворения. В шейке находятся центриоли клеточного центра, а основу хвостика образуют микротрубочки, непосредственно обеспечивающие движение сперматозоида. В нем также расположены митохондрии, обеспечивающие сперматозоид энергией АТФ для движения.

**Овогенез** (от греч. *оон* — яйцо и *генезис* — происхождение, возникновение) — это процесс образования зрелых женских половых клеток — яйцеклеток. У человека он происходит в яичниках и состоит из трех периодов: размножения, роста и созревания. Периоды размножения и роста, аналогичные таковым в сперматогенезе, происходят еще во время внутриутробного развития. При этом из первичных половых клеток в результате митоза образуются диплоидные *оогонии*, которые превращаются затем в диплоидные первичные *ооциты*, или *ооциты 1-го порядка*. Мейоз и последующий цитокинез, протекающие в *период созревания*, характеризуются неравномерностью деления цитоплазмы материнской клетки, так что в итоге сначала получается один *вторичный ооцит*, или *ооцит 2-го порядка*, и *первое полярное тельце*, а затем из вторичного ооцита — яй-



**Рис. 2.59.** Яйцеклетка:  
1 — ядро;  
2 — запас питательных веществ в цитоплазме;  
3 — оболочки

цеклетка, сохраняющая весь запас питательных веществ, и второе полярное тельце, тогда как первое полярное тельце делится на два. Полярные тельца забирают избыток генетического материала.

У человека яйцеклетки вырабатываются с промежутком 28–29 суток. Цикл, связанный с созреванием и выходом яйцеклеток, называется менструальным.

**Яйцеклетка** — крупная женская половая клетка, которая несет не только гаплоидный набор хромосом, но и значительный запас питательных веществ для последующего развития зародыша (рис. 2.59).

Яйцеклетка у млекопитающих покрыта четырьмя оболочками, снижающими вероятность ее повреждения различными факторами. Диаметр яйцеклетки у человека достигает 150–200 мкм, тогда как у страуса он может составлять несколько сантиметров.

## Деление клетки — основа роста, развития и размножения организмов. Роль митоза и мейоза

Если у одноклеточных организмов деление клетки приводит к увеличению количества особей, то есть размножению, то у многоклеточных этот процесс может иметь различное значение. Так, деление клеток зародыша, начиная с зиготы, является биологической основой взаимосвязанных процессов роста и развития. Подобные же изменения наблюдаются у человека в подростковом возрасте, когда число клеток не только увеличивается, но и происходит качественное изменение организма. В основе размножения многоклеточных организмов также лежит деление клетки, например при бесполом размножении благодаря этому процессу из части организма происходит восстановление целостного, а при половом — в процессе гаметогенеза образуются половые клетки, дающие впоследствии новый организм. Следует отметить, что основные способы деления эукариотической клетки — митоз и мейоз — имеют различное значение в жизненных циклах организмов.

В результате митоза происходит равномерное распределение наследственного материала между дочерними клетками — точными копиями материнской. Без митоза было бы невозможным существование и рост многоклеточных организмов, развивающихся из единственной клетки — зиготы, поскольку все клетки таких организмов должны содержать одинаковую генетическую информацию.

В процессе деления дочерние клетки становятся все более разнообразными по строению и выполняемым функциям, что связано с активацией у них все новых групп генов вследствие межклеточного взаимодействия. Таким образом, митоз необходим для развития организма.

Этот способ деления клеток необходим для процессов бесполого размножения и регенерации (восстановления) поврежденных тканей, а также органов.

Мейоз, в свою очередь, обеспечивает постоянство кариотипа при половом размножении, так как уменьшает вдвое набор хромосом перед половым размножением, который затем восстанавливается в результате оплодотворения. Кроме того, мейоз приводит к появлению новых комбинаций родительских генов благодаря кроссинговеру и случайному сочетанию хромосом в дочерних клетках. Благодаря этому потомство получается генетически разнообразным, что дает материал для естественного отбора и является материальной основой эволюции. Изменение числа, формы и размеров хромосом, с одной стороны, может привести к появлению различных отклонений в развитии организма и даже его гибели, а с другой — может привести к появлению особей, более приспособленных к среде обитания.

Таким образом, клетка является единицей роста, развития и размножения организмов.