

Лекции по общей биологии

Оглавление:

- Лекция № 1. Введение. Химические элементы клетки. Вода и другие неорганические соединения
- Лекция № 2. Строение и функции углеводов и липидов
- Лекция № 3. Строение и функции белков. Ферменты
- Лекция № 4. Строение и функции нуклеиновых кислот АТФ
- Лекция № 5. Клеточная теория. Типы клеточной организации
- Лекция № 6. Эукариотическая клетка: цитоплазма, клеточная оболочка, строение и функции клеточных мембран
- Лекция № 7. Эукариотическая клетка: строение и функции органоидов
- Лекция № 8. Ядро. Хромосомы
- Лекция № 9. Строение прокариотической клетки. Вирусы
- Лекция № 10. Понятие об обмене веществ. Биосинтез белков
- Лекция № 11. Энергетический обмен
- Лекция № 12. Фотосинтез. Хемосинтез
- Лекция № 13. Способы деления эукариотических клеток: митоз, мейоз, амитоз
- Лекция № 14. Размножение организмов
- Лекция № 15. Половое размножение у покрытосеменных растений
- Лекция № 16. Онтогенез многоклеточных животных, размножающихся половым способом
- Лекция № 17. Основные понятия генетики. Законы Менделя
- Лекция № 18. Сцепленное наследование
- Лекция № 19. Генетика пола
- Лекция № 20. Взаимодействие генов
- Лекция № 21. Изменчивость
- Лекция № 22. Методы генетики человека
- Лекция № 23. Селекция растений
- Лекция № 24. Селекция животных
- Лекция № 25. Селекция микроорганизмов. Биотехнология

Лекция № 1.

Введение. Химические элементы клетки. Вода и другие неорганические соединения

Введение

Биология — наука о жизни. Важнейшая задача биологии — изучение многообразия, строения, жизнедеятельности, индивидуального развития и эволюции живых организмов, их взаимоотношений со средой обитания.

Живые организмы имеют ряд особенностей, отличающих их от неживой природы. По отдельности каждое из отличий достаточно условно, поэтому их следует рассматривать в комплексе.

Признаки, отличающие живую материю от неживой:

1. способность к размножению и передаче наследственной информации следующему поколению;
2. обмен веществ и энергии;
3. возбудимость;
4. адаптированность к конкретным условиям обитания;
5. строительный материал — биополимеры (важнейшие из них — белки и нуклеиновые кислоты);
6. специализация от молекул до органов и высокая степень их организации;
7. рост;
8. старение;
9. смерть.

Уровни организации живой материи:

1. молекулярный,
2. клеточный,
3. тканевой,
4. органный,
5. организменный,
6. популяционно-видовой,
7. биогеоценотический,
8. биосферный.

Многообразие жизни

Живые организмы, имеющие клеточное строение, подразделяются на две группы: 1) **прокариоты** (отсутствует структурно оформленное ядро), 2) **эукариоты** (имеется структурно оформленное ядро). К прокариотам относятся бактерии, к эукариотам — растения, животные, грибы. Кроме выше перечисленных, существует группа организмов, не имеющих клеточного строения, — вирусы, которые могут размножаться, только паразитируя или в прокариотических, или в эукариотических клетках.

Первыми на нашей планете появились безъядерные клетки. Большинство ученых принимает, что ядерные организмы появились в результате симбиоза древних археобактерий с синезелеными водорослями и бактериями-окислителями (теория симбиогенеза).

Цитология

Цитология — наука о **клетке**. Изучает строение и функции клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Клетка является элементарной единицей строения, функционирования, роста и развития всех живых существ. Поэтому процессы и закономерности, характерные для цитологии, лежат в основе процессов, изучаемых многими другими науками (анатомия, генетика, эмбриология, биохимия и др.).

Химические элементы клетки

Химический элемент — определенный вид атомов с одинаковым положительным зарядом ядра. В клетках обнаружено около 80 химических элементов. Их можно разделить на четыре группы: 1 группа — углерод, водород, кислород, азот (98% от содержимого клетки), 2 группа — калий, натрий, кальций, магний, сера, фосфор, хлор, железо (1,9%), 3 группа — цинк, медь, фтор, йод, кобальт, молибден и др. (меньше 0,01%), 4 группа — золото, уран, радий и др. (меньше 0,00001%).

Элементы первой и второй групп в большинстве пособий называют **макроэлементами**, элементы третьей группы — **микроэлементами**, элементы четвертой группы — **ультрамикроэлементами**. Для макро- и микроэлементов выяснены процессы и функции, в которых они участвуют. Для большинства ультрамикроэлементов биологическая роль не выявлена.

Химический элемент	Вещества, в которых химический элемент содержится	Процессы, в которых химический элемент участвует
Углерод, водород, кислород, азот	Белки, нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы и др. органические вещества	Синтез органических веществ и весь комплекс функций, осуществляемых этими органическими веществами
Калий, натрий	Na^+ и K^+	Обеспечение функции мембран, в частности, поддержание электрического потенциала клеточной мембраны, работы Na^+/K^+ -насоса, проведение нервных импульсов, анионный, катионный и осмотический балансы
Кальций	Ca^{+2}	Участие в процессе свертывания крови
	Фосфат кальция, карбонат кальция	Костная ткань, зубная эмаль, раковины моллюсков
	Пектат кальция	Формирование срединной пластинки и клеточной стенки у растений
Магний	Хлорофилл	Фотосинтез

Сера	Белки	Формирование пространственной структуры белка за счет образования дисульфидных мостиков
Фосфор	Нуклеиновые кислоты, АТФ	Синтез нуклеиновых кислот
Хлор	Cl ⁻	Поддержание электрического потенциала клеточной мембраны, работы Na ⁺ /K ⁺ -насоса, проведение нервных импульсов, анионный, катионный и осмотический балансы
	HCl	Активизация пищеварительных ферментов желудочного сока
Железо	Гемоглобин	Транспорт кислорода
	Цитохромы	Перенос электронов при фотосинтезе и дыхании
Марганец	Декарбоксилазы, дегидрогеназы	Окисление жирных кислот, участие в процессах дыхания и фотосинтеза
Медь	Гемоцианин	Транспорт кислорода у некоторых беспозвоночных
	Тирозиназа	Образование меланина
Кобальт	Витамин B ₁₂	Формирование эритроцитов
Цинк	Алькогольдегидрогеназа	Анаэробное дыхание у растений
	Карбоангидраза	Транспорт CO ₂ у позвоночных
Фтор	Фторид кальция	Костная ткань, зубная эмаль
Йод	Тироксин	Регуляция основного обмена

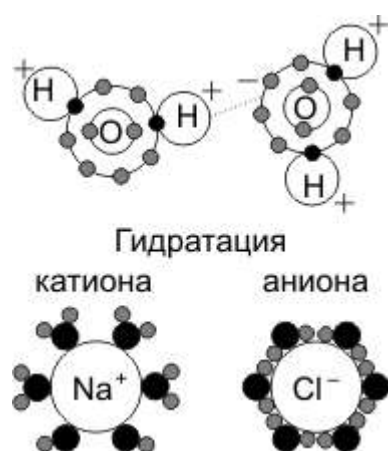
Молибден	Нитрогеназа	Фиксация азота
----------	-------------	----------------

Атомы химических элементов в живых организмах образуют **неорганические** (вода, соли) и **органические соединения** (белки, нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы). На атомном уровне различий между живой и неживой материей нет, различия появятся на следующих, более высоких, уровнях организации живой материи.

Вода

Вода — самое распространенное неорганическое соединение. Содержание воды составляет от 10% (зубная эмаль) до 90% массы клетки (развивающийся эмбрион). Без воды жизнь невозможна, биологическое значение воды определяется ее химическими и физическими свойствами.

Молекула воды имеет угловую форму: атомы водорода по отношению к кислороду образуют угол, равный $104,5^\circ$. Та часть молекулы, где находится водород, заряжена положительно, часть, где находится кислород, — отрицательно, в связи с этим молекула воды является диполем. Между диполями воды образуются водородные связи. **Физические свойства воды:** прозрачна, максимальная плотность — при 4°C , высокая теплоемкость, практически не сжимается; чистая вода плохо проводит тепло и электричество, замерзает при 0°C , кипит при 100°C и т.д. **Химические свойства воды:** хороший растворитель, образует гидраты, вступает в реакции гидролитического разложения, взаимодействует со многими оксидами и т.д. По отношению к способности растворяться в воде различают: **гидрофильные вещества** — хорошо растворимые, **гидрофобные вещества** — практически нерастворимые в воде.



Биологическое значение воды:

1. является основой внутренней и внутриклеточной среды,
2. обеспечивает поддержание пространственной структуры,
3. обеспечивает транспорт веществ,
4. гидратирует полярные молекулы,
5. служит растворителем и средой для диффузии,
6. участвует в реакциях фотосинтеза и гидролиза,
7. способствует охлаждению организма,
8. является средой обитания для многих организмов,
9. способствует миграциям и распространению семян, плодов, личиночных стадий,
10. является средой, в которой происходит оплодотворение,
11. у растений обеспечивает транспирацию и прорастание семян,
12. способствует равномерному распределению тепла в организме и мн. др.

Другие неорганические соединения клетки

Другие неорганические соединения представлены в основном солями, которые могут содержаться или в растворенном виде (диссоциированными на катионы и анионы), или в твердом. Важное значение для жизнедеятельности клетки имеют катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} (см. таблицу выше) и анионы HPO_4^{2-} , Cl^- , HCO_3^- , обеспечивающие буферные свойства клетки. **Буферность** — способность поддерживать pH на определенном уровне (pH — десятичный логарифм величины, обратной концентрации водородных ионов). Величина pH, равная 7,0, соответствует нейтральному, ниже 7,0 — кислому, выше 7,0 — щелочному раствору. Для клеток и тканей характерна слабощелочная среда. За поддержание этой слабощелочной реакции отвечают фосфатная (1) и бикарбонатная (2) буферные системы:

Низкий pH	\rightleftharpoons	Высокий pH	(1)
$HPO_4^{2-} + H^+$		$H_2PO_4^-$	
Гидрофосфат		Дигидрофосфат	
Низкий pH	\rightleftharpoons	Высокий pH	(2)
$HCO_3^- + H^+$		H_2CO_3	
Гидрокарбонат		Угловая кислота	

В твердом нерастворенном состоянии находятся в костной ткани, в раковинах моллюсков карбонаты и фосфаты кальция и магния, в зубной эмали — фторид кальция и т.д.

Лекция № 2.

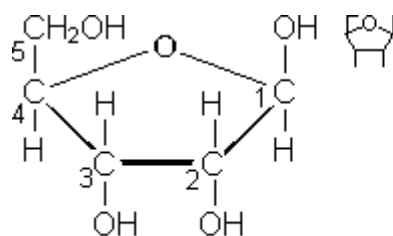
Строение и функции углеводов и липидов

Строение, примеры и функции углеводов

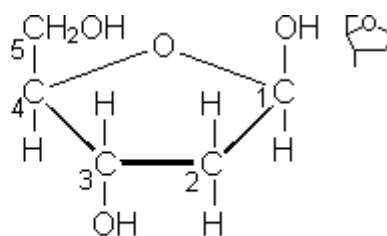
Углеводы — органические соединения, состав которых в большинстве случаев выражается общей формулой $C_n(H_2O)_m$ (n и $m \geq 4$). Углеводы подразделяются на моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

Моносахариды — простые углеводы, в зависимости от числа атомов углерода подразделяются на триозы (3), тетрозы (4), пентозы (5), гексозы (6) и гептозы (7 атомов). Наиболее распространены пентозы и гексозы. **Свойства моносахаридов** — легко растворяются в воде, кристаллизуются, имеют сладкий вкус, могут быть представлены в форме α - или β -изомеров.

Рибоза и дезоксирибоза относятся к группе пентоз, входят в состав нуклеотидов РНК и ДНК, рибонуклеозидтрифосфатов и дезоксирибонуклеозидтрифосфатов и др. Дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$) отличается от рибозы ($C_5H_{10}O_5$) тем, что при втором атоме углерода имеет атом водорода, а не гидроксильную группу, как у рибозы.

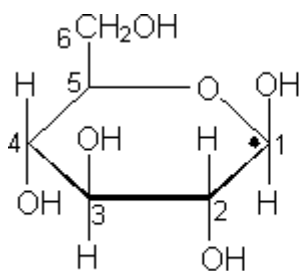


Рибоза

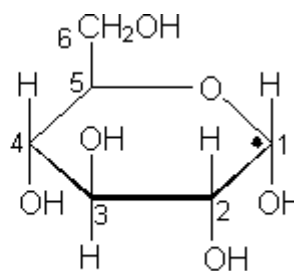


Дезоксирибоза

Глюкоза, или виноградный сахар ($C_6H_{12}O_6$), относится к группе гексоз, может существовать в виде α -глюкозы или β -глюкозы. Отличие между этими пространственными изомерами заключается в том, что при первом атоме углерода у α -глюкозы гидроксильная группа расположена под плоскостью кольца, а у β -глюкозы — над плоскостью.



β -глюкоза



α -глюкоза

Глюкоза — это:

1. один из самых распространенных моносахаридов,
2. важнейший источник энергии для всех видов работ, происходящих в клетке (эта энергия выделяется при окислении глюкозы в процессе дыхания),
3. мономер многих олигосахаридов и полисахаридов,
4. необходимый компонент крови.

Яндекс.Директ Все объявления

Механизм

Управления

Хлопушкой МУВ

Верхние МУВ-80,
МУВ-250, МУВ-400.

Боковые МУ- 1, МУ-
2. Заводские

Скидки !!

[Адрес и телефон](#)

vlz.neftebaza34.su

[Механизм управления](#)
хлопушкой МУВ

Механизмы верхние
МУВ-80, МУВ-250, МУВ-
400, Боковые МУ-1, МУ-
2. От ЗАВОДА !!!

[Адрес и телефон](#)

nefte-oborudovanie.ru

Судья Лебедь

стоит 300 тысяч

руб. Уважаемые

граждане

России !!! Судья

Лебедь В.Н.

продает закон

за деньги ?!

judge-thief.com

[Фруктоза.](#)

[Фруктоза.](#)

[Реактивы.](#)

[Челябинск.](#)

[Адрес и телефон](#)

kalibr74.ru

Фруктоза, или фруктовый сахар, относится к группе гексоз, слаще глюкозы, в свободном виде содержится в меде (более 50%) и фруктах. Является мономером многих олигосахаридов и полисахаридов.

Олигосахариды — углеводы, образующиеся в результате реакции конденсации между несколькими (от двух до десяти) молекулами моносахаридов. В зависимости от числа остатков моносахаридов различают дисахариды, трисахариды и т. д. Наиболее распространены дисахариды. **Свойства олигосахаридов** — растворяются в воде,

кристаллизуются, сладкий вкус уменьшается по мере увеличения числа остатков моносахаридов. Связь, образуемая между двумя моносахаридами, называется **гликозидной**.

Сахароза, или тростниковый, или свекловичный сахар, — дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы. Содержится в тканях растений. Является продуктом питания (бытовое название — **сахар**). В промышленности сахарозу вырабатывают из сахарного тростника (стебли содержат 10–18%) или сахарной свеклы (корнеплоды содержат до 20% сахарозы).

Мальтоза, или солодовый сахар, — дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы. Присутствует в прорастающих семенах злаков.

Лактоза, или молочный сахар, — дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и галактозы. Присутствует в молоке всех млекопитающих (2–8,5%).

Полисахариды — это углеводы, образующиеся в результате реакции поликонденсации множества (несколько десятков и более) молекул моносахаридов. **Свойства полисахаридов** — не растворяются или плохо растворяются в воде, не образуют ясно оформленных кристаллов, не имеют сладкого вкуса.

Крахмал ($C_6H_{10}O_5$)_n — полимер, мономером которого является α-глюкоза. Полимерные цепочки крахмала содержат разветвленные (амилопектин, 1,6-гликозидные связи) и неразветвленные (амилоза, 1,4-гликозидные связи) участки. Крахмал — основной резервный углевод растений, является одним из продуктов фотосинтеза, накапливается в семенах, клубнях, корневищах, луковицах. Содержание крахмала в зерновках риса — до 86%, пшеницы — до 75%, кукурузы — до 72%, в клубнях картофеля — до 25%. **Крахмал — основной углевод** пищи человека (пищеварительный фермент — амилаза).

Гликоген ($C_6H_{10}O_5$)_n — полимер, мономером которого также является α-глюкоза. Полимерные цепочки гликогена напоминают амилопектиновые участки крахмала, но в отличие от них ветвятся еще сильнее. Гликоген — основной резервный углевод животных, в частности, человека. Накапливается в печени (содержание — до 20%) и мышцах (до 4%), является источником глюкозы.

Целлюлоза ($C_6H_{10}O_5$)_n — полимер, мономером которого является β-глюкоза. Полимерные цепочки целлюлозы не ветвятся (β-1,4-гликозидные связи). Основной структурный полисахарид клеточных стенок растений. Содержание целлюлозы в древесине — до 50%, в волокнах семян хлопчатника — до 98%. Целлюлоза не расщепляется пищеварительными соками человека, т.к. у него отсутствует фермент целлюлаза, разрывающий связи между β-глюкозами.

Инулин — полимер, мономером которого является фруктоза. Резервный углевод растений семейства Сложноцветные.

Гликолипиды — комплексные вещества, образующиеся в результате соединения углеводов и липидов.

Гликопротеины — комплексные вещества, образующиеся в результате соединения углеводов и белков.

Функции углеводов

Функция	Примеры и пояснения
---------	---------------------

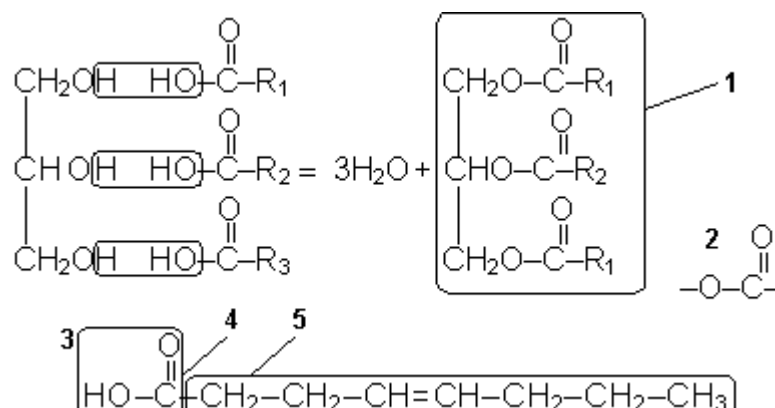
Энергетическая	Основной источник энергии для всех видов работ, происходящих в клетках. При расщеплении 1 г углеводов выделяется 17,6 кДж.
Структурная	Из целлюлозы состоит клеточная стенка растений, из муреина — клеточная стенка бактерий, из хитина — клеточная стенка грибов и покровы членистоногих.
Запасающая	Резервным углеводом у животных и грибов является гликоген, у растений — крахмал, инулин.
Защитная	Слизи предохраняют кишечник, бронхи от механических повреждений. Гепарин предотвращает свертывание крови у животных и человека.

Строение и функции липидов

Липиды не имеют единой химической характеристики. В большинстве пособий, давая **определение липидам**, говорят, что это сборная группа нерастворимых в воде органических соединений, которые можно извлечь из клетки органическими растворителями — эфиром, хлороформом и бензолом. Липиды можно условно разделить на простые и сложные.

Простые липиды в большинстве представлены сложными эфирами высших жирных кислот и трехатомного спирта глицерина — триглицеридами. **Жирные кислоты** имеют: 1) одинаковую для всех кислот группировку — карбоксильную группу (–COOH) и 2) радикал, которым они отличаются друг от друга. Радикал представляет собой цепочку из различного количества (от 14 до 22) группировок –CH₂–. Иногда радикал жирной кислоты содержит одну или несколько двойных связей (–CH=CH–), такую **жирную кислоту называют ненасыщенной**. Если жирная кислота не имеет двойных связей, ее называют **насыщенной**. При образовании триглицерида каждая из трех гидроксильных групп глицерина вступает в реакцию конденсации с жирной кислотой с образованием трех сложноэфирных связей.

Если в триглицеридах преобладают **насыщенные жирные кислоты**, то при 20°C они — твердые; их называют **жирами**, они характерны для животных клеток. Если в триглицеридах преобладают **ненасыщенные жирные кислоты**, то при 20 °C они — жидкие; их называют **маслами**, они характерны для растительных клеток.



1 — триглицерид; 2 — сложноэфирная связь; 3 — ненасыщенная жирная кислота;
4 — гидрофильная головка; 5 — гидрофобный хвост.

Плотность триглицеридов ниже, чем у воды, поэтому в воде они всплывают, находятся на ее поверхности.

К простым липидам также относят **воски** — сложные эфиры высших жирных кислот и высокомолекулярных спиртов (обычно с четным числом атомов углерода).

Сложные липиды. К ним относят фосфолипиды, гликолипиды, липопротеины и др.

Фосфолипиды — триглицериды, у которых один остаток жирной кислоты замещен на остаток фосфорной кислоты. Принимают участие в формировании клеточных мембран.

Гликолипиды — см. выше.

Липопротеины — комплексные вещества, образующиеся в результате соединения липидов и белков.

Липоиды — жироподобные вещества. К ним относятся каротиноиды (фотосинтетические пигменты), стероидные гормоны (половые гормоны, минералокортикоиды, глюкокортикоиды), гиббереллины (ростовые вещества растений), жирорастворимые витамины (A, D, E, K), холестерин, камфора и т.д.

Функции липидов

Функция	Примеры и пояснения
Энергетическая	Основная функция триглицеридов. При расщеплении 1 г липидов выделяется 38,9 кДж.
Структурная	Фосфолипиды, гликолипиды и липопротеины принимают участие в образовании клеточных мембран.
Запасающая	Жиры и масла являются резервным пищевым веществом у животных и растений. Важно для животных, впадающих в холодное время года в спячку или совершающих длительные переходы через местность, где нет источников питания. Масла семян растений необходимы для обеспечения энергией проростка.
Защитная	Прослойки жира и жировые капсулы обеспечивают амортизацию внутренних органов. Слои воска используются в качестве водоотталкивающего покрытия у растений и животных.

Теплоизоляционная	Подкожная жировая клетчатка препятствует оттоку тепла в окружающее пространство. Важно для водных млекопитающих или млекопитающих, обитающих в холодном климате.
Регуляторная	<p>Гиббереллины регулируют рост растений.</p> <p>Половой гормон тестостерон отвечает за развитие мужских вторичных половых признаков.</p> <p>Половой гормон эстроген отвечает за развитие женских вторичных половых признаков, регулирует менструальный цикл.</p> <p>Минералокортикоиды (альдостерон и др.) контролируют водно-солевой обмен.</p> <p>Глюкокортикоиды (кортизол и др.) принимают участие в регуляции углеводного и белкового обменов.</p>
Источник метаболической воды	При окислении 1 кг жира выделяется 1,1 кг воды. Важно для обитателей пустынь.
Каталитическая	Жирорастворимые витамины А, D, Е, К являются кофакторами ферментов, т.е. сами по себе эти витамины не обладают каталитической активностью, но без них ферменты не могут выполнять свои функции.

Лекция № 3. Строение и функции белков. Ферменты

Строение белков

Белки — высокомолекулярные органические соединения, состоящие из остатков α-аминокислот.

В **состав белков** входят углерод, водород, азот, кислород, сера. Часть белков образует комплексы с другими молекулами, содержащими фосфор, железо, цинк и медь.

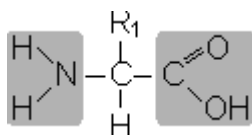
Белки обладают большой молекулярной массой: яичный альбумин — 36 000, гемоглобин — 152 000, миозин — 500 000. Для сравнения: молекулярная масса спирта — 46, уксусной кислоты — 60, бензола — 78.

Аминокислотный состав белков

Белки — неперiodические полимеры, мономерами которых являются **α-аминокислоты**. Обычно в качестве мономеров белков называют 20 видов α-аминокислот, хотя в клетках и тканях их обнаружено свыше 170.

В зависимости от того, могут ли аминокислоты синтезироваться в организме человека и других животных, различают: **заменимые аминокислоты** — могут синтезироваться; **незаменимые аминокислоты** — не могут синтезироваться. Незаменимые аминокислоты должны поступать в организм вместе с пищей. Растения синтезируют все виды аминокислот.

В зависимости от аминокислотного состава, **белки бывают: полноценными** — содержат весь набор аминокислот; **неполноценными** — какие-то аминокислоты в их составе отсутствуют. Если белки состоят только из аминокислот, их называют **простыми**. Если белки содержат помимо аминокислот еще и неаминокислотный компонент (простетическую группу), их называют **сложными**. Простетическая группа может быть представлена металлами (металлопротеины), углеводами (гликопротеины), липидами (липопротеины), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеины).



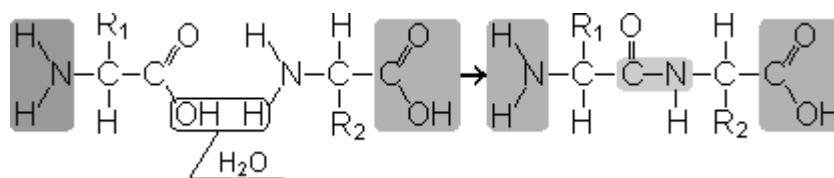
Все **аминокислоты содержат**: 1) карбоксильную группу ($-\text{COOH}$), 2) аминогруппу ($-\text{NH}_2$), 3) радикал или R-группу (остальная часть молекулы). Строение радикала у разных видов аминокислот — различное. В зависимости от количества аминогрупп и карбоксильных групп, входящих в состав аминокислот, различают: **нейтральные аминокислоты**, имеющие одну карбоксильную группу и одну аминогруппу; **основные аминокислоты**, имеющие более одной аминогруппы; **кислые аминокислоты**, имеющие более одной карбоксильной группы.

Аминокислоты являются **амфотерными соединениями**, так как в растворе они могут выступать как в роли кислот, так и оснований. В водных растворах аминокислоты существуют в разных ионных формах.

Пептидная связь

Пептиды — органические вещества, состоящие из остатков аминокислот, соединенных пептидной связью.

Образование пептидов происходит в результате реакции конденсации аминокислот. При взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой между ними возникает ковалентная азот-углеродная связь, которую и называют **пептидной**. В зависимости от количества аминокислотных остатков, входящих в состав пептида, различают **дипептиды, трипептиды, тетрапептиды** и т.д. Образование пептидной связи может повторяться многократно. Это приводит к образованию **полипептидов**. На одном конце пептида находится свободная аминогруппа (его называют N-концом), а на другом — свободная карбоксильная группа (его называют C-концом).

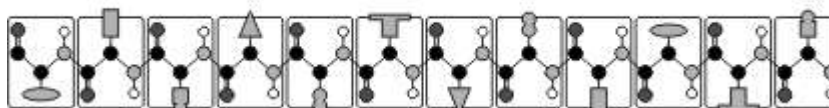


Пространственная организация белковых молекул

Выполнение белками определенных специфических функций зависит от пространственной конфигурации их молекул, кроме того, клетке энергетически невыгодно держать белки в развернутой форме, в виде цепочки, поэтому полипептидные цепи подвергаются укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Выделяют 4 уровня **пространственной организации белков**.

Первичная структура белка — последовательность расположения аминокислотных остатков в полипептидной цепи, составляющей молекулу белка. Связь между аминокислотами — пептидная.

Первичная структура белка



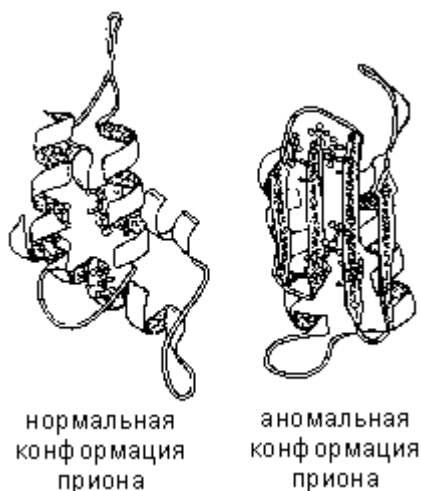
Если молекула белка состоит всего из 10 аминокислотных остатков, то число теоретически возможных вариантов белковых молекул, отличающихся порядком чередования аминокислот, — 10^{20} . Имея 20 аминокислот, можно составить из них еще большее количество разнообразных комбинаций. В организме человека обнаружено порядка десяти тысяч различных белков, которые отличаются как друг от друга, так и от белков других организмов.

Именно первичная структура белковой молекулы определяет свойства молекул белка и ее пространственную конфигурацию. Замена всего лишь одной аминокислоты на другую в полипептидной цепочке приводит к изменению свойств и функций белка. Например, замена в β -субъединице гемоглобина шестой глутаминовой аминокислоты на валин приводит к тому, что молекула гемоглобина в целом не может выполнять свою основную функцию — транспорт кислорода; в таких случаях у человека развивается заболевание — серповидноклеточная анемия.

Вторичная структура — упорядоченное свертывание полипептидной цепи в спираль (имеет вид растянутой пружины). Витки спирали укрепляются водородными связями, возникающими между карбоксильными группами и аминогруппами. Практически все CO- и NH-группы принимают участие в образовании водородных связей. Они слабее пептидных, но, повторяясь многократно, придают данной конфигурации устойчивость и жесткость. На уровне вторичной структуры существуют белки: фиброин (шелк, паутина), кератин (волосы, ногти), коллаген (сухожилия).



Третичная структура — укладка полипептидных цепей в глобулы, возникающая в результате возникновения химических связей (водородных, ионных, дисульфидных) и установления гидрофобных взаимодействий между радикалами аминокислотных остатков. Основную роль в образовании третичной структуры играют гидрофильно-гидрофобные взаимодействия. В водных растворах гидрофобные радикалы стремятся спрятаться от воды, группируясь внутри глобулы, в то время как гидрофильные радикалы в результате гидратации (взаимодействия с диполями воды) стремятся оказаться на поверхности молекулы. У некоторых белков третичная структура стабилизируется дисульфидными ковалентными связями, возникающими между атомами серы двух остатков цистеина. На уровне третичной структуры существуют ферменты, антитела, некоторые гормоны.



Четвертичная структура характерна для сложных белков, молекулы которых образованы двумя и более глобулами. Субъединицы удерживаются в молекуле благодаря ионным, гидрофобным и электростатическим взаимодействиям. Иногда при образовании четвертичной структуры между субъединицами возникают дисульфидные связи. Наиболее изученным белком, имеющим четвертичную структуру, является **гемоглобин**. Он образован двумя α -субъединицами (141 аминокислотный остаток) и двумя β -субъединицами (146 аминокислотных остатков). С каждой субъединицей связана молекула гема, содержащая железо.

Если по каким-либо причинам пространственная конформация белков отклоняется от нормальной, белок не может выполнять свои функции. Например, причиной «коровьего бешенства» (губкообразной энцефалопатии) является аномальная конформация прионов — поверхностных белков нервных клеток.

Свойства белков

Аминокислотный состав, структура белковой молекулы определяют его **свойства**. Белки сочетают в себе основные и кислотные свойства, определяемые радикалами аминокислот: чем больше кислых аминокислот в белке, тем ярче выражены его кислотные свойства. Способность отдавать и присоединять H^+ определяют **буферные свойства белков**; один из самых мощных буферов — гемоглобин в эритроцитах, поддерживающий рН крови на постоянном уровне. Есть белки растворимые (фибриноген), есть нерастворимые, выполняющие механические функции (фиброин, кератин, коллаген). Есть белки активные в химическом отношении (ферменты), есть химически неактивные, устойчивые к воздействию различных условий внешней среды и крайне неустойчивые.

Внешние факторы (нагревание, ультрафиолетовое излучение, тяжелые металлы и их соли, изменения рН, радиация, обезвоживание)

могут вызывать нарушение структурной организации молекулы белка. Процесс утраты трехмерной конформации, присущей данной молекуле белка, называют **денатурацией**. Причиной денатурации является разрыв связей, стабилизирующих определенную структуру белка. Первоначально рвутся наиболее слабые связи, а при ужесточении условий и более сильные. Поэтому сначала утрачивается четвертичная, затем третичная и вторичная структуры. Изменение пространственной конфигурации приводит к изменению свойств белка и, как следствие, делает невозможным выполнение белком свойственных ему биологических функций. Если денатурация не сопровождается разрушением первичной структуры, то она может быть **обратимой**, в этом случае происходит самовосстановление свойственной белку конформации. Такой денатурации подвергаются, например, рецепторные белки мембраны. Процесс восстановления структуры белка после денатурации называется **ренатурацией**. Если восстановление пространственной конфигурации белка невозможно, то денатурация называется **необратимой**.

Функции белков

Функция	Примеры и пояснения
Строительная	Белки участвуют в образовании клеточных и внеклеточных структур: входят в состав клеточных мембран (липопротеины, гликопротеины), волос (кератин), сухожилий (коллаген) и т.д.
Транспортная	Белок крови гемоглобин присоединяет кислород и транспортирует его от легких ко всем тканям и органам, а от них в легкие переносит углекислый газ; в состав клеточных мембран входят особые белки, которые обеспечивают активный и строго избирательный перенос некоторых веществ и ионов из клетки во внешнюю среду и обратно.
Регуляторная	Гормоны белковой природы принимают участие в регуляции процессов обмена веществ. Например, гормон инсулин регулирует уровень глюкозы в крови, способствует синтезу гликогена, увеличивает образование жиров из углеводов.

Защитная	В ответ на проникновение в организм чужеродных белков или микроорганизмов (антигенов) образуются особые белки — антитела, способные связывать и обезвреживать их. Фибрин, образующийся из фибриногена, способствует остановке кровотечений.
Двигательная	Сократительные белки актин и миозин обеспечивают сокращение мышц у многоклеточных животных.
Сигнальная	В поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способных изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды, таким образом осуществляя прием сигналов из внешней среды и передачу команд в клетку.
Запасающая	В организме животных белки, как правило, не запасаются, исключение: альбумин яиц, казеин молока. Но благодаря белкам в организме могут откладываться про запас некоторые вещества, например, при распаде гемоглобина железо не выводится из организма, а сохраняется, образуя комплекс с белком ферритином.
Энергетическая	При распаде 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж. Сначала белки распадаются до аминокислот, а затем до конечных продуктов — воды, углекислого газа и аммиака. Однако в качестве источника энергии белки используются только тогда, когда другие источники (углеводы и жиры) израсходованы.
Каталитическая	Одна из важнейших функций белков. Обеспечивается белками — ферментами, которые ускоряют биохимические реакции, происходящие в клетках. Например, рибулезобифосфаткарбоксилаза катализирует фиксацию CO ₂ при фотосинтезе.

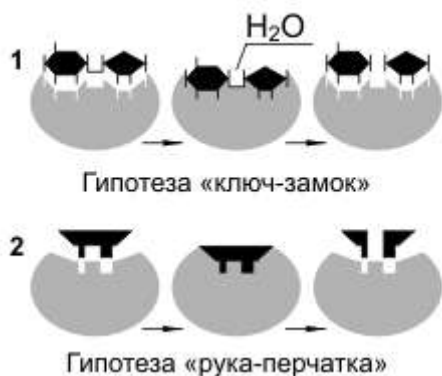
Ферменты

Ферменты, или **энзимы**, — особый класс белков, являющихся биологическими катализаторами. Благодаря ферментам биохимические реакции протекают с огромной скоростью. Скорость ферментативных реакций в десятки тысяч раз (а иногда и в миллионы) выше скорости реакций, идущих с участием неорганических катализаторов. Вещество, на которое оказывает свое действие фермент, называют **субстратом**.

Ферменты — глобулярные белки, по **особенностям строения** ферменты можно разделить на две группы: простые и сложные. **Простые ферменты** являются простыми белками, т.е. состоят только из аминокислот. **Сложные ферменты** являются

сложными белками, т.е. в их состав помимо белковой части входит группа небелковой природы — **кофактор**. У некоторых ферментов в качестве кофакторов выступают витамины. В молекуле фермента выделяют особую часть, называемую активным центром. **Активный центр** — небольшой участок фермента (от трех до двенадцати аминокислотных остатков), где и происходит связывание субстрата или субстратов с образованием фермент-субстратного комплекса. По завершении реакции фермент-субстратный комплекс распадается на фермент и продукт (продукты) реакции. Некоторые ферменты имеют (кроме активного) **аллостерические центры** — участки, к которым присоединяются регуляторы скорости работы фермента (**аллостерические ферменты**).

Соответствие фермента и субстрата:



Для реакций ферментативного катализа характерны: 1) высокая эффективность, 2) строгая избирательность и направленность действия, 3) субстратная специфичность, 4) тонкая и точная регуляция. Субстратную и реакцию специфичность реакций ферментативного катализа объясняют гипотезы Э. Фишера (1890 г.) и Д. Кошланда (1959 г.).

Э. Фишер (гипотеза «ключ-замок») предположил, что пространственные конфигурации активного центра фермента и субстрата должны точно соответствовать друг другу. Субстрат сравнивается с «ключом», фермент — с «замком».

Д. Кошланд (гипотеза «рука-перчатка») предположил, что пространственное соответствие структуры субстрата и активного центра фермента создается лишь в момент их взаимодействия друг с другом. Эту гипотезу еще называют **гипотезой индуцированного соответствия**.

Скорость ферментативных реакций зависит от: 1) температуры, 2) концентрации фермента, 3) концентрации субстрата, 4) pH. Следует подчеркнуть, что поскольку ферменты являются белками, то их активность наиболее высока при физиологически нормальных условиях.

Большинство ферментов может работать только при температуре от 0 до 40 °С. В этих пределах скорость реакции повышается примерно в 2 раза при повышении температуры на каждые 10 °С. При температуре выше 40 °С белок подвергается денатурации и активность фермента падает. При температуре, близкой к точке замерзания, ферменты инактивируются.

При увеличении количества субстрата скорость ферментативной реакции растет до тех пор, пока количество молекул субстрата не станет равным количеству молекул фермента. При дальнейшем увеличении количества субстрата скорость увеличиваться не будет, так как происходит насыщение активных центров фермента. Увеличение концентрации фермента приводит к усилению каталитической активности, так как в единицу времени преобразованиям подвергается большее количество молекул субстрата.



Аллостерические фрагменты:
 1 – аллостерический активатор;
 2 – аллостерический ингибитор.

Для каждого фермента существует оптимальное значение pH, при котором он проявляет максимальную активность (пепсин — 2,0, амилаза слюны — 6,8, липаза поджелудочной железы — 9,0). При более высоких или низких значениях pH активность фермента снижается. При резких сдвигах pH фермент денатурирует.

Скорость работы аллостерических ферментов регулируется веществами, присоединяющимися к аллостерическим центрам. Если эти вещества ускоряют реакцию, они называются **активаторами**, если тормозят — **ингибиторами**.

Классификация ферментов

По типу катализируемых химических превращений ферменты разделены на 6 классов:

1. **оксиредуктазы** (перенос атомов водорода, кислорода или электронов от одного вещества к другому — дегидрогеназа),
2. **трансферазы** (перенос метильной, ацильной, фосфатной или аминогруппы от одного вещества к другому — трансаминаза),
3. **гидролазы** (реакции гидролиза, при которых из субстрата образуются два продукта — амилаза, липаза),
4. **лиазы** (негидролитическое присоединение к субстрату или отщепление от него группы атомов, при этом могут разрываться связи C-C, C-N, C-O, C-S — декарбоксилаза),
5. **изомеразы** (внутримолекулярная перестройка — изомераза),
6. **лигазы** (соединение двух молекул в результате образования связей C-C, C-N, C-O, C-S — синтетаза).

Классы в свою очередь подразделены на подклассы и подподклассы. В действующей международной классификации каждый фермент имеет определенный шифр, состоящий из четырех чисел, разделенных точками. Первое число — класс, второе — подкласс, третье — подподкласс, четвертое — порядковый номер фермента в данном подподклассе, например, шифр аргиназы — 3.5.3.1.

Лекция № 4.

Строение и функции нуклеиновых кислот АТФ

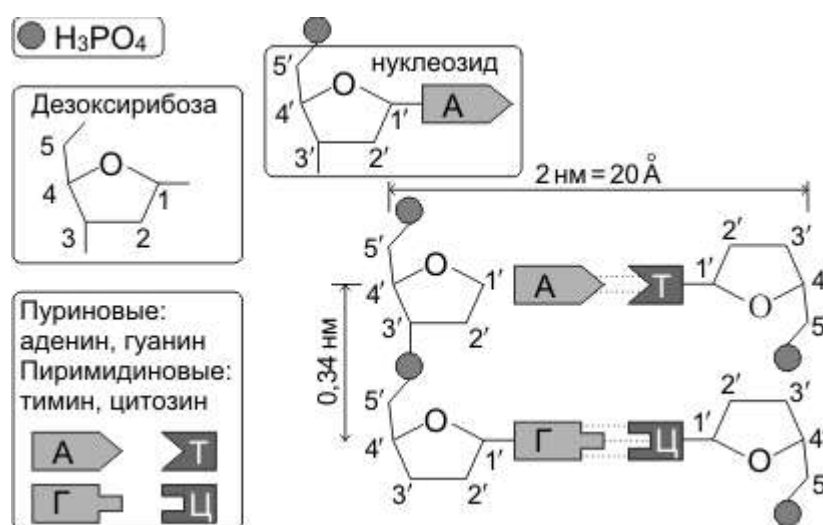
К **нуклеиновым кислотам** относят высокополимерные соединения, распадающиеся при гидролизе на пуриновые и пиримидиновые основания, пентозу и фосфорную кислоту. Нуклеиновые кислоты содержат углерод, водород, фосфор, кислород и азот. Различают два класса нуклеиновых кислот: **рибонуклеиновые кислоты (РНК)** и **дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК)**.

Строение и функции ДНК

ДНК — полимер, мономерами которой являются дезоксирибонуклеотиды. Модель пространственного строения молекулы ДНК в виде двойной спирали была предложена в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком (для построения этой модели они использовали работы М. Уилкинса, Р. Франклин, Э. Чаргаффа).

Молекула ДНК образована двумя полинуклеотидными цепями, спирально закрученными друг около друга и вместе вокруг воображаемой оси, т.е. представляет собой двойную спираль (исключение — некоторые ДНК-содержащие вирусы имеют одноцепочечную ДНК). Диаметр двойной спирали ДНК — 2 нм, расстояние между соседними нуклеотидами — 0,34 нм, на один оборот спирали приходится 10 пар нуклеотидов. Длина молекулы может достигать нескольких сантиметров. Молекулярный вес — десятки и сотни миллионов. Суммарная длина ДНК ядра клетки человека — около 2 м. В эукариотических клетках ДНК образует комплексы с белками и имеет специфическую пространственную конформацию.

Мономер ДНК — нуклеотид (дезоксирибонуклеотид) — состоит из остатков трех веществ: 1) азотистого основания, 2) пятиуглеродного моносахарида (пентозы) и 3) фосфорной кислоты. Азотистые основания нуклеиновых кислот относятся к классам пиримидинов и пуринов. **Пиримидиновые основания ДНК** (имеют в составе своей молекулы одно кольцо) — тимин, цитозин. **Пуриновые основания** (имеют два кольца) — аденин и гуанин.



Моносахарид нуклеотида ДНК представлен дезоксирибозой.

Название нуклеотида является производным от названия соответствующего основания. Нуклеотиды и азотистые основания обозначаются заглавными буквами.

Азотистое основание	Название нуклеотида	Обозначение
Аденин	Адениловый	А (A)
Гуанин	Гуаниловый	Г (G)
Тимин	Тимидиловый	Т (T)
Цитозин	Цитидиловый	Ц (C)

Полинуклеотидная цепь образуется в результате реакций конденсации нуклеотидов. При этом между 3'-углеродом остатка дезоксирибозы одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого возникает **фосфоэфирная связь** (относится к категории

прочных ковалентных связей). Один конец полинуклеотидной цепи заканчивается 5'-углеродом (его называют 5'-концом), другой — 3'-углеродом (3'-концом).

Против одной цепи нуклеотидов располагается вторая цепь. Расположение нуклеотидов в этих двух цепях не случайное, а строго определенное: против аденина одной цепи в другой цепи всегда располагается тимин, а против гуанина — всегда цитозин, между аденином и тиминем возникают две водородные связи, между гуанином и цитозином — три водородные связи. Закономерность, согласно которой нуклеотиды разных цепей ДНК строго упорядоченно располагаются (аденин — тимин, гуанин — цитозин) и избирательно соединяются друг с другом, называется **принципом комплементарности**. Следует отметить, что Дж. Уотсон и Ф. Крик пришли к пониманию принципа комплементарности после ознакомления с работами Э. Чаргаффа. Э. Чаргафф, изучив огромное количество образцов тканей и органов различных организмов, установил, что в любом фрагменте ДНК содержание остатков гуанина всегда точно соответствует содержанию цитозина, а аденина — тимину (**«правило Чаргаффа»**), но объяснить этот факт он не смог.

Из принципа комплементарности следует, что последовательность нуклеотидов одной цепи определяет последовательность нуклеотидов другой.

Цепи ДНК антипараллельны (разнонаправлены), т.е. нуклеотиды разных цепей располагаются в противоположных направлениях, и, следовательно, напротив 3'-конца одной цепи находится 5'-конец другой. Молекулу ДНК иногда сравнивают с винтовой лестницей. «Перила» этой лестницы — сахарофосфатный остов (чередующиеся остатки дезоксирибозы и фосфорной кислоты); «ступени» — комплементарные азотистые основания.

Функция ДНК — хранение и передача наследственной информации.

Репликация (редупликация) ДНК

Репликация ДНК — процесс самоудвоения, главное свойство молекулы ДНК. Репликация относится к категории реакций матричного синтеза, идет с участием ферментов. Под действием ферментов молекула ДНК раскручивается, и около каждой цепи, выступающей в роли матрицы, по принципам комплементарности и антипараллельности достраивается новая цепь. Таким образом, в каждой дочерней ДНК одна цепь является материнской, а вторая — вновь синтезированной. Такой способ синтеза называется **полуконсервативным**.

«Строительным материалом» и источником энергии для репликации являются **дезоксирибонуклеозидтрифосфаты** (АТФ, ТТФ, ГТФ, ЦТФ), содержащие три остатка фосфорной кислоты. При включении дезоксирибонуклеозидтрифосфатов в полинуклеотидную цепь два концевых остатка фосфорной кислоты отщепляются, и освободившаяся энергия используется на образование фосфодиэфирной связи между нуклеотидами. В репликации участвуют следующие ферменты:

1. геликазы («расплетают» ДНК);
2. дестабилизирующие белки;
3. ДНК-топоизомеразы (разрезают ДНК);
4. ДНК-полимеразы (подбирают дезоксирибонуклеозидтрифосфаты и комплементарно присоединяют их к матричной цепи ДНК);
5. РНК-праймазы (образуют РНК-затравки, праймеры);
6. ДНК-лигазы (сшивают фрагменты ДНК).

С помощью геликаз в определенных участках ДНК расплетается, одноцепочечные участки ДНК связываются дестабилизирующими белками, образуется **репликационная вилка**. При расхождении 10 пар нуклеотидов (один виток спирали)

молекула ДНК должна совершить полный оборот вокруг своей оси. Чтобы предотвратить это вращение ДНК-топоизомераза разрезает одну цепь ДНК, что дает ей возможность вращаться вокруг второй цепи.

ДНК-полимераза может присоединять нуклеотид только к 3'-углероду дезоксирибозы предыдущего нуклеотида, поэтому данный фермент способен передвигаться по матричной ДНК только в одном направлении: от 3'-конца к 5'-концу этой матричной ДНК. Так как в материнской ДНК цепи антипараллельны, то на ее разных цепях сборка дочерних полинуклеотидных цепей происходит по-разному и в противоположных направлениях. На цепи 3'-5' синтез дочерней полинуклеотидной цепи идет без перерывов; эта дочерняя цепь будет называться **лидирующей**. На цепи 5'-3' — прерывисто, фрагментами (**фрагменты Оказаки**), которые после завершения репликации ДНК-лигазами сшиваются в одну цепь; эта дочерняя цепь будет называться **запаздывающей (отстающей)**.

Особенностью ДНК-полимеразы является то, что она может начинать свою работу только с **«затравки» (праймера)**. Роль «затравок» выполняют короткие последовательности РНК, образуемые при участии фермента РНК-праймазы и спаренные с матричной ДНК. РНК-затравки после окончания сборки полинуклеотидных цепочек удаляются.

Репликация протекает сходно у прокариот и эукариот. Скорость синтеза ДНК у прокариот на порядок выше (1000 нуклеотидов в секунду), чем у эукариот (100 нуклеотидов в секунду). Репликация начинается одновременно в нескольких участках молекулы ДНК. Фрагмент ДНК от одной точки начала репликации до другой образует единицу репликации — **репликон**.

Репликация происходит перед делением клетки. Благодаря этой способности ДНК осуществляется передача наследственной информации от материнской клетки дочерним.

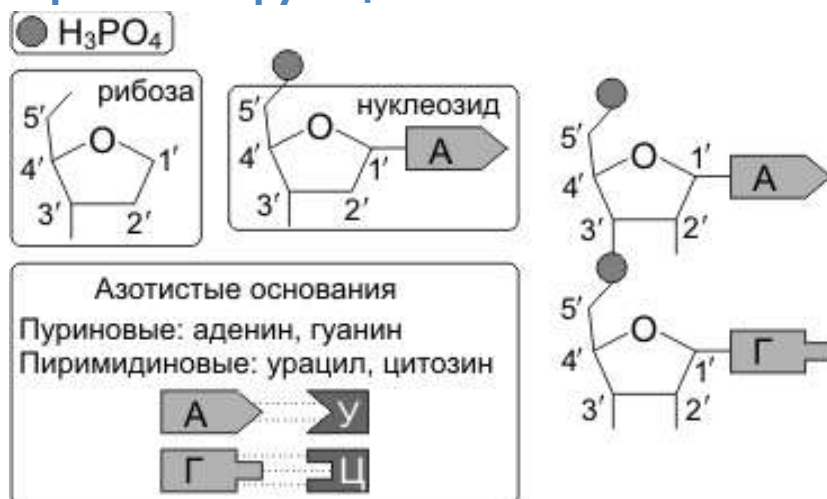
Репарация («ремонт»)

Репарацией называется процесс устранения повреждений нуклеотидной последовательности ДНК. Осуществляется особыми ферментными системами клетки (**ферменты репарации**). В процессе восстановления структуры ДНК можно выделить следующие этапы: 1) ДНК-репарирующие нуклеазы распознают и удаляют поврежденный участок, в результате чего в цепи ДНК образуется брешь; 2) ДНК-полимераза заполняет эту брешь, копируя информацию со второй («хорошей») цепи; 3) ДНК-лигаза «сшивает» нуклеотиды, завершая репарацию.

Наиболее изучены три механизма репарации: 1) фоторепарация, 2) эксцизная, или дореplikативная, репарация, 3) постреplikативная репарация.

Изменения структуры ДНК происходят в клетке постоянно под действием реакционно-способных метаболитов, ультрафиолетового излучения, тяжелых металлов и их солей и др. Поэтому дефекты систем репарации повышают скорость мутационных процессов, являются причиной наследственных заболеваний (пигментная ксеродерма, прогерия и др.).

Строение и функции РНК



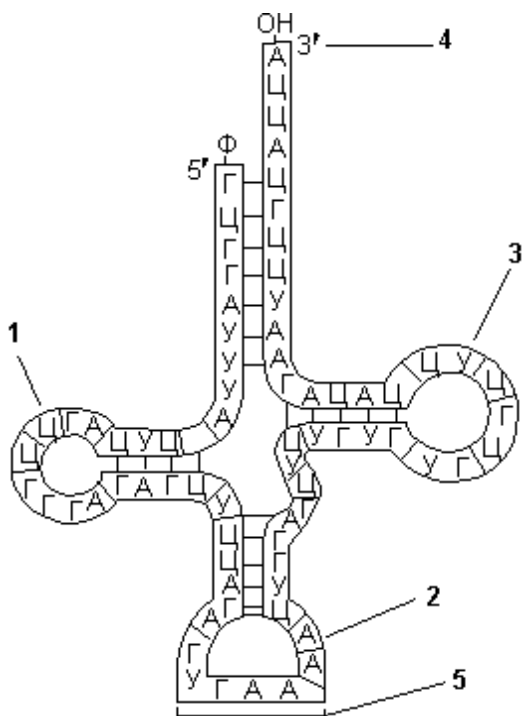
РНК — полимер, мономерами которой являются **рибонуклеотиды**. В отличие от ДНК, РНК образована не двумя, а одной полинуклеотидной цепочкой (исключение — некоторые РНК-содержащие вирусы имеют двухцепочечную РНК). Нуклеотиды РНК способны образовывать водородные связи между собой. Цепи РНК значительно короче цепей ДНК.

Мономер РНК — нуклеотид (рибонуклеотид) — состоит из остатков трех веществ: 1) азотистого основания, 2) пятиуглеродного моносахарида (пентозы) и 3) фосфорной кислоты. Азотистые основания РНК также относятся к классам пиримидинов и пуринов.

Пиримидиновые основания РНК — урацил, цитозин, пуриновые основания — аденин и гуанин. Моносахарид нуклеотида РНК представлен рибозой.

Выделяют **три вида РНК**: 1) **информационная** (матричная) РНК — иРНК (мРНК), 2) **транспортная** РНК — тРНК, 3) **рибосомная** РНК — рРНК.

Все виды РНК представляют собой неразветвленные полинуклеотиды, имеют специфическую пространственную конформацию и принимают участие в процессах синтеза белка. Информация о строении всех видов РНК хранится в ДНК. Процесс синтеза РНК на матрице ДНК называется транскрипцией.



Транспортная РНК:

1 – петля 1; 2 – петля 2; 3 – петля 3;
4 – акцепторный конец; 5 – антикодон.

Транспортные РНК содержат обычно 76 (от 75 до 95) нуклеотидов; молекулярная масса — 25 000–30 000. На долю тРНК приходится около 10% от общего содержания РНК в клетке. **Функции тРНК:** 1) транспорт аминокислот к месту синтеза белка, к рибосомам, 2) трансляционный посредник. В клетке встречается около 40 видов тРНК, каждый из них имеет характерную только для него последовательность нуклеотидов. Однако у всех тРНК имеется несколько внутримолекулярных комплементарных участков, из-за которых тРНК приобретают конформацию, напоминающую по форме лист клевера. У любой тРНК есть петля для контакта с рибосомой (1), антикодоновая петля (2), петля для контакта с ферментом (3), акцепторный стебель (4), антикодон (5). Аминокислота присоединяется к 3'-концу акцепторного стебля. **Антикодон** — три нуклеотида, «опознающие» кодон иРНК. Следует подчеркнуть, что конкретная тРНК может транспортировать строго определенную аминокислоту, соответствующую ее антикодону. Специфичность соединения аминокислоты и тРНК достигается благодаря свойствам фермента аминоацил-тРНК-синтетаза.

Рибосомные РНК содержат 3000–5000 нуклеотидов; молекулярная масса — 1 000 000–1 500 000. На долю рРНК приходится 80–85% от общего содержания РНК в клетке. В комплексе с рибосомными белками рРНК образует рибосомы — органоиды, осуществляющие синтез белка. В эукариотических клетках синтез рРНК происходит в ядрышках. **Функции рРНК:** 1) необходимый структурный компонент рибосом и, таким образом, обеспечение функционирования рибосом; 2) обеспечение взаимодействия рибосомы и тРНК; 3) первоначальное связывание рибосомы и кодона-инициатора иРНК и определение рамки считывания, 4) формирование активного центра рибосомы.

Информационные РНК разнообразны по содержанию нуклеотидов и молекулярной массе (от 50 000 до 4 000 000). На долю иРНК приходится до 5% от общего содержания РНК в клетке. **Функции иРНК:** 1) перенос генетической информации от ДНК к рибосомам, 2) матрица для синтеза молекулы белка, 3) определение аминокислотной последовательности первичной структуры белковой молекулы.

Строение и функции АТФ

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) — универсальный источник и основной аккумулятор энергии в живых клетках. АТФ содержится во всех клетках растений и животных. Количество АТФ в среднем составляет 0,04% (от сырой массы клетки), наибольшее количество АТФ (0,2–0,5%) содержится в скелетных мышцах.

АТФ состоит из остатков: 1) азотистого основания (аденина), 2) моносахарида (рибозы), 3) трех фосфорных кислот. Поскольку АТФ содержит не один, а три остатка фосфорной кислоты, она относится к рибонуклеозидтрифосфатам.

Для большинства видов работ, происходящих в клетках, используется энергия гидролиза АТФ. При этом при отщеплении концевого остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту), при отщеплении второго остатка фосфорной кислоты — в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту). Выход свободной энергии при отщеплении как концевого, так и второго остатков фосфорной кислоты составляет по 30,6 кДж. Отщепление третьей фосфатной группы сопровождается выделением только 13,8 кДж. Связи между концевым и вторым, вторым и первым остатками фосфорной кислоты называются макроэргическими (высокоэнергетическими).

Запасы АТФ постоянно пополняются. В клетках всех организмов синтез АТФ происходит в процессе фосфорилирования, т.е. присоединения фосфорной кислоты к АДФ. Фосфорилирование происходит с разной интенсивностью при дыхании (митохондрии), гликолизе (цитоплазма), фотосинтезе (хлоропласты).

АТФ является основным связующим звеном между процессами, сопровождающимися выделением и накоплением энергии, и процессами, протекающими с затратами энергии. Кроме этого, АТФ наряду с другими рибонуклеозидтрифосфатами (ГТФ, ЦТФ, УТФ) является субстратом для синтеза РНК.

Лекция №5.

Клеточная теория. Типы клеточной организации

Создание и основные положения клеточной теории

Клеточная теория — важнейшее биологическое обобщение, согласно которому все живые организмы состоят из клеток. Изучение клеток стало возможным после изобретения микроскопа. Впервые клеточное строение у растений (срез пробки) обнаружил английский ученый, физик Р. Гук, он же предложил термин «клетка» (1665 г.). Голландский ученый Антони ван Левенгук впервые описал эритроциты позвоночных, сперматозоиды, разнообразные микроструктуры растительных и животных клеток, различные одноклеточные организмы, в том числе бактерии и пр.

В 1831 г. англичанин Р. Броун обнаружил в клетках ядро. В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден пришел к выводу, что ткани растений состоят из клеток. Немецкий зоолог Т. Шванн показал, что из клеток состоят и ткани животных. В 1839 г. вышла книга Т. Шванна «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в которой он доказывает, что клетки, содержащие ядра, представляют собой структурную и функциональную основу всех живых существ. Основные положения клеточной теории Т. Шванна можно сформулировать следующим образом.

1. Клетка — элементарная структурная единица строения всех живых существ.
2. Клетки растений и животных самостоятельны, гомологичны друг другу по происхождению и структуре.

М. Шлейден и Т. Шванн ошибочно считали, что главная роль в клетке принадлежит оболочке и новые клетки образуются из межклеточного бесструктурного вещества. В дальнейшем в клеточную теорию были внесены уточнения и дополнения, сделанные другими учеными.

Еще в 1827 г. академик Российской АН К.М. Бэр, открыв яйцеклетки млекопитающих, установил, что все организмы начинают свое развитие с одной клетки, представляющей собой оплодотворенное яйцо. Это открытие показало, что клетка является не только единицей строения, но и единицей развития всех живых организмов.

В 1855 г. немецкий врач Р. Вирхов приходит к выводу, что клетка может возникнуть только из предшествующей клетки путем ее деления.

На современном уровне развития биологии **основные положения клеточной теории** можно представить следующим образом.

1. Клетка — элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития организмов.
2. Клетки всех живых организмов сходны по строению и химическому составу.
3. Новые клетки возникают только путем деления ранее существовавших клеток.
4. Клеточное строение организмов — доказательство единства происхождения всего живого.

Типы клеточной организации

Выделяют два типа клеточной организации: 1) прокариотический, 2) эукариотический. Общим для клеток обоих типов является то, что клетки ограничены оболочкой, внутреннее содержимое представлено цитоплазмой. В цитоплазме находятся органоиды и включения. **Органоиды** — постоянные, обязательно присутствующие, компоненты клетки, выполняющие специфические функции. Органоиды могут быть ограничены одной или двумя мембранами (мембранные органоиды) или не ограничены мембранами (немембранные органоиды). **Включения** — непостоянные компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена или конечных его продуктов.

В таблице перечислены основные различия между прокариотическими и эукариотическими клетками.

Признак	Прокариотические клетки	Эукариотические клетки
Структурно оформленное ядро	Отсутствует	Имеется
Генетический материал	Кольцевые не связанные с белками ДНК	Линейные связанные с белками ядерные ДНК и кольцевые не связанные с белками ДНК митохондрий и пластид
Мембранные органоиды	Отсутствуют	Имеются
Рибосомы	70-S типа	80-S типа (в митохондриях и пластидах — 70-S типа)

Жгутики	Не ограничены мембраной	Ограничены мембраной, внутри микротрубочки: 1 пара в центре и 9 пар по периферии
Основной компонент клеточной стенки	Муреин	У растений — целлюлоза, у грибов — хитин

К прокариотам относятся бактерии, к эукариотам — растения, грибы, животные. Организмы могут состоять из одной клетки (прокариоты и одноклеточные эукариоты) и из множества клеток (многоклеточные эукариоты). У многоклеточных происходит специализация и дифференциация клеток, а также образование тканей и органов.

Лекция №6.

Эукариотическая клетка: цитоплазма, клеточная оболочка, строение и функции клеточных мембран

Цитоплазма

Цитоплазма — обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром; подразделяется на гиалоплазму (основное вещество цитоплазмы), органоиды (постоянные компоненты цитоплазмы) и включения (временные компоненты цитоплазмы). Химический состав цитоплазмы: основу составляет вода (60–90% всей массы цитоплазмы), различные органические и неорганические соединения. Цитоплазма имеет щелочную реакцию. Характерная особенность цитоплазмы эукариотической клетки — постоянное движение (**циклоз**). Оно обнаруживается, прежде всего, по перемещению органоидов клетки, например хлоропластов. Если движение цитоплазмы прекращается, клетка погибает, так как, только находясь в постоянном движении, она может выполнять свои функции.

Гиалоплазма (**цитозоль**) представляет собой бесцветный, слизистый, густой и прозрачный коллоидный раствор. Именно в ней протекают все процессы обмена веществ, она обеспечивает взаимосвязь ядра и всех органоидов. В зависимости от преобладания в гиалоплазме жидкой части или крупных молекул, различают две формы гиалоплазмы: **золь** — более жидкая гиалоплазма и **гель** — более густая гиалоплазма. Между ними возможны взаимопереходы: гель превращается в золь и наоборот.

Функции цитоплазмы:

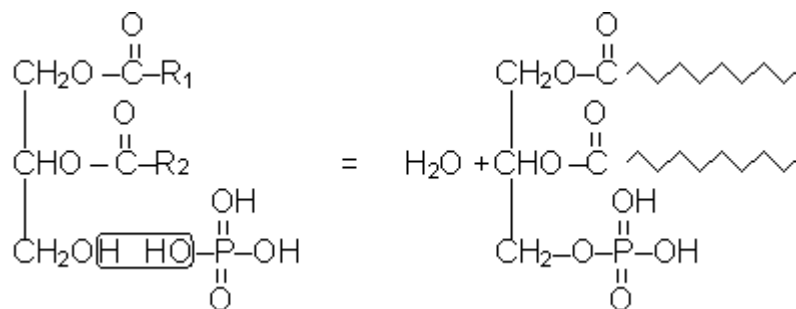
1. объединение всех компонентов клетки в единую систему,
2. среда для прохождения многих биохимических и физиологических процессов,
3. среда для существования и функционирования органоидов.

Клеточные оболочки

Клеточные оболочки ограничивают эукариотические клетки. В каждой клеточной оболочке можно выделить как минимум два слоя. Внутренний слой прилегает к цитоплазме и представлен **плазматической мембраной** (синонимы — плазмалемма, клеточная мембрана, цитоплазматическая мембрана), над которой формируется наружный слой. В животной клетке он тонкий и называется **гликокаликсом** (образован гликопротеинами, гликолипидами, липопротеинами), в растительной клетке — толстый, называется **клеточной стенкой** (образован целлюлозой).

Строение мембран

Все биологические мембраны имеют общие структурные особенности и свойства. В настоящее время общепринята **жидкостно-мозаичная модель строения мембраны**. Основу мембраны составляет липидный бислои, образованный в основном фосфолипидами. Фосфолипиды — триглицериды, у которых один остаток жирной кислоты замещен на остаток фосфорной кислоты; участок молекулы, в котором находится остаток фосфорной кислоты, называют гидрофильной головкой, участки, в которых находятся остатки жирных кислот — гидрофобными хвостами. В мембране фосфолипиды располагаются строго упорядоченно: гидрофобные хвосты молекул обращены друг к другу, а гидрофильные головки — наружу, к воде.



Помимо липидов в состав мембраны входят белки (в среднем $\approx 60\%$). Они определяют большинство специфических функций мембраны (транспорт определенных молекул, катализ реакций, получение и преобразование сигналов из окружающей среды и др.). Различают: 1) **периферические белки** (расположены на наружной или внутренней поверхности липидного бислоя), 2) **полуинтегральные белки** (погружены в липидный бислои на различную глубину), 3) **интегральные, или трансмембранные, белки** (пронизывают мембрану насквозь, контактируя при этом и с наружной, и с внутренней средой клетки). Интегральные белки в ряде случаев называют каналобразующими, или канальными, так как их можно рассматривать как гидрофильные каналы, по которым в клетку проходят полярные молекулы (липидный компонент мембраны их бы не пропустил).

Строение мембраны: А — гидрофильная головка фосфолипида; В — гидрофобные хвосты фосфолипида; 1 — гидрофобные участки белков Е и F; 2 — гидрофильные участки белка F; 3 — разветвленная олигосахаридная цепь, присоединенная к липиду в молекуле гликолипида (гликолипиды встречаются реже, чем гликопротеины); 4 — разветвленная олигосахаридная цепь, присоединенная к белку в молекуле гликопротеина; 5 — гидрофильный канал (функционирует как пора, через которую могут проходить ионы и некоторые полярные молекулы).

В состав мембраны могут входить углеводы (до 10%). Углеводный компонент мембран представлен олигосахаридными или полисахаридными цепями, связанными с молекулами белков (гликопротеины) или липидов (гликолипиды). В основном углеводы располагаются на наружной поверхности мембраны. Углеводы обеспечивают рецепторные функции мембраны. В животных клетках гликопротеины образуют надмембранный комплекс — гликокаликс, имеющий толщину несколько десятков нанометров. В нем располагаются многие рецепторы клетки, с его помощью происходит адгезия клеток.

Молекулы белков, углеводов и липидов подвижны, способны перемещаться в плоскости мембраны. Толщина плазматической мембраны — примерно 7,5 нм.

Функции мембран

Мембраны выполняют такие функции:

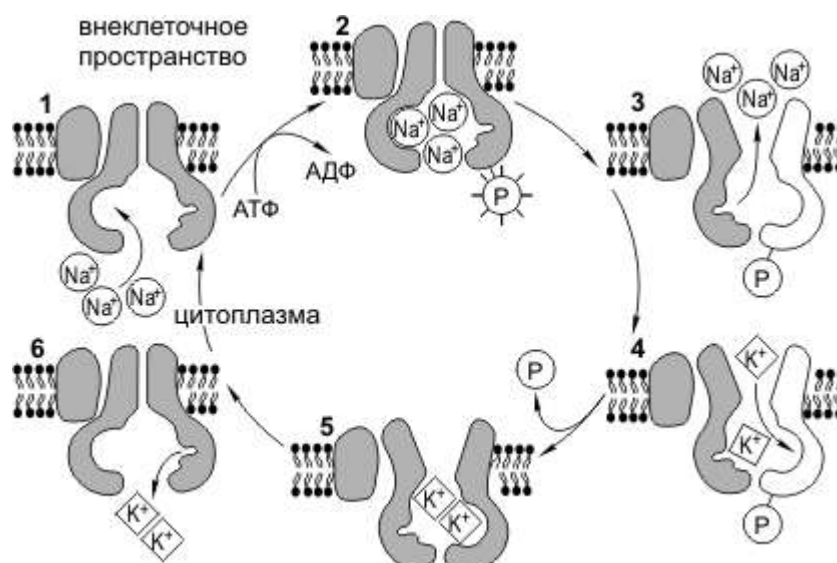
1. отделение клеточного содержимого от внешней среды,
2. регуляция обмена веществ между клеткой и средой,
3. деление клетки на компартаменты («отсеки»),
4. место локализации «ферментативных конвейеров»,
5. обеспечение связи между клетками в тканях многоклеточных организмов (адгезия),
6. распознавание сигналов.

Важнейшее **свойство мембран** — избирательная проницаемость, т.е. мембраны хорошо проницаемы для одних веществ или молекул и плохо проницаемы (или совсем непроницаемы) для других. Это свойство лежит в основе регуляторной функции мембран, обеспечивающей обмен веществ между клеткой и внешней средой. Процесс прохождения веществ через клеточную мембрану называют **транспортом веществ**. Различают: 1) **пассивный транспорт** — процесс прохождения веществ, идущий без затрат энергии; 2) **активный транспорт** — процесс прохождения веществ, идущий с затратами энергии.

При **пассивном транспорте** вещества перемещаются из области с более высокой концентрацией в область с более низкой, т.е. по градиенту концентрации. В любом растворе имеются молекулы растворителя и растворенного вещества. Процесс перемещения молекул растворенного вещества называют диффузией, перемещения молекул растворителя — осмосом. Если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет и электрический градиент. Поэтому часто говорят об электрохимическом градиенте, объединяя оба градиента вместе. Скорость транспорта зависит от величины градиента.

Можно выделить следующие виды пассивного транспорта: 1) **простая диффузия** — транспорт веществ непосредственно через липидный бислой (кислород, углекислый газ); 2) **диффузия через мембранные каналы** — транспорт через каналообразующие белки (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^-); 3) **облегченная диффузия** — транспорт веществ с помощью специальных транспортных белков, каждый из которых отвечает за перемещение определенных молекул или групп родственных молекул (глюкоза, аминокислоты, нуклеотиды); 4) **осмос** — транспорт молекул воды (во всех биологических системах растворителем является именно вода).

Необходимость **активного транспорта** возникает тогда, когда нужно обеспечить перенос через мембрану молекул против электрохимического градиента. Этот транспорт осуществляется особыми белками-переносчиками, деятельность которых требует затрат энергии. Источником энергии служат молекулы АТФ. К активному транспорту относят: 1) Na^+/K^+ -насос (натрий-калиевый насос), 2) эндоцитоз, 3) экзоцитоз.



Работа Na^+/K^+ -насоса. Для нормального функционирования клетка должна поддерживать определенное соотношение ионов K^+ и Na^+ в цитоплазме и во внешней среде. Концентрация K^+ внутри клетки должна быть значительно выше, чем за ее пределами, а Na^+ — наоборот. Следует отметить, что Na^+ и K^+ могут свободно диффундировать через мембранные поры. Na^+/K^+ -насос противодействует выравниванию концентраций этих ионов и активно перекачивает Na^+ из клетки, а K^+ в клетку. Na^+/K^+ -насос представляет собой трансмембранный белок, способный к конформационным изменениям, вследствие чего он может присоединять как K^+ , так и Na^+ . Цикл работы Na^+/K^+ -насоса можно разделить на следующие фазы: 1) присоединение Na^+ с внутренней стороны мембраны, 2) фосфорилирование белка-насоса, 3) высвобождение Na^+ во внеклеточном пространстве, 4) присоединение K^+ с внешней стороны мембраны, 5) дефосфорилирование белка-насоса, 6) высвобождение K^+ во внутриклеточном пространстве. На работу натрий-калиевого насоса тратится почти треть всей энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки. За один цикл работы насос выкачивает из клетки 3Na^+ и закачивает 2K^+ .

Эндоцитоз — процесс поглощения клеткой крупных частиц и макромолекул. Различают два типа эндоцитоза: 1) **фагоцитоз** — захват и поглощение крупных частиц (клеток, частей клеток, макромолекул) и 2) **пиноцитоз** — захват и поглощение жидкого материала (раствор, коллоидный раствор, суспензия). Явление фагоцитоза открыто И.И. Мечниковым в 1882 г. При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивание, края ее сливаются, и происходит отшнуровывание в цитоплазму структур, отграниченных от цитоплазмы одиночной мембраной. К фагоцитозу способны многие простейшие, некоторые лейкоциты. Пиноцитоз наблюдается в эпителиальных клетках кишечника, в эндотелии кровеносных капилляров.

Экзоцитоз — процесс, обратный эндоцитозу: выведение различных веществ из клетки. При экзоцитозе мембрана пузырька сливается с наружной цитоплазматической мембраной, содержимое везикулы выводится за пределы клетки, а ее мембрана включается в состав наружной цитоплазматической мембраны. Таким способом из клеток желез внутренней секреции выводятся гормоны, у простейших — непереваренные остатки пищи.

Лекция №7.

Эукариотическая клетка: строение и функции органоидов

Органоиды — постоянные, обязательно присутствующие, компоненты клетки, выполняющие специфические функции.

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или **эндоплазматический ретикулум (ЭПР),** — одномембранный органоид. Представляет собой систему мембран, формирующих «цистерны» и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство — полости ЭПС. Мембраны с одной стороны связаны с цитоплазматической мембраной, с другой — с наружной ядерной мембраной. Различают два вида ЭПС: 1) шероховатая (гранулярная), содержащая на своей поверхности рибосомы, и 2) гладкая (агранулярная), мембраны которой рибосом не несут.

Функции: 1) транспорт веществ из одной части клетки в другую, 2) разделение цитоплазмы клетки на компартменты («отсеки»), 3) синтез углеводов и липидов (гладкая ЭПС), 4) синтез белка (шероховатая ЭПС), 5) место образования аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи

Аппарат Гольджи, или **комплекс Гольджи**, — одномембранный органоид. Представляет собой стопки уплощенных «цистерн» с расширенными краями. С ними связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи). Каждая стопка обычно состоит из 4-х–6-ти «цистерн», является структурно-функциональной единицей аппарата Гольджи и называется диктиосомой. Число диктиосом в клетке колеблется от одной до нескольких сотен. В растительных клетках диктиосомы обособлены.



Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра (в животных клетках часто вблизи клеточного центра).

Функции аппарата Гольджи: 1) накопление белков, липидов, углеводов, 2) модификация поступивших органических веществ, 3) «упаковка» в мембранные пузырьки белков, липидов, углеводов, 4) секреция белков, липидов, углеводов, 5) синтез углеводов и липидов, 6) место образования лизосом. Секреторная функция является важнейшей, поэтому аппарат Гольджи хорошо развит в секреторных клетках.

Лизосомы

Лизосомы — одномембранные органоиды. Представляют собой мелкие пузырьки (диаметр от 0,2 до 0,8 мкм), содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС, перемещаются в аппарат Гольджи, где происходит их модификация и упаковка в мембранные пузырьки, которые после отделения от аппарата Гольджи становятся собственно лизосомами. Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называют **лизисом**.

Различают: 1) **первичные лизосомы**, 2) **вторичные лизосомы**. Первичными называются лизосомы, отшнуровавшиеся от аппарата Гольджи. Первичные лизосомы являются фактором, обеспечивающим экзоцитоз ферментов из клетки.

Вторичными называются лизосомы, образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с эндоцитозными вакуолями. В этом случае в них происходит переваривание веществ, поступивших в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза, поэтому их можно назвать пищеварительными вакуолями.

Автофагия — процесс уничтожения ненужных клетке структур. Сначала подлежащая уничтожению структура окружается одинарной мембраной, затем образовавшаяся мембранная капсула сливается с первичной лизосомой, в результате также образуется вторичная лизосома (автофагическая вакуоль), в которой эта структура переваривается. Продукты переваривания усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вторичная лизосома, содержащая этот непереваренный материал, называется остаточным тельцем. Путем экзоцитоза непереваренные частицы удаляются из клетки.

Автолиз — саморазрушение клетки, наступающее вследствие высвобождения содержимого лизосом. В норме автолиз имеет место при метаморфозах (исчезновение

хвоста у головастика лягушек), инволюции матки после родов, в очагах омертвления тканей.

Функции лизосом: 1) внутриклеточное переваривание органических веществ, 2) уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур, 3) участие в процессах реорганизации клеток.

Вакуоли

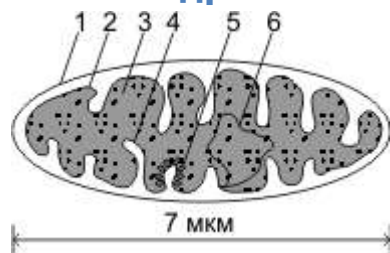
Вакуоли — одномембранные органоиды, представляют собой «емкости», заполненные водными растворами органических и неорганических веществ. В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи. Молодые растительные клетки содержат много мелких вакуолей, которые затем по мере роста и дифференцировки клетки сливаются друг с другом и образуют одну большую **центральную вакуоль**. Центральная вакуоль может занимать до 95% объема зрелой клетки, ядро и органоиды оттесняются при этом к клеточной оболочке. Мембрана, ограничивающая растительную вакуоль, называется тонопластом. Жидкость, заполняющая растительную вакуоль, называется **клеточным соком**. В состав клеточного сока входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы).

В животных клетках имеются мелкие пищеварительные и автофагические вакуоли, относящиеся к группе вторичных лизосом и содержащие гидролитические ферменты. У одноклеточных животных есть еще сократительные вакуоли, выполняющие функцию осморегуляции и выделения.

Функции вакуоли: 1) накопление и хранение воды, 2) регуляция водно-солевого обмена, 3) поддержание тургорного давления, 4) накопление водорастворимых метаболитов, запасных питательных веществ, 5) окрашивание цветов и плодов и привлечение тем самым опылителей и распространителей семян, 6) см. функции лизосом.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют **единую вакуолярную сеть клетки**, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга.

Митохондрии



Строение митохондрии:

1 — наружная мембрана;
2 — внутренняя мембрана; 3 — матрикс; 4 — криста; 5 — мультиферментная система; 6 — кольцевая ДНК.

Форма, размеры и количество митохондрий чрезвычайно варьируют. По форме митохондрии могут быть палочковидными, округлыми, спиральными, чашевидными, разветвленными. Длина митохондрий колеблется в пределах от 1,5 до 10 мкм, диаметр — от 0,25 до 1,00 мкм. Количество митохондрий в клетке может достигать нескольких тысяч и зависит от метаболической активности клетки.

Митохондрия ограничена двумя мембранами. Наружная мембрана митохондрий (1) гладкая, внутренняя (2) образует многочисленные складки — **кристы** (4). Кристы увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны, на которой размещаются мультиферментные системы (5), участвующие в процессах синтеза молекул АТФ. Внутреннее пространство митохондрий заполнено матриксом (3). В матриксе содержатся кольцевая ДНК (6), специфические иРНК, рибосомы прокариотического типа (70S-типа), ферменты цикла Кребса.

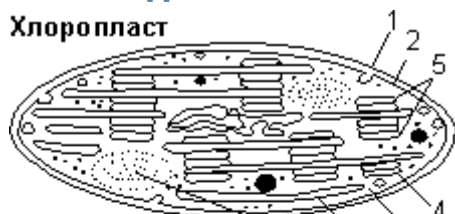
Митохондриальная ДНК не связана с белками («голая»), прикреплена к внутренней мембране митохондрии и несет информацию о строении примерно 30 белков. Для построения митохондрии требуется гораздо больше белков, поэтому информация о большинстве митохондриальных белков содержится в ядерной ДНК, и эти белки синтезируются в цитоплазме клетки. Митохондрии способны автономно размножаться путем деления надвое. Между наружной и внутренней мембранами находится **протонный резервуар**, где происходит накопление H^+ .

Функции митохондрий: 1) синтез АТФ, 2) кислородное расщепление органических веществ.

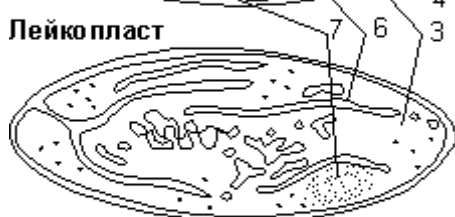
Согласно одной из гипотез (теория симбиогенеза) митохондрии произошли от древних свободноживущих аэробных прокариотических организмов, которые, случайно проникнув в клетку-хозяина, затем образовали с ней взаимовыгодный симбиотический комплекс. В пользу этой гипотезы свидетельствуют следующие данные. Во-первых, митохондриальная ДНК имеет такие же особенности строения как и ДНК современных бактерий (замкнута в кольцо, не связана с белками). Во-вторых, митохондриальные рибосомы и рибосомы бактерий относятся к одному типу — 70S-типу. В-третьих, механизм деления митохондрий сходен с таковым бактерий. В-четвертых, синтез митохондриальных и бактериальных белков подавляется одинаковыми антибиотиками.

Пластиды

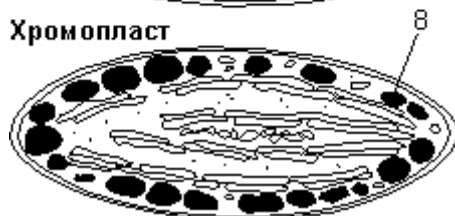
Хлоропласт



Лейкопласт



Хромопласт



Строение пластид: 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — строма; 4 — тилакоид; 5 — грана; 6 — ламеллы; 7 — зерна крахмала; 8 — липидные капли.

Пластиды характерны только для растительных клеток. Различают **три основных типа пластид:** лейкопласты — бесцветные пластиды в клетках неокрашенных частей растений, хромопласты — окрашенные пластиды обычно желтого, красного и оранжевого цветов, хлоропласты — зеленые пластиды.

Хлоропласты. В клетках высших растений хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы. Длина хлоропластов колеблется в пределах от 5 до 10 мкм, диаметр — от 2 до 4 мкм. Хлоропласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана (1) гладкая, внутренняя (2) имеет сложную складчатую структуру. Наименьшая складка называется **тилакоидом** (4). Группа тилакоидов, уложенных наподобие стопки монет, называется **граной** (5). В хлоропласте содержится в среднем 40–60 гран, расположенных в шахматном порядке. Граны связываются друг с другом уплощенными каналами — **ламеллами** (6). В мембраны тилакоидов встроены фотосинтетические пигменты и ферменты, обеспечивающие синтез АТФ. Главным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл, который и обуславливает зеленый цвет хлоропластов.

Внутреннее пространство хлоропластов заполнено **стромой** (3). В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты цикла Кальвина, зерна крахмала (7). Внутри каждого тилакоида находится протонный резервуар, происходит накопление H^+ . Хлоропласты, также как митохондрии, способны к автономному размножению путем деления надвое. Они содержатся в клетках зеленых частей высших растений, особенно много хлоропластов в листьях и зеленых плодах. Хлоропласты низших растений называют хроматофорами.

Функция хлоропластов: фотосинтез. Полагают, что хлоропласты произошли от древних эндосимбиотических цианобактерий (теория симбиогенеза). Основанием для такого предположения является сходство хлоропластов и современных бактерий по ряду признаков (кольцевая, «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, способ размножения).

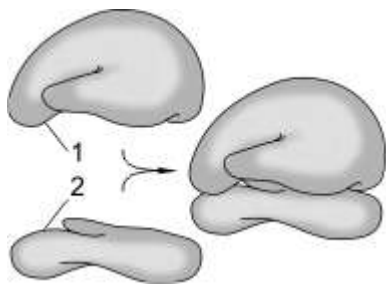
Лейкопласты. Форма варьирует (шаровидные, округлые, чашевидные и др.). Лейкопласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя образует малочисленные тилакоиды. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты синтеза и гидролиза запасных питательных веществ. Пигменты отсутствуют. Особенно много лейкопластов имеют клетки подземных органов растения (корни, клубни, корневища и др.). **Функция лейкопластов:** синтез, накопление и хранение запасных питательных веществ. **Амилопласты** — лейкопласты, которые синтезируют и накапливают крахмал, **элайопласты** — масла, **протеинопласты** — белки. В одном и том же лейкопласте могут накапливаться разные вещества.

Хромопласты. Ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя или также гладкая, или образует единичные тилакоиды. В строме имеются кольцевая ДНК и пигменты — каротиноиды, придающие хромопластам желтую, красную или оранжевую окраску. Форма накопления пигментов различная: в виде кристаллов, растворены в липидных каплях (8) и др. Содержатся в клетках зрелых плодов, лепестков, осенних листьев, редко — корнеплодов. Хромопласты считаются конечной стадией развития пластид.

Функция хромопластов: окрашивание цветов и плодов и тем самым привлечение опылителей и распространителей семян.

Все виды пластид могут образовываться из пропластид. **Пропластиды** — мелкие органоиды, содержащиеся в меристематических тканях. Поскольку пластиды имеют общее происхождение, между ними возможны взаимопревращения. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение клубней картофеля на свету), хлоропласты — в хромопласты (пожелтение листьев и покраснение плодов). Превращение хромопластов в лейкопласты или хлоропласты считается невозможным.

Рибосомы



Строение рибосомы:

1 — большая субъединица; 2 — малая субъединица.

Рибосомы — немембранные органоиды, диаметр примерно 20 нм. Рибосомы состоят из двух субъединиц — большой и малой, на которые могут диссоциировать. Химический состав рибосом — белки и рРНК. Молекулы рРНК составляют 50–63% массы рибосомы и образуют ее структурный каркас. Различают два типа рибосом: 1) эукариотические (с константами седиментации целой рибосомы — 80S, малой субъединицы — 40S, большой — 60S) и 2) прокариотические (соответственно 70S, 30S, 50S).

В составе рибосом эукариотического типа 4 молекулы рРНК и около 100 молекул белка, прокариотического типа — 3 молекулы рРНК и около 55 молекул белка. Во время биосинтеза белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — **полирибосомы (полисомы)**. В таких комплексах они связаны друг с другом одной молекулой иРНК. Прокариотические клетки имеют рибосомы только 70S-типа. Эукариотические клетки имеют рибосомы как 80S-типа (шероховатые мембраны ЭПС, цитоплазма), так и 70S-типа (митохондрии, хлоропласты).

Субъединицы рибосомы эукариот образуются в ядрышке. Объединение субъединиц в целую рибосому происходит в цитоплазме, как правило, во время биосинтеза белка.

Функция рибосом: сборка полипептидной цепочки (синтез белка).

Цитоскелет

Цитоскелет образован микротрубочками и микрофиламентами. Микротрубочки — цилиндрические неразветвленные структуры. Длина микротрубочек колеблется от 100 мкм до 1 мм, диаметр составляет примерно 24 нм, толщина стенки — 5 нм. Основным химическим компонентом — белок тубулин. Микротрубочки разрушаются под воздействием колхицина. Микрофиламенты — нити диаметром 5–7 нм, состоят из белка актина. Микротрубочки и микрофиламенты образуют в цитоплазме сложные переплетения. **Функции цитоскелета:** 1) определение формы клетки, 2) опора для органоидов, 3) образование веретена деления, 4) участие в движениях клетки, 5) организация тока цитоплазмы.

Клеточный центр

Клеточный центр включает в себя две центриоли и центросферу. **Центриоль** представляет собой цилиндр, стенка которого образована девятью группами из трех слившихся микротрубочек (9 триплетов), соединенных между собой через определенные интервалы поперечными сшивками. Центриоли объединены в пары, где они расположены под прямым углом друг к другу. Перед делением клетки центриоли расходятся к противоположным полюсам, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. Они формируют веретено деления, способствующее равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками. В клетках высших растений (голосеменные, покрытосеменные) клеточный центр центриолей не имеет. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы, они возникают в результате дупликации уже имеющихся центриолей. **Функции:** 1) обеспечение расхождения хромосом к полюсам клетки во время митоза или мейоза, 2) центр организации цитоскелета.

Органоиды движения

Присутствуют не во всех клетках. К органоидам движения относятся реснички (инфузории, эпителий дыхательных путей), жгутики (жгутиконосцы, сперматозоиды), ложноножки (корненожки, лейкоциты), миофибриллы (мышечные клетки) и др.

Жгутики и реснички — органоиды нитевидной формы, представляют собой аксонему, ограниченную мембраной. Аксонема — цилиндрическая структура; стенка цилиндра образована девятью парами микротрубочек, в его центре находятся две одиночные микротрубочки. В основании аксонемы находятся базальные тельца, представленные двумя взаимно перпендикулярными центриолями (каждое базальное тельце состоит из девяти триплетов микротрубочек, в его центре микротрубочек нет). Длина жгутика достигает 150 мкм, реснички в несколько раз короче.

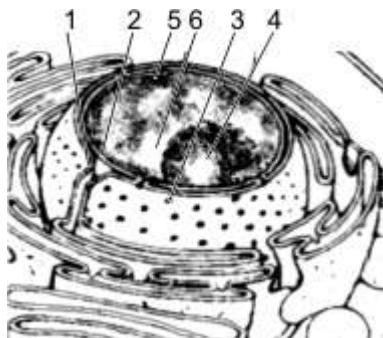
Миофибриллы состоят из актиновых и миозиновых миофиламентов, обеспечивающих сокращение мышечных клеток.

Лекция №8. Ядро. Хромосомы

Строение и функции ядра

Как правило, эукариотическая клетка имеет одно **ядро**, но встречаются двуядерные (инфузории) и многоядерные клетки (опалина). Некоторые высокоспециализированные клетки вторично утрачивают ядро (эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки покрытосеменных).

Форма ядра — сферическая, эллипсоидная, реже лопастная, бобовидная и др. Диаметр ядра — обычно от 3 до 10 мкм.



Строение ядра:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — поры; 4 — ядрышко; 5 — гетерохроматин; 6 — эухроматин.

Ядро отграничено от цитоплазмы двумя мембранами (каждая из них имеет типичное строение). Между мембранами — узкая щель, заполненная полужидким веществом. В некоторых местах мембраны сливаются друг с другом, образуя поры (3), через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Наружная ядерная (1) мембрана со стороны, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, придающими ей шероховатость, внутренняя (2) мембрана гладкая. Ядерные мембраны являются частью мембранной системы клетки: выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов.

Кариоплазма (ядерный сок, нуклеоплазма) — внутреннее содержимое ядра, в котором располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав ядерного сока входят различные белки (в том числе ферменты ядра), свободные нуклеотиды.

Ядрышко (4) представляет собой округлое плотное тельце, погруженное в ядерный сок. Количество ядрышек зависит от функционального состояния ядра и варьирует от 1 до 7 и более. Ядрышки обнаруживаются только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают. Ядрышко образуется на определенных участках хромосом, несущих информацию о структуре рРНК. Такие участки называются ядрышковым организатором и содержат многочисленные копии генов, кодирующих рРНК. Из рРНК и белков, поступающих из цитоплазмы, формируются субъединицы рибосом. Таким образом, ядрышко представляет собой скопление рРНК и рибосомальных субъединиц на разных этапах их формирования.

Хроматин — внутренние нуклеопротеидные структуры ядра, окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин имеет вид глыбок, гранул и нитей. Химический состав хроматина: 1) ДНК (30–45%), 2) гистоновые белки (30–50%), 3) негистоновые белки (4–33%), следовательно, хроматин является дезоксирибонуклеопротеидным комплексом (ДНП). В зависимости от функционального состояния хроматина различают: **гетерохроматин** (5) и **эухроматин** (6). Эухроматин — генетически активные, гетерохроматин — генетически неактивные участки хроматина. Эухроматин при световой микроскопии не различим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина. Гетерохроматин под световым микроскопом имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные, уплотненные) участки хроматина. Хроматин — форма существования генетического материала в интерфазных клетках. Во время деления клетки (митоз, мейоз) хроматин преобразуется в хромосомы.

Функции ядра: 1) хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления, 2) регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных белков, 3) место образования субъединиц рибосом.

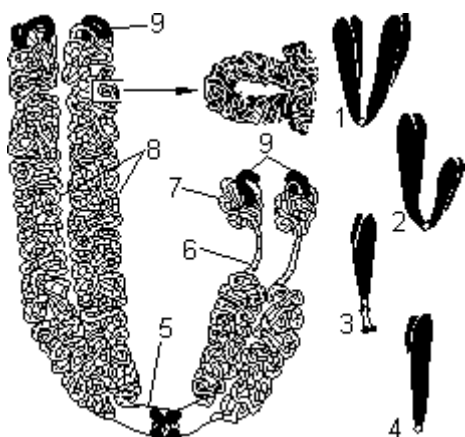
Хромосомы



Хромосомы — это цитологические палочковидные структуры, представляющие собой конденсированный хроматин и появляющиеся в клетке во время митоза или мейоза. Хромосомы и хроматин — различные формы пространственной организации дезоксирибонуклеопротеидного комплекса, соответствующие разным фазам жизненного цикла клетки. Химический состав хромосом такой же, как и хроматина: 1) ДНК (30–45%), 2) гистоновые белки (30–50%), 3) негистоновые белки (4–33%).

Основу хромосомы составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК; длина ДНК одной хромосомы может достигать нескольких сантиметров. Понятно, что молекула такой длины не может располагаться в клетке в вытянутом виде, а подвергается укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Можно выделить следующие уровни пространственной укладки ДНК и ДНП: 1) нуклеосомный (накручивание ДНК на белковые глобулы), 2) нуклеомерный, 3) хромомерный, 4) хромонемный, 5) хромосомный.

В процессе преобразования хроматина в хромосомы ДНП образует не только спирали и суперспирали, но еще петли и суперпетли. Поэтому процесс формирования хромосом, который происходит в профазу митоза или профазу 1 мейоза, лучше называть не спирализацией, а конденсацией хромосом.



Хромосомы: 1 — метацентрическая; 2 — субметацентрическая; 3, 4 — ацентрические. **Строение хромосомы:** 5 — центромера; 6 — вторичная перетяжка; 7 — спутник; 8 — хроматиды; 9 — теломеры.

Метафазная хромосома (хромосомы изучаются в метафазу митоза) состоит из двух хроматид (8). Любая хромосома имеет **первичную перетяжку (центромеру)** (5), которая делит хромосому на плечи. Некоторые хромосомы имеют **вторичную перетяжку** (6) и **спутник** (7). Спутник — участок короткого плеча, отделяемый

вторичной перетяжкой. Хромосомы, имеющие спутник, называются спутничными (3). Концы хромосом называются **теломерами** (9). В зависимости от положения центромеры выделяют: а) **метацентрические** (равноплечие) (1), б) **субметацентрические** (умеренно неравноплечие) (2), в) **acroцентрические** (резко неравноплечие) хромосомы (3, 4).

Соматические клетки содержат **диплоидный** (двойной — $2n$) набор хромосом, половые клетки — **гаплоидный** (одинарный — n). Диплоидный набор аскариды равен 2, дрозофилы — 8, шимпанзе — 48, речного рака — 196. Хромосомы диплоидного набора разбиваются на пары; хромосомы одной пары имеют одинаковое строение, размеры, набор генов и называются **гомологичными**.

Кариотип — совокупность сведений о числе, размерах и строении метафазных хромосом. Идиограмма — графическое изображение кариотипа. У представителей разных видов кариотипы разные, одного вида — одинаковые. **Аутосомы** — хромосомы, одинаковые для мужского и женского кариотипов. **Половые хромосомы** — хромосомы, по которым мужской кариотип отличается от женского.

Хромосомный набор человека ($2n = 46$, $n = 23$) содержит 22 пары аутосом и 1 пару половых хромосом. Аутосомы распределены по группам и пронумерованы:

Группа	Число пар	Номер	Размер	Форма
A	3	1, 2, 3	Крупные	1, 3 — метацентрические, 2 — субметацентрические
B	2	4, 5	Крупные	Субметацентрические
C	7	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	Средние	Субметацентрические
D	3	13, 14, 15	Средние	Акроцентрические, спутничные (вторичная перетяжка в коротком плече)
E	3	16, 17, 18	Мелкие	Субметацентрические
F	2	19, 20	Мелкие	Метацентрические
G	2	21, 22	Мелкие	Акроцентрические, спутничные (вторичная перетяжка в коротком плече)

Половые хромосомы не относятся ни к одной из групп и не имеют номера. Половые хромосомы женщины — XX, мужчины — XY. X-хромосома — средняя субметацентрическая, Y-хромосома — мелкая акроцентрическая.

В области вторичных перетяжек хромосом групп D и G находятся копии генов, несущих информацию о строении рРНК, поэтому хромосомы групп D и G называются **ядрышкообразующими**.

Функции хромосом: 1) хранение наследственной информации, 2) передача генетического материала от материнской клетки к дочерним.

Лекция №9.

Строение прокариотической клетки. Вирусы

К прокариотам относятся архебактерии, бактерии и синезеленые водоросли. **Прокариоты** — одноклеточные организмы, у которых отсутствуют структурно оформленное ядро, мембранные органоиды и митоз.

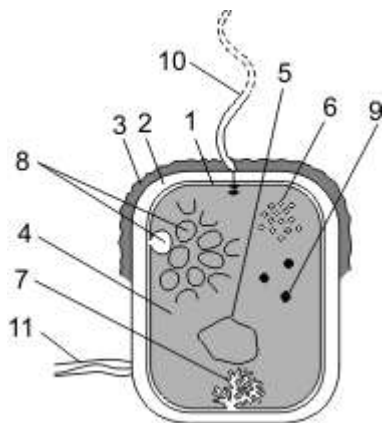
Строение бактериальной клетки

Размеры — от 1 до 15 мкм. **Основные формы:** 1) кокки (шаровидные), 2) бациллы (палочковидные), 3) вибрионы (изогнутые в виде запятой), 4) спириллы и спирохеты (спирально закрученные).



Формы бактерий:

1 — кокки; 2 — бациллы; 3 — вибрионы; 4—7 — спириллы и спирохеты.



Строение бактериальной клетки:

1 — цитоплазматическая мембрана; 2 — клеточная стенка; 3 — слизистая капсула; 4 — цитоплазма; 5 — хромосомная ДНК; 6 — рибосомы; 7 — мезосома; 8 — фотосинтетические мембраны; 9 — включения; 10 — жгутики; 11 — пили.

Бактериальная клетка ограничена оболочкой. Внутренний слой оболочки представлен цитоплазматической мембраной (1), над которой находится клеточная стенка (2); над клеточной стенкой у многих бактерий — слизистая капсула (3). Строение и функции цитоплазматической мембраны эукариотической и прокариотической клеток не отличаются. Мембрана может образовывать складки, называемые **мезосомами** (7). Они могут иметь разную форму (мешковидные, трубчатые, пластинчатые и др.).

На поверхности мезосом располагаются ферменты. Клеточная стенка толстая, плотная, жесткая, состоит из **мууреина** (главный компонент) и других органических веществ. Мууреин представляет собой правильную сеть из параллельных полисахаридных цепей, сшитых друг с другом короткими белковыми цепочками. В зависимости от особенностей строения клеточной стенки бактерии подразделяются на **грамположительные** (окрашиваются по Граму) и **грамотрицательные** (не окрашиваются). У грамотрицательных бактерий стенка тоньше, устроена сложнее и над мууреиновым слоем снаружи имеется слой липидов. Внутреннее пространство заполнено цитоплазмой (4).

Генетический материал представлен кольцевыми молекулами ДНК. Эти ДНК можно условно разделить на «хромосомные» и плазмидные. «Хромосомная» ДНК (5) — одна, прикреплена к мембране, содержит несколько тысяч генов, в отличие от хромосомных ДНК эукариот она не линейная, не связана с белками. Зона, в которой расположена эта ДНК, называется **нуклеоидом**. **Плазмиды** — внехромосомные генетические элементы. Представляют собой небольшие кольцевые ДНК, не связаны с белками, не прикреплены к мембране, содержат небольшое число генов. Количество плазмид может быть различным. Наиболее изучены плазмиды, несущие информацию об устойчивости к лекарственным препаратам (R-фактор), принимающие участие в половом процессе (F-фактор). Плазида, способная объединяться с хромосомой, называется **эписомой**.

В бактериальной клетке отсутствуют все мембранные органоиды, характерные для эукариотической клетки (митохондрии, пластиды, ЭПС, аппарат Гольджи, лизосомы).

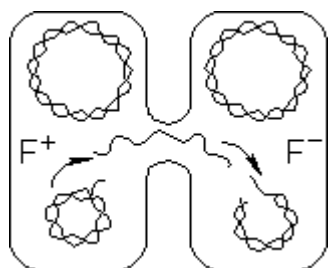
В цитоплазме бактерий находятся рибосомы 70S-типа (6) и включения (9). Как правило, рибосомы собраны в полисомы. Каждая рибосома состоит из малой (30S) и большой субъединиц (50S). Функция рибосом: сборка полипептидной цепочки. Включения могут быть представлены глыбками крахмала, гликогена, волютина, липидными каплями.

У многих бактерий имеются **жгутики** (10) и **пили (фимбрии)** (11). Жгутики не ограничены мембраной, имеют волнистую форму и состоят из сферических субъединиц белка флагеллина. Эти субъединицы расположены по спирали и образуют полый цилиндр диаметром 10–20 нм. Жгут прокариот по своей структуре напоминает одну из микротрубочек эукариотического жгутика. Количество и расположение жгутиков может быть различным. Пили — прямые нитевидные структуры на поверхности бактерий. Они тоньше и короче жгутиков. Представляют собой короткие полые цилиндры из белка пилина. Пили служат для прикрепления бактерий к субстрату и друг к другу. Во время конъюгации образуются особые F-пили, по которым осуществляется передача генетического материала от одной бактериальной клетки к другой.

Спорообразование у бактерий — способ переживания неблагоприятных условий. Споры формируются обычно по одной внутри «материнской клетки» и называются эндоспорами. Споры обладают высокой устойчивостью к радиации, экстремальным температурам, высушиванию и другим факторам, вызывающим гибель вегетативных клеток.

Размножение. Бактерии размножаются бесполым способом — делением «материнской клетки» надвое. Перед делением происходит репликация ДНК.

Редко у бактерий наблюдается половой процесс, при котором происходит рекомбинация генетического материала. Следует подчеркнуть, что у бактерий никогда не образуются гаметы, не происходит слияние содержимого клеток, а имеет место передача ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту. Различают три способа передачи ДНК: конъюгация, трансформация, трансдукция.



Конъюгация — однонаправленный перенос F-плазмиды от клетки-донора в клетку-реципиента, контактирующих друг с другом. При этом бактерии соединяются друг с другом особыми F-пилями (F-фимбриями), по каналам которых фрагменты ДНК и

переносятся. Конъюгацию можно разбить на следующие этапы: 1) раскручивание F-плазмиды, 2) проникновение одной из цепей F-плазмиды в клетку-реципиента через F-пилю, 3) синтез комплементарной цепи на матрице одноцепочечной ДНК (происходит как в клетке-доноре (F⁺), так и в клетке-реципиенте (F⁻)).

Трансформация — однонаправленный перенос фрагментов ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту, не контактирующих друг с другом. При этом клетка-донор или «выделяет» из себя небольшой фрагмент ДНК, или ДНК попадает в окружающую среду после гибели этой клетки. В любом случае ДНК активно поглощается клеткой-реципиентом и встраивается в собственную «хромосому».

Трансдукция — перенос фрагмента ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту с помощью бактериофагов.

Вирусы

Вирусы открыты в 1892 г. Д.И. Ивановским при изучении мозаичной болезни табака (пятнистость листьев). Вирусы — неклеточные формы жизни. Проявляют признаки, характерные для живых организмов, только во время паразитирования в клетках других организмов. Вирусы являются внутриклеточными паразитами, но, в отличие от других паразитов, они паразитируют на генетическом уровне (ультрапаразиты). Существует несколько точек зрения на происхождение вирусов: 1) вирусы возникли в результате дегенерации клеточных организмов; 2) вирусы можно рассматривать как группу «потерявшихся», вышедших из-под контроля клетки генов («осколок генома»); 3) вирусы произошли от клеточных органоидов и др.

Вирусы состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белков, образующих оболочку вокруг этой нуклеиновой кислоты, т.е. представляют собой нуклеопротеидный комплекс. В состав некоторых вирусов входят липиды и углеводы. Вирусы содержат всегда один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК. Причем каждая из нуклеиновых кислот может быть как одноцепочечной, так и двухцепочечной, как линейной, так и кольцевой.

Размеры вирусов — 10–300 нм. **Форма вирусов:** шаровидная, палочковидная, нитевидная, цилиндрическая и др.

Капсид — оболочка вируса, образована белковыми субъединицами, уложенными определенным образом. Капсид защищает нуклеиновую кислоту вируса от различных воздействий, обеспечивает осаждение вируса на поверхности клетки-хозяина. **Суперкапсид** характерен для сложноорганизованных вирусов (ВИЧ, вирусы гриппа, герпеса). Возникает во время выхода вируса из клетки-хозяина и представляет собой модифицированный участок ядерной или наружной цитоплазматической мембраны клетки-хозяина.

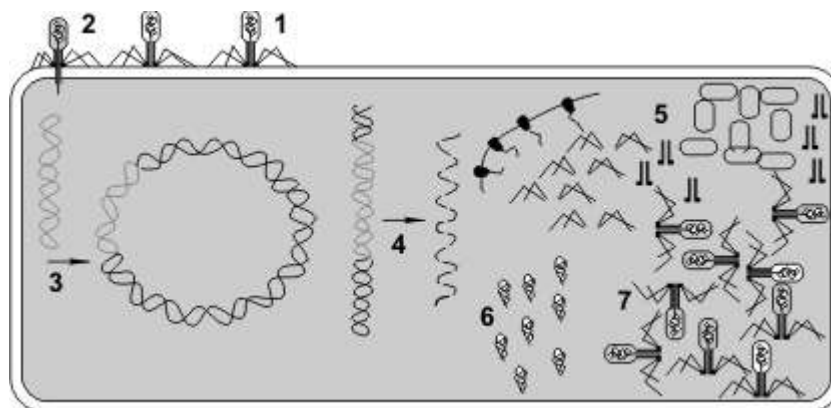
Если вирус находится внутри клетки-хозяина, то он существует в форме нуклеиновой кислоты. Если вирус находится вне клетки-хозяина, то он представляет собой нуклеопротеидный комплекс, и эта свободная форма существования называется **вирионом**. Вирусы обладают высокой специфичностью, т.е. они могут использовать для своей жизнедеятельности строго определенный круг хозяев.



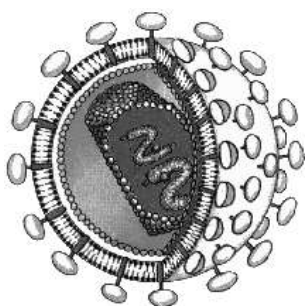
Вирусы, паразитирующие в бактериальных клетках, называются **бактериофагами**. Бактериофаг состоит из головки, хвостика и хвостовых отростков, с помощью которых он осаждается на оболочке бактерий. В головке содержится ДНК или РНК. Фаг частично растворяет клеточную стенку и мембрану бактерии и за счет сократительной реакции хвостика «впрыскивает» свою нуклеиновую кислоту в ее клетку.

Только паразитируя в клетке-хозяине, вирус может репродуцироваться, воспроизводить себе подобных.

В цикле репродукции вируса можно выделить следующие стадии.



1. Осаждение на поверхности клетки-хозяина.
2. Проникновение вируса в клетку-хозяина (могут попасть в клетку-хозяина путем: а) «инъекции», б) растворения оболочки клетки вирусными ферментами, в) эндоцитоза; попав внутрь клетки вирус переводит ее белок-синтезирующий аппарат под собственный контроль).
3. Встраивание вирусной ДНК в ДНК клетки-хозяина (у РНК-содержащих вирусов перед этим происходит обратная транскрипция — синтез ДНК на матрице РНК).
4. Транскрипция вирусной РНК.
5. Синтез вирусных белков.
6. Синтез вирусных нуклеиновых кислот.
7. Самосборка и выход из клетки дочерних вирусов. Затем клетка либо погибает, либо продолжает существовать и производить новые поколения вирусных частиц.



Вирусы способны паразитировать в клетках большинства существующих живых организмов, вызывая различные заболевания (грипп, коревая краснуха, полиомиелит, СПИД, оспа, бешенство и др.). Возбудитель СПИДа — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) — относится к ретровирусам. Имеет сферическую форму, диаметром 100–150 нм. Наружная оболочка вируса состоит из мембраны, образованной из клеточной мембраны клетки-хозяина. В мембрану встроены рецепторные «грибовидные» образования. Под наружной оболочкой располагается сердцевина вируса, имеющая форму усеченного конуса и образованная особыми белками. Внутри сердцевины располагаются две молекулы вирусной РНК. Каждая молекула РНК содержит 9 генов ВИЧ и фермент

(обратная транскриптаза), осуществляющий синтез вирусной ДНК на матрице вирусной РНК.

Вирус иммунодефицита человека поражает главным образом CD₄-лимфоциты (хелперы), на поверхности которых есть рецепторы, способные связываться с поверхностным белком ВИЧ. Кроме того, ВИЧ проникает в клетки ЦНС, нейроглии, кишечника. Иммунная система организма человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных инфекций. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека составляет 7–10 лет.

Источником заражения служит только человек — носитель вируса иммунодефицита. СПИД передается половым путем, через кровь и ткани, содержащие вирус иммунодефицита, от матери к плоду.

Лекция №10. Понятие об обмене веществ. Биосинтез белков

Обмен веществ

Обмен веществ — важнейшее свойство живых организмов. Совокупность реакций обмена веществ, протекающих в организме, называется **метаболизмом**. Метаболизм состоит из реакций **ассимиляции** (пластического обмена, анаболизма) и реакций **диссимиляции** (энергетического обмена, катаболизма). Ассимиляция — совокупность реакций биосинтеза, протекающих в клетке, диссимиляция — совокупность реакций распада и окисления высокомолекулярных веществ, идущих с выделением энергии. Эти группы реакций взаимосвязаны: реакции биосинтеза невозможны без энергии, которая выделяется в реакциях энергетического обмена, реакции диссимиляции не идут без ферментов, образующихся в реакциях пластического обмена.

По типу обмена веществ организмы подразделяются на две группы: автотрофы и гетеротрофы. **Автотрофы** — организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических и использующие для этого синтеза или солнечную энергию, или энергию, выделяющуюся при окислении неорганических веществ. **Гетеротрофы** — организмы, использующие для своей жизнедеятельности органические вещества, синтезированные другими организмами. В качестве источника углерода автотрофы используют неорганические вещества (CO₂), а гетеротрофы — экзогенные органические. Источники энергии: у автотрофов — энергия солнечного света (**фотоавтотрофы**) или энергия, выделяющаяся при окислении неорганических соединений (**хемотротрофы**), у гетеротрофов — энергия окисления органических веществ (**хемогетеротрофы**).

Большинство живых организмов относится или к фотоавтотрофам (растения), или к хемогетеротрофам (грибы, животные). Если организмы, в зависимости от условий, ведут себя как авто- либо как гетеротрофы, то их называют **миксотрофами** (эвглена зеленая).

Биосинтез белков

Биосинтез белков является важнейшим процессом анаболизма. Все признаки, свойства и функции клеток и организмов определяются в конечном итоге белками. Белки недолговечны, время их существования ограничено. В каждой клетке постоянно синтезируются тысячи различных белковых молекул. В начале 50-х гг. XX в. Ф. Крик сформулировал центральную догму молекулярной биологии: ДНК → РНК → белок. Согласно этой догме способность клетки синтезировать определенные белки закреплена наследственно, информация о последовательности аминокислот в белковой молекуле закодирована в виде последовательности нуклеотидов ДНК. Участок ДНК,

несущий информацию о первичной структуре конкретного белка, называется **геном**. Гены не только хранят информацию о последовательности аминокислот в полипептидной цепочке, но и кодируют некоторые виды РНК: рРНК, входящие в состав рибосом, и тРНК, отвечающие за транспорт аминокислот. В процессе биосинтеза белка выделяют два основных этапа: **транскрипция** — синтез РНК на матрице ДНК (гена) — и **трансляция** — синтез полипептидной цепи.

Генетический код и его свойства

Генетический код — система записи информации о последовательности аминокислот в полипептиде последовательностью нуклеотидов ДНК или РНК. В настоящее время эта система записи считается расшифрованной.

Свойства генетического кода:

1. триплетность: каждая аминокислота кодируется сочетанием из трех нуклеотидов (триплетом, кодоном);
2. однозначность (специфичность): триплет соответствует только одной аминокислоте;
3. вырожденность (избыточность): аминокислоты могут кодироваться несколькими (до шести) кодонами;
4. универсальность: система кодирования аминокислот одинакова у всех организмов Земли;
5. неперекрываемость: последовательность нуклеотидов имеет рамку считывания по 3 нуклеотида, один и тот же нуклеотид не может быть в составе двух триплетов;
6. из 64 кодовых триплетов 61 — кодирующие, кодируют аминокислоты, а 3 — бессмысленные (в РНК — УАА, УГА, УАГ), не кодируют аминокислоты. Они называются **кодонами-терминаторами**, поскольку блокируют синтез полипептида во время трансляции. Кроме того, есть **кодон-инициатор** (в РНК — АУГ), с которого трансляция начинается.

7. Таблица генетического кода

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У(А)	Ц(Г)	А(Т)	Г(Ц)	
У(А)	Фен Фен Лей Лей	Сер Сер Сер Сер	Тир Тир — —	Цис Цис — Три	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
Ц(Г)	Лей Лей Лей Лей	Про Про Про Про	Гис Гис Глн Глн	Арг Арг Арг Арг	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
А(Т)	Иле Иле Иле Мет	Тре Тре Тре Тре	Асн Асн Лиз Лиз	Сер Сер Арг Арг	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
Г(Ц)	Вал Вал Вал Вал	Ала Ала Ала Ала	Асп Асп Глу Глу	Гли Гли Гли Гли	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)

8. * Первый нуклеотид в триплете — один из четырех левого вертикального ряда, второй — один из верхнего горизонтального ряда, третий — из правого вертикального.

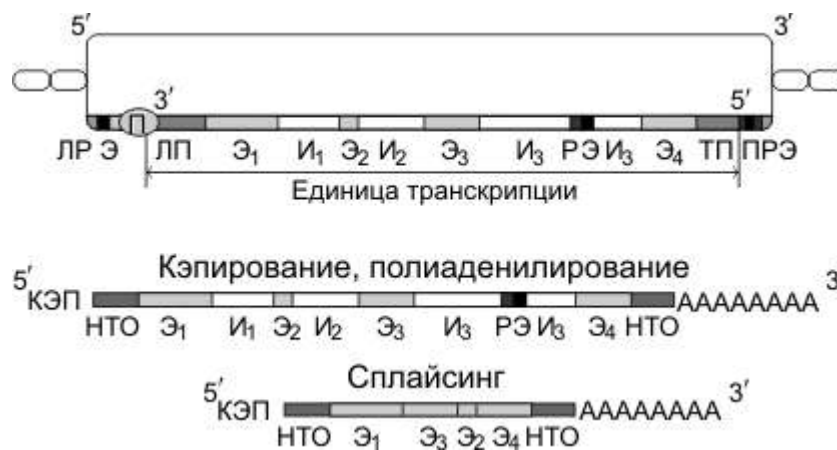
Реакции матричного синтеза

Это особая категория химических реакций, происходящих в клетках живых организмов. Во время этих реакций происходит синтез полимерных молекул по плану, заложенному в структуре других полимерных молекул-матриц. На одной матрице может быть синтезировано неограниченное количество молекул-копий. К этой категории реакций относятся репликация, транскрипция, трансляция и обратная транскрипция.

Название реакции матричного синтеза	Характеристика процесса	Основные компоненты
Репликация	Синтез ДНК на матрице ДНК	Дезоксирибонуклеозидтрифосфаты, ферменты
Транскрипция	Синтез РНК на матрице ДНК	Участок ДНК, рибонуклеозидтрифосфаты, ферменты
Трансляция	Синтез полипептида на матрице РНК	Рибосомы, иРНК, аминокислоты, тРНК, АТФ, ГТФ, ферменты
Обратная транскрипция	Синтез ДНК на матрице РНК	Дезоксирибонуклеозидтрифосфаты, ферменты

Строение гена эукариот

Ген — участок молекулы ДНК, кодирующий первичную последовательность аминокислот в полипептиде или последовательность нуклеотидов в молекулах транспортных и рибосомных РНК. ДНК одной хромосомы может содержать несколько тысяч генов, которые располагаются в линейном порядке. Место гена в определенном участке хромосомы называется **локусом**. Особенности строения гена эукариот являются: 1) наличие достаточно большого количества регуляторных блоков, 2) мозаичность (чередование кодирующих участков с некодирующими). **Экзоны** (Э) — участки гена, несущие информацию о строении полипептида. **Интроны** (И) — участки гена, не несущие информацию о строении полипептида. Число экзонов и интронов различных генов разное; экзоны чередуются с интронами, общая длина последних может превышать длину экзонов в два и более раз. Перед первым экзоном и после последнего экзона находятся нуклеотидные последовательности, называемые соответственно лидерной (ЛП) и трейлерной последовательностью (ТП). Лидерная и трейлерная последовательности, экзоны и интроны образуют единицу транскрипции. **Промотор** (П) — участок гена, к которому присоединяется фермент РНК-полимераза, представляет собой особое сочетание нуклеотидов. Перед единицей транскрипции, после нее, иногда в интронах находятся регуляторные элементы (РЭ), к которым относятся **энхансеры** и **сайленсеры**. Энхансеры ускоряют транскрипцию, сайленсеры тормозят ее.

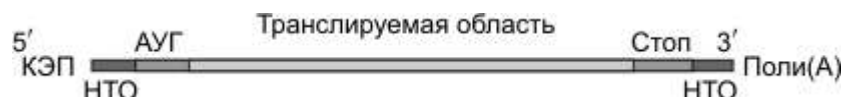


Транскрипция у эукариот

Транскрипция — синтез РНК на матрице ДНК. Осуществляется ферментом РНК-полимеразой.

РНК-полимераза может присоединиться только к промотору, который находится на 3'-конце матричной цепи ДНК, и двигаться только от 3'- к 5'-концу этой матричной цепи ДНК. Синтез РНК происходит на одной из двух цепочек ДНК в соответствии с принципами комплементарности и антипараллельности. Строительным материалом и источником энергии для транскрипции являются рибонуклеозидтрифосфаты (АТФ, УТФ, ГТФ, ЦТФ).

В результате транскрипции образуется «незрелая» иРНК (про-иРНК), которая проходит стадию созревания или процессинга. Процессинг включает в себя: 1) КЭПирование 5'-конца, 2) полиаденилирование 3'-конца (присоединение нескольких десятков адениловых нуклеотидов), 3) сплайсинг (вырезание интронов и сшивание экзонов). В зрелой иРНК выделяют КЭП, транскрируемую область (сшитые в одно целое экзоны), нетранскрируемые области (НТО) и полиадениловый «хвост».



Транслируемая область начинается кодоном-инициатором, заканчивается кодонами-терминаторами. НТО содержат информацию, определяющую поведение РНК в клетке: срок «жизни», активность, локализацию.

Транскрипция и процессинг происходят в клеточном ядре. Зрелая иРНК приобретает определенную пространственную конформацию, окружается белками и в таком виде через ядерные поры транспортируется к рибосомам; иРНК эукариот, как правило, моноцистронны (кодируют только одну полипептидную цепь).

Трансляция

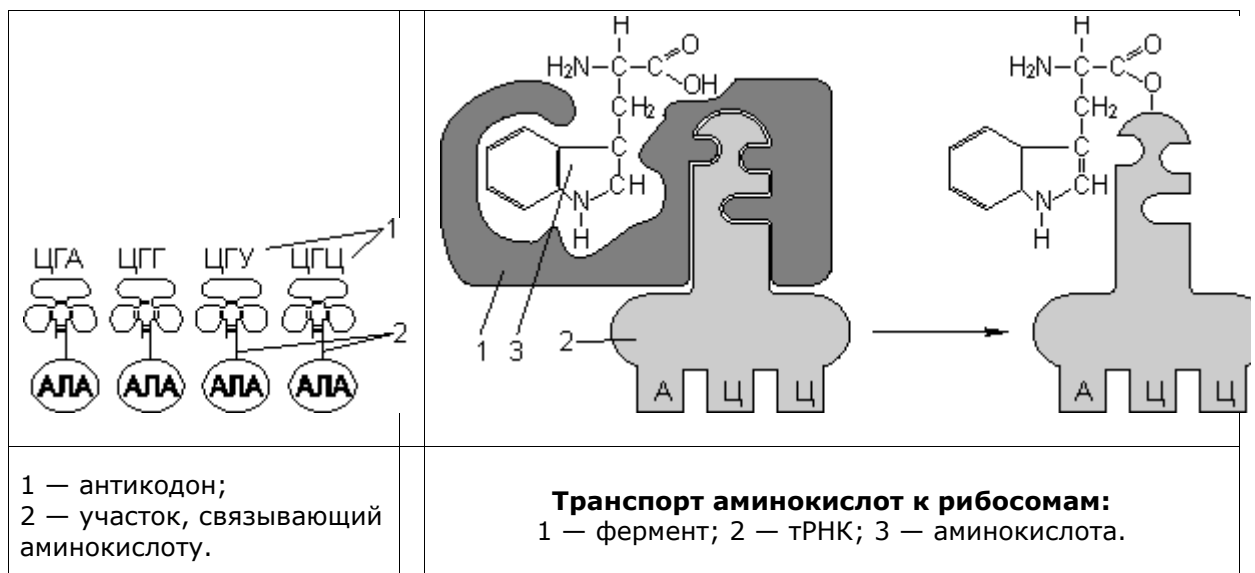
Трансляция — синтез полипептидной цепи на матрице иРНК.

Органоиды, обеспечивающие трансляцию, — рибосомы. У эукариот рибосомы находятся в некоторых органоидах — митохондриях и пластидах (70S-рибосомы), в свободном виде в цитоплазме (80S-рибосомы) и на мембранах эндоплазматической сети (80S-рибосомы). Таким образом, синтез белковых молекул может происходить в цитоплазме, на шероховатой эндоплазматической сети, в митохондриях и пластидах. В цитоплазме синтезируются белки для собственных нужд клетки; белки, синтезируемые на ЭПС,

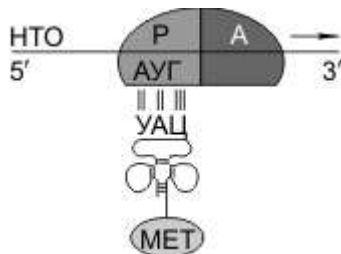
транспортируются по ее каналам в комплекс Гольджи и выводятся из клетки. В рибосоме выделяют малую и большую субъединицы. Малая субъединица рибосомы отвечает за генетические, декодирующие функции; большая — за биохимические, ферментативные.

В малой субъединице рибосомы расположен **функциональный центр** (ФЦР) с двумя участками — **пептидилным** (Р-участок) и **аминоацильным** (А-участок). В ФЦР может находиться шесть нуклеотидов иРНК, три — в пептидилном и три — в аминоацильном участках.

Для транспорта аминокислот к рибосомам используются транспортные РНК, тРНК (**лекция №4**). Длина тРНК от 75 до 95 нуклеотидных остатков. Они имеют третичную структуру, по форме напоминающую лист клевера. В тРНК различают антикодоновую петлю и акцепторный участок. В антикодоновой петле РНК имеется антикодон, комплементарный кодовому триплету определенной аминокислоты, а акцепторный участок на 3'-конце способен с помощью фермента аминоацил-тРНК-синтетазы присоединять именно эту аминокислоту (с затратой АТФ). Таким образом, у каждой аминокислоты есть свои тРНК и свои ферменты, присоединяющие аминокислоту к тРНК.



Двадцать видов аминокислот кодируются 61 кодоном, теоретически может быть 61 вид тРНК с соответствующими антикодонами. Но кодируемых аминокислот всего 20 видов, значит, у одной аминокислоты может быть несколько тРНК. Установлено существование нескольких тРНК, способных связываться с одним и тем же кодоном (последний нуклеотид в антикодоне тРНК не всегда важен), поэтому в клетке обнаружено всего около 40 различных тРНК.



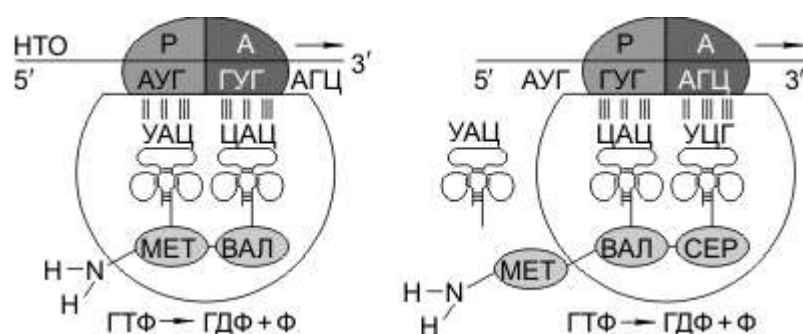
Синтез белка начинается с того момента, когда к 5'-концу иРНК присоединяется малая субъединица рибосомы, в Р-участок которой заходит метиониновая тРНК (транспортирующая аминокислоту метионин). Следует отметить, что любая полипептидная цепь на N-конце сначала имеет метионин, который в дальнейшем чаще всего отщепляется. Синтез полипептида идет от N-конца к С-концу, то есть пептидная

связь образуется между карбоксильной группой первой и аминогруппой второй аминокислот.

Затем происходит присоединение большой субъединицы рибосомы, и в А-участок поступает вторая тРНК, чей антикодон комплементарно спаривается с кодоном иРНК, находящимся в А-участке.

Пептидилтрансферазный центр большой субъединицы катализирует образование пептидной связи между метионином и второй аминокислотой. Отдельного фермента, катализирующего образование пептидных связей, не существует. Энергия для образования пептидной связи поставляется за счет гидролиза ГТФ.

Как только образовалась пептидная связь, метиониновая тРНК отсоединяется от метионина, а рибосома передвигается на следующий кодовый триплет иРНК, который оказывается в А-участке рибосомы, а метиониновая тРНК выталкивается в цитоплазму. На один цикл расходуется 2 молекулы ГТФ. В А-участок заходит третья тРНК, и образуется пептидная связь между второй и третьей аминокислотами.



Трансляция идет до тех пор, пока в А-участок не попадает кодон-терминатор (УАА, УАГ или УГА), с которым связывается особый белковый фактор освобождения. Полипептидная цепь отделяется от тРНК и покидает рибосому. Происходит диссоциация, разъединение субъединиц рибосомы.

Скорость передвижения рибосомы по иРНК — 5–6 триплетов в секунду, на синтез белковой молекулы, состоящей из сотен аминокислотных остатков, клетке требуется несколько минут. Первым белком, синтезированным искусственно, был инсулин, состоящий из 51 аминокислотного остатка. Потребовалось провести 5000 операций, в работе в течение трех лет принимали участие 10 человек.

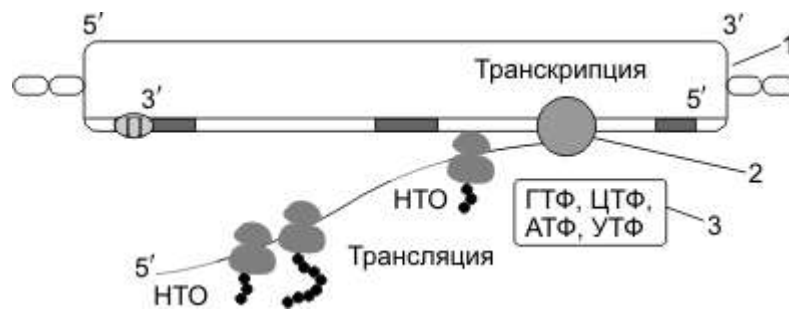
В трансляции можно выделить три стадии: а) инициации (образование инициаторного комплекса), б) элонгации (непосредственно «конвейер», соединение аминокислот друг с другом), в) терминации (образование терминирующего комплекса).

Транскрипция и трансляция у прокариот

«Механизмы» сборки полинуклеотидных и полипептидных цепочек у прокариот и эукариот не различаются. Но в связи с тем, что гены прокариот не имеют экзонов и интронов (исключение — гены архебактерий), располагаются группами, и на эту группу генов приходится один промотор, появляются следующие особенности транскрипции и трансляции у прокариот.

1. В результате транскрипции образуется полицистронная иРНК, кодирующая несколько белков, совместно обеспечивающих определенную группу реакций.
2. иРНК имеет несколько центров инициации трансляции, терминации трансляции и НТО.
3. Не происходят КЭПирование, полиаденилирование и сплайсинг иРНК.

4. Трансляция начинается еще до завершения транскрипции; эти процессы не разделены во времени и пространстве, как это имеет место у эукариот.



1 — ДНК; 2 — РНК-полимераза; 3 — Нуклеозидтрифосфаты ГТФ, ЦТФ, АТФ, УТФ.

Можно добавить, что срок «жизни» прокариотических иРНК — несколько минут (у эукариот — часы и даже сутки).

Лекция №11. Энергетический обмен

Энергетический обмен

Энергетический обмен (катаболизм, диссимиляция) — совокупность реакций расщепления органических веществ, сопровождающихся выделением энергии. Энергия, освобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме АТФ и других высокоэнергетических соединений. АТФ — универсальный источник энергообеспечения клетки. Синтез АТФ происходит в клетках всех организмов в процессе фосфорилирования — присоединения неорганического фосфата к АДФ.

У **аэробных** организмов (живущих в кислородной среде) выделяют три этапа энергетического обмена: подготовительный, бескислородное окисление и кислородное окисление; у **анаэробных** организмов (живущих в бескислородной среде) и аэробных при недостатке кислорода — два этапа: подготовительный, бескислородное окисление.

Подготовительный этап

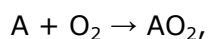
Заключается в ферментативном расщеплении сложных органических веществ до простых: белковые молекулы — до аминокислот, жиры — до глицерина и карбоновых кислот, углеводы — до глюкозы, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. Распад высокомолекулярных органических соединений осуществляется или ферментами желудочно-кишечного тракта или ферментами лизосом. Вся высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде тепла. Образовавшиеся небольшие органические молекулы могут быть использованы в качестве «строительного материала» или могут подвергаться дальнейшему расщеплению.

Бескислородное окисление, или гликолиз

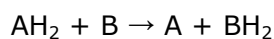
Этот этап заключается в дальнейшем расщеплении органических веществ, образовавшихся во время подготовительного этапа, происходит в цитоплазме клетки и в присутствии кислорода не нуждается. Главным источником энергии в клетке является глюкоза. Процесс бескислородного неполного расщепления глюкозы — **гликолиз**.

Потеря электронов называется окислением, приобретение — восстановлением, при этом донор электронов окисляется, акцептор восстанавливается.

Следует отметить, что биологическое окисление в клетках может происходить как с участием кислорода:



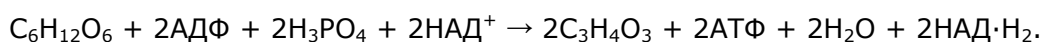
так и без его участия, за счет переноса атомов водорода от одного вещества к другому. Например, вещество «А» окисляется за счет вещества «В»:



или за счет переноса электронов, например, двухвалентное железо окисляется до трехвалентного:



Гликолиз — сложный многоступенчатый процесс, включающий в себя десять реакций. Во время этого процесса происходит дегидрирование глюкозы, акцептором водорода служит кофермент НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид). Глюкоза в результате цепочки ферментативных реакций превращается в две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК), при этом суммарно образуются 2 молекулы АТФ и восстановленная форма переносчика водорода НАД·Н₂:



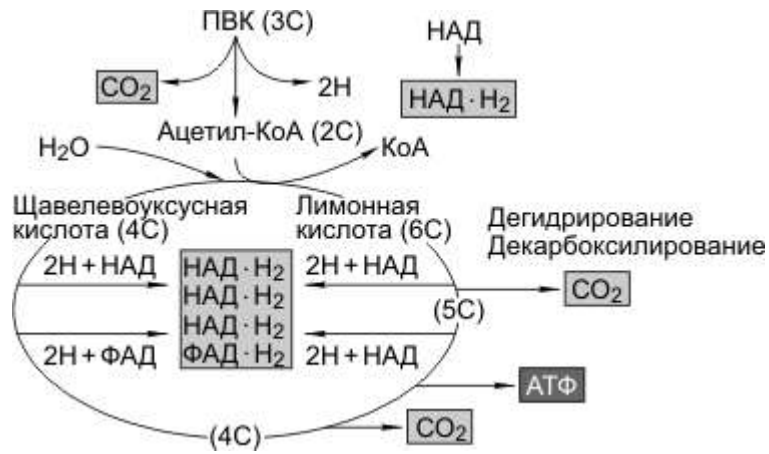
Дальнейшая судьба ПВК зависит от присутствия кислорода в клетке. Если кислорода нет, у дрожжей и растений происходит спиртовое брожение, при котором сначала происходит образование уксусного альдегида, а затем этилового спирта:

1. $C_3H_4O_3 \rightarrow CO_2 + CH_3COH,$
2. $CH_3COH + НАД·Н_2 \rightarrow C_2H_5OH + НАД^+.$
3. результате гликолиза одной молекулы глюкозы высвобождается 200 кДж, из которых 120 кДж рассеивается в виде тепла, а 80% запасается в связях АТФ.

4. Кислородное окисление, или дыхание

5. Заключается в полном расщеплении пировиноградной кислоты, происходит в митохондриях и при обязательном присутствии кислорода.
6. Пировиноградная кислота транспортируется в митохондрии (строение и функции митохондрий — лекция №7). Здесь происходит дегидрирование (отщепление водорода) и декарбоксилирование (отщепление углекислого газа) ПВК с образованием двухуглеродной ацетильной группы, которая вступает в цикл реакций, получивших название реакций цикла Кребса. Идет дальнейшее окисление, связанное с дегидрированием и декарбоксилированием. В результате на каждую разрушенную молекулу ПВК из митохондрии удаляется три молекулы СО₂; образуется пять пар атомов водорода, связанных с переносчиками (4НАД·Н₂, ФАД·Н₂), а также одна молекула АТФ.

7.

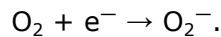


Суммарная реакция гликолиза и разрушения ПВК в митохондриях до водорода и углекислого газа выглядит следующим образом:

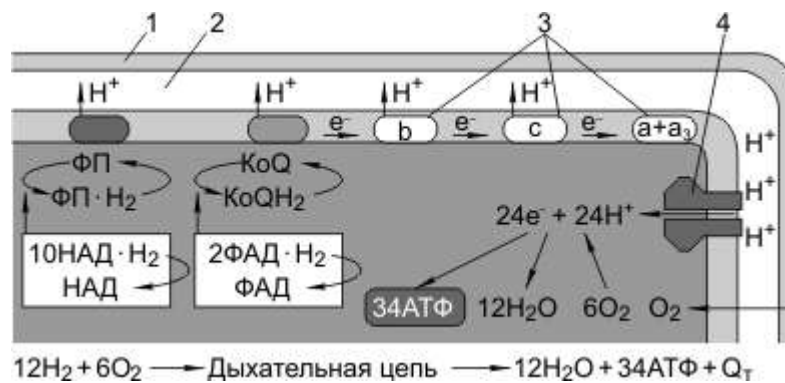


Две молекулы АТФ образуются в результате гликолиза, две — в цикле Кребса; две пары атомов водорода (2НАДЧН2) образовались в результате гликолиза, десять пар — в цикле Кребса.

Последним этапом является окисление пар атомов водорода с участием кислорода до воды с одновременным фосфорилированием АДФ до АТФ. Водород передается трем большим ферментным комплексам (флавопротеины, коферменты Q, цитохромы) дыхательной цепи, расположенным во внутренней мембране митохондрий. У водорода отбираются электроны, которые в матриксе митохондрий в конечном итоге соединяются с кислородом:



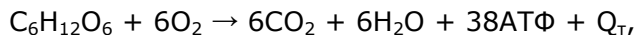
Протоны закачиваются в межмембранное пространство митохондрий, в «протонный резервуар». Внутренняя мембрана непроницаема для ионов водорода, с одной стороны она заряжается отрицательно (за счет O_2^-), с другой — положительно (за счет H^+). Когда разность потенциалов на внутренней мембране достигает 200 мВ, протоны проходят через канал фермента АТФ-синтетазы, образуется АТФ, а цитохромоксидаза катализирует восстановление кислорода до воды. Так в результате окисления двенадцати пар атомов водорода образуется 34 молекулы АТФ.



1 — наружная мембрана; 2 — межмембранное пространство, протонный резервуар; 3 — цитохромы; 4 — АТФ-синтетаза.

При перфорации внутренних митохондриальных мембран окисление НАД·Н₂ продолжается, но АТФ-синтетаза не работает и образования АТФ в дыхательной цепи не происходит, энергия рассеивается в форме тепла (клетки «бурого жира» млекопитающих).

Суммарная реакция расщепления глюкозы до углекислого газа и воды выглядит следующим образом:



где Q_T — тепловая энергия.

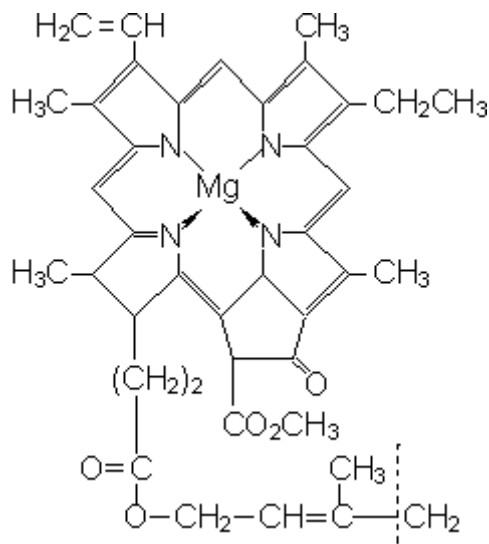
ция №12. Фотосинтез. Хемосинтез

Фотосинтез

Фотосинтез — синтез органических веществ из углекислого газа и воды с обязательным использованием энергии света:



У высших растений органом фотосинтеза является лист, органоидами фотосинтеза — хлоропласты (строение хлоропластов — [лекция №7](#)). В мембраны тилакоидов хлоропластов встроены фотосинтетические пигменты: хлорофиллы и каротиноиды. Существует несколько разных типов хлорофилла (*a*, *b*, *c*, *d*), главным является хлорофилл *a*. В молекуле хлорофилла можно выделить порфириновую «головку» с атомом магния в центре и фитольный «хвост». Порфириновая «головка» представляет собой плоскую структуру, является гидрофильной и поэтому лежит на той поверхности мембраны, которая обращена к водной среде стромы. Фитольный «хвост» — гидрофобный и за счет этого удерживает молекулу хлорофилла в мембране.

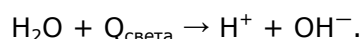


Хлорофиллы поглощают красный и сине-фиолетовый свет, отражают зеленый и поэтому придают растениям характерную зеленую окраску. Молекулы хлорофилла в мембранах тилакоидов организованы в **фотосистемы**. У растений и синезеленых водорослей имеются фотосистема-1 и фотосистема-2, у фотосинтезирующих бактерий — фотосистема-1. Только фотосистема-2 может разлагать воду с выделением кислорода и отбирать электроны у водорода воды.

Фотосинтез — сложный многоступенчатый процесс; реакции фотосинтеза подразделяют на две группы: реакции **световой фазы** и реакции **темновой фазы**.

Световая фаза

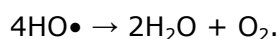
Эта фаза происходит только в присутствии света в мембранах тилакоидов при участии хлорофилла, белков-переносчиков электронов и фермента — АТФ-синтетазы. Под действием кванта света электроны хлорофилла возбуждаются, покидают молекулу и попадают на внешнюю сторону мембраны тилакоида, которая в итоге заряжается отрицательно. Окисленные молекулы хлорофилла восстанавливаются, отбирая электроны у воды, находящейся во внутритилакоидном пространстве. Это приводит к распаду или фотолизу воды:



Ионы гидроксила отдают свои электроны, превращаясь в реакционноспособные радикалы $\bullet\text{OH}$:



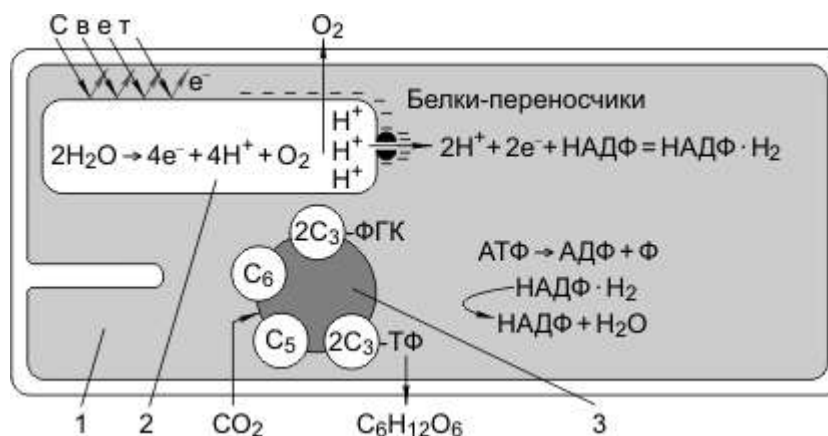
Радикалы $\bullet\text{OH}$ объединяются, образуя воду и свободный кислород:



Кислород при этом удаляется во внешнюю среду, а протоны накапливаются внутри тилакоида в «протонном резервуаре». В результате мембрана тилакоида с одной стороны за счет H^+ заряжается положительно, с другой за счет электронов — отрицательно. Когда разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны тилакоида достигает 200 мВ, протоны проталкиваются через каналы АТФ-синтетазы и происходит фосфорилирование АДФ до АТФ; атомарный водород идет на восстановление специфического переносчика НАДФ⁺ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат) до НАДФ·Н₂:



Таким образом, в световую фазу происходит фотолиз воды, который сопровождается тремя важнейшими процессами: 1) синтезом АТФ; 2) образованием НАДФ·Н₂; 3) образованием кислорода. Кислород диффундирует в атмосферу, АТФ и НАДФ·Н₂ транспортируются в строму хлоропласта и участвуют в процессах темновой фазы.

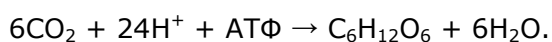


1 — строма хлоропласта; 2 — тилакоид грани.

Темновая фаза

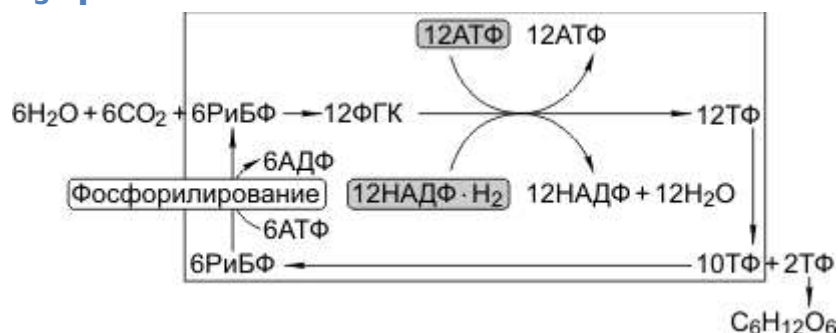
Эта фаза протекает в строме хлоропласта. Для ее реакций не нужна энергия света, поэтому они происходят не только на свету, но и в темноте. Реакции темновой фазы представляют собой цепочку последовательных преобразований углекислого газа (поступает из воздуха), приводящую к образованию глюкозы и других органических веществ.

Первая реакция в этой цепочке — фиксация углекислого газа; акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар **рибулозобифосфат** (РиБФ); катализирует реакцию фермент **рибулозобифосфат-карбоксилаза** (РиБФ-карбоксилаза). В результате карбоксилирования рибулозобисфосфата образуется неустойчивое шестиуглеродное соединение, которое сразу же распадается на две молекулы **фосфоглицериновой кислоты** (ФГК). Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов фосфоглицериновая кислота преобразуется в глюкозу. В этих реакциях используются энергии АТФ и НАДФ·Н₂, образованных в световую фазу; цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина»:



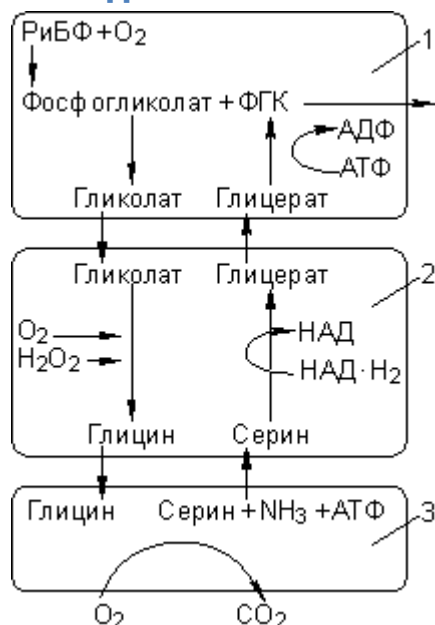
Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды. В настоящее время различают два типа фотосинтеза: С₃- и С₄-фотосинтез.

С₃-фотосинтез



Это тип фотосинтеза, при котором первым продуктом являются трехуглеродные (С₃) соединения. С₃-фотосинтез был открыт раньше С₄-фотосинтеза (М. Кальвин). Именно С₃-фотосинтез описан выше, в рубрике «Темновая фаза». Характерные особенности С₃-фотосинтеза: 1) акцептором углекислого газа является РиБФ, 2) реакцию карбоксилирования РиБФ катализирует РиБФ-карбоксилаза, 3) в результате карбоксилирования РиБФ образуется шестиуглеродное соединение, которое распадается на две ФГК. ФГК восстанавливается до **триозофосфатов** (ТФ). Часть ТФ идет на регенерацию РиБФ, часть превращается в глюкозу.

Фотодыхание



Фотодыхание:

1 — хлоропласт; 2 — пероксисома; 3 — митохондрия.

Это светозависимое поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Еще в начале прошлого века было установлено, что кислород подавляет фотосинтез. Как оказалось, для РиБФ-карбоксилазы субстратом может быть не только углекислый газ, но и кислород:



Фермент при этом называется РиБФ-оксигеназой. Кислород является конкурентным ингибитором фиксации углекислого газа. Фосфатная группа отщепляется, и фосфогликолат становится гликолатом, который растение должно утилизировать. Он поступает в пероксисомы, где окисляется до глицина. Глицин поступает в митохондрии, где окисляется до серина, при этом происходит потеря уже фиксированного углерода в виде CO₂. В итоге две молекулы гликолата (2C + 2C) превращаются в одну ФГК (3C) и CO₂. Фотодыхание приводит к понижению урожайности C₃-растений на 30–40% (**C₃-растения** — растения, для которых характерен C₃-фотосинтез).

C₄-фотосинтез

C₄-фотосинтез — фотосинтез, при котором первым продуктом являются четырехуглеродные (C₄) соединения. В 1965 году было установлено, что у некоторых растений (сахарный тростник, кукуруза, сорго, просо) первыми продуктами фотосинтеза являются четырехуглеродные кислоты. Такие растения назвали **C₄-растениями**. В 1966 году австралийские ученые Хэтч и Слэк показали, что у C₄-растений практически отсутствует фотодыхание и они гораздо эффективнее поглощают углекислый газ. Путь превращений углерода в C₄-растениях стали называть **путем Хэтча-Слэка**.

Для C₄-растений характерно особое анатомическое строение листа. Все проводящие пучки окружены двойным слоем клеток: наружный — клетки мезофилла, внутренний — клетки обкладки. Углекислый газ фиксируется в цитоплазме клеток мезофилла, акцептор — **фосфоенолпируват** (ФЕП, 3C), в результате карбоксилирования ФЕП образуется оксалоацетат (4C). Процесс катализируется **ФЕП-карбоксилазой**. В отличие от РиБФ-карбоксилазы ФЕП-карбоксилаза обладает большим сродством к CO₂

и, самое главное, не взаимодействует с O_2 . В хлоропластах мезофилла много гран, где активно идут реакции световой фазы. В хлоропластах клеток обкладки идут реакции темновой фазы.

Оксалоацетат (4C) превращается в малат, который через плазмодесмы транспортируется в клетки обкладки. Здесь он декарбоксилируется и дегидрируется с образованием пирувата, CO_2 и $НАДФ \cdot H_2$.

Пируват возвращается в клетки мезофилла и регенерирует за счет энергии АТФ в ФЕП. CO_2 вновь фиксируется РибФ-карбоксилазой с образованием ФГК. Регенерация ФЕП требует энергии АТФ, поэтому нужно почти вдвое больше энергии, чем при C_3 -фотосинтезе.

	<p>Строение C_4-растений: 1 — наружный слой — клетки мезофилла; 2 — внутренний слой — клетки обкладки; 3 — «Кранц-анатомия»; 4, 5 — хлоропласты; 4 — многочисленные граны, крахмала мало; 5 — немногочисленные граны, крахмала много.</p>
<p>C_4-фотосинтез: 1 — клетка мезофилла; 2 — клетка обкладки проводящего пучка.</p>	

Значение фотосинтеза

Благодаря фотосинтезу, ежегодно из атмосферы поглощаются миллиарды тонн углекислого газа, выделяются миллиарды тонн кислорода; фотосинтез является основным источником образования органических веществ. Из кислорода образуется озоновый слой, защищающий живые организмы от коротковолновой ультрафиолетовой радиации.

При фотосинтезе зеленый лист использует лишь около 1% падающей на него солнечной энергии, продуктивность составляет около 1 г органического вещества на 1 м^2 поверхности в час.

Хемосинтез

Синтез органических соединений из углекислого газа и воды, осуществляемый не за счет энергии света, а за счет энергии окисления неорганических веществ, называется **хемосинтезом**. К хемосинтезирующим организмам относятся некоторые виды бактерий.

Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до азотистой, а затем до азотной кислоты ($NH_3 \rightarrow HNO_2 \rightarrow HNO_3$).

Железобактерии превращают закисное железо в окисное ($Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$).

Серобактерии окисляют сероводород до серы или серной кислоты ($\text{H}_2\text{S} + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{S} + \text{H}_2\text{O}$, $\text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{SO}_4$).

В результате реакций окисления неорганических веществ выделяется энергия, которая запасается бактериями в форме макроэргических связей АТФ. АТФ используется для синтеза органических веществ, который проходит аналогично реакциям темновой фазы фотосинтеза.

Хемосинтезирующие бактерии способствуют накоплению в почве минеральных веществ, улучшают плодородие почвы, способствуют очистке сточных вод и др.

Лекция №13. Способы деления эукариотических клеток: митоз, мейоз, амитоз

Митотический цикл. Митоз

Митоз — основной способ деления эукариотических клеток, при котором сначала происходит удвоение, а затем равномерное распределение между дочерними клетками наследственного материала.

Митоз представляет собой непрерывный процесс, в котором выделяют четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Перед митозом происходит подготовка клетки к делению, или интерфаза. Период подготовки клетки к митозу и собственно митоз вместе составляют **митотический цикл**. Ниже приводится краткая характеристика фаз цикла.

Интерфаза состоит из трех периодов: пресинтетического, или постмитотического, — G_1 , синтетического — S , постсинтетического, или премитотического, — G_2 .

Пресинтетический период ($2n\ 2c$, где n — число хромосом, c — число молекул ДНК) — рост клетки, активизация процессов биологического синтеза, подготовка к следующему периоду.

Синтетический период ($2n\ 4c$) — репликация ДНК.

Постсинтетический период ($2n\ 4c$) — подготовка клетки к митозу, синтез и накопление белков и энергии для предстоящего деления, увеличение количества органоидов, удвоение центриолей.

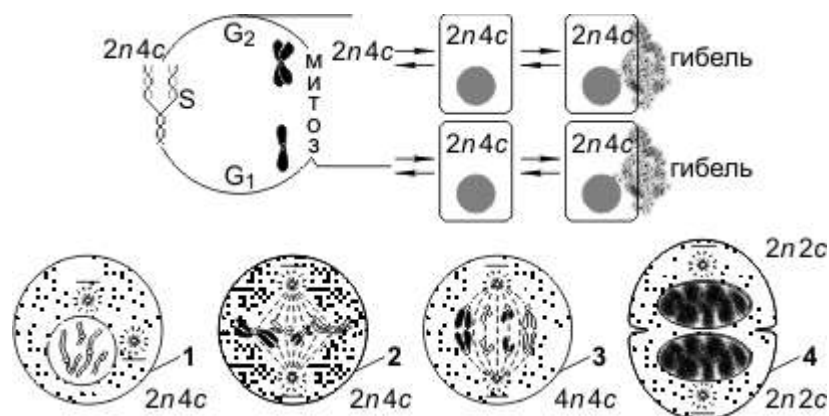
Профаза ($2n\ 4c$) — демонтаж ядерных мембран, расхождение центриолей к разным полюсам клетки, формирование нитей веретена деления, «исчезновение» ядрышек, конденсация двухроматидных хромосом.

Метафаза ($2n\ 4c$) — выстраивание максимально конденсированных двухроматидных хромосом в экваториальной плоскости клетки (метафазная пластинка), прикрепление нитей веретена деления одним концом к центриолям, другим — к центромерам хромосом.

Анафаза ($4n\ 4c$) — деление двухроматидных хромосом на хроматиды и расхождение этих сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (при этом хроматиды становятся самостоятельными однохроматидными хромосомами).

Телофаза ($2n\ 2c$ в каждой дочерней клетке) — деконденсация хромосом, образование вокруг каждой группы хромосом ядерных мембран, распад нитей веретена деления,

появление ядрышка, деление цитоплазмы (цитотомия). Цитотомия в животных клетках происходит за счет борозды деления, в растительных клетках — за счет клеточной пластинки.



Митотический цикл, митоз: 1 — профаза; 2 — метафаза; 3 — анафаза; 4 — телофаза.

Биологическое значение митоза. Образовавшиеся в результате этого способа деления дочерние клетки являются генетически идентичными материнской. Митоз обеспечивает постоянство хромосомного набора в ряду поколений клеток. Лежит в основе таких процессов, как рост, регенерация, бесполое размножение и др.

Мейоз

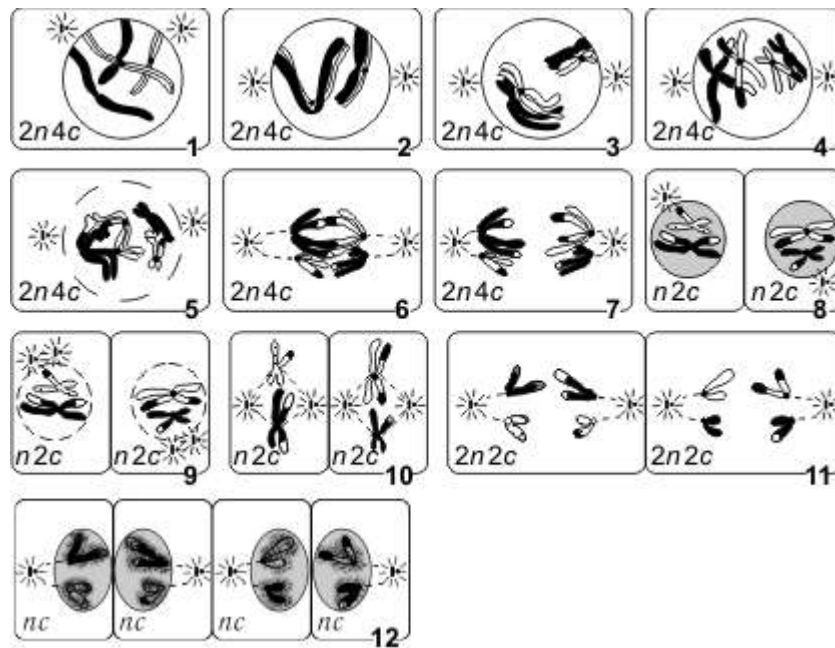
Мейоз — это особый способ деления эукариотических клеток, в результате которого происходит переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная репликация ДНК.

Первое мейотическое деление (мейоз 1) называется редукционным, поскольку именно во время этого деления происходит уменьшение числа хромосом вдвое: из одной диплоидной клетки ($2n\ 4c$) образуются две гаплоидные ($1n\ 2c$).

Интерфаза 1 (в начале — $2n\ 2c$, в конце — $2n\ 4c$) — синтез и накопление веществ и энергии, необходимых для осуществления обоих делений, увеличение размеров клетки и числа органоидов, удвоение центриолей, репликация ДНК, которая завершается в профазе 1.

Профаза 1 ($2n\ 4c$) — демонтаж ядерных мембран, расхождение центриолей к разным полюсам клетки, формирование нитей веретена деления, «исчезновение» ядрышек, конденсация двухроматидных хромосом, конъюгация гомологичных хромосом и кроссинговер. **Конъюгация** — процесс сближения и переплетения гомологичных хромосом. Пару конъюгирующих гомологичных хромосом называют **бивалентом**. Кроссинговер — процесс обмена гомологичными участками между гомологичными хромосомами.

Профаза 1 подразделяется на стадии: **лептотена** (завершение репликации ДНК), **зиготена** (конъюгация гомологичных хромосом, образование бивалентов), **пахитена** (кроссинговер, рекомбинация генов), **диplotена** (выявление хиазм, 1 блок овогенеза у человека), **диакинез** (терминализация хиазм).



Мейоз: 1 — лептотена; 2 — зиготена; 3 — пахитена; 4 — диплотена; 5 — диакинез; 6 — метафаза 1; 7 — анафаза 1; 8 — телофаза 1; 9 — профаза 2; 10 — метафаза 2; 11 — анафаза 2; 12 — телофаза 2.

Метафаза 1 ($2n\ 4c$) — выстраивание бивалентов в экваториальной плоскости клетки, прикрепление нитей веретена деления одним концом к центриолям, другим — к центромерам хромосом.

Анафаза 1 ($2n\ 4c$) — случайное независимое расхождение двуххроматидных хромосом к противоположным полюсам клетки (из каждой пары гомологичных хромосом одна хромосома отходит к одному полюсу, другая — к другому), рекомбинация хромосом.

Телофаза 1 ($1n\ 2c$ в каждой клетке) — образование ядерных мембран вокруг групп двуххроматидных хромосом, деление цитоплазмы. У многих растений клетка из анафазы 1 сразу же переходит в профазу 2.

Второе мейотическое деление (мейоз 2) называется **эквационным**.

Интерфаза 2, или **интеркинез** ($1n\ 2c$), представляет собой короткий перерыв между первым и вторым мейотическими делениями, во время которого не происходит репликация ДНК. Характерна для животных клеток.

Профаза 2 ($1n\ 2c$) — демонтаж ядерных мембран, расхождение центриолей к разным полюсам клетки, формирование нитей веретена деления.

Метафаза 2 ($1n\ 2c$) — выстраивание двуххроматидных хромосом в экваториальной плоскости клетки (метафазная пластинка), прикрепление нитей веретена деления одним концом к центриолям, другим — к центромерам хромосом; 2 блок овогенеза у человека.

Анафаза 2 ($2n\ 2c$) — деление двуххроматидных хромосом на хроматиды и расхождение этих сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (при этом хроматиды становятся самостоятельными однохроматидными хромосомами), рекомбинация хромосом.

Телофаза 2 (1n 1c в каждой клетке) — деконденсация хромосом, образование вокруг каждой группы хромосом ядерных мембран, распад нитей веретена деления, появление ядрышка, деление цитоплазмы (цитотомия) с образованием в итоге четырех гаплоидных клеток.

Биологическое значение мейоза. Мейоз является центральным событием гаметогенеза у животных и спорогенеза у растений. Являясь основой комбинативной изменчивости, мейоз обеспечивает генетическое разнообразие гамет.

Амитоз

Амитоз — прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом, вне митотического цикла. Описан для стареющих, патологически измененных и обреченных на гибель клеток. После амитоза клетка не способна вернуться в нормальный митотический цикл.

Клеточный цикл

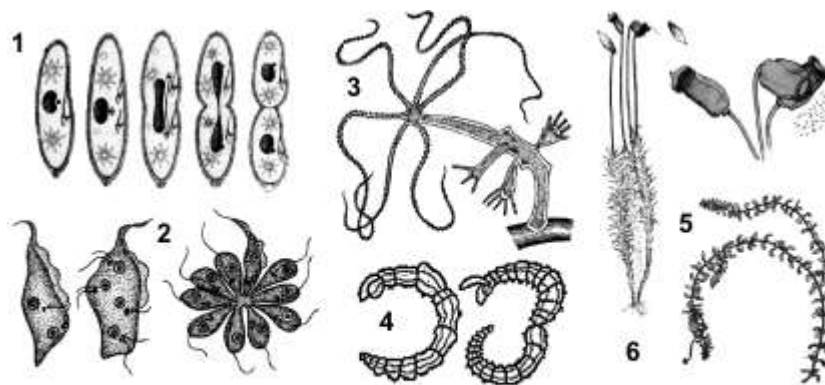
Клеточный цикл — жизнь клетки от момента ее появления до деления или смерти. Обязательным компонентом клеточного цикла является митотический цикл, который включает в себя период подготовки к делению и собственно митоз. Кроме этого, в жизненном цикле имеются периоды покоя, во время которых клетка выполняет свойственные ей функции и избирает дальнейшую судьбу: гибель или возврат в митотический цикл.

Лекция №14. Размножение организмов

Размножение — свойство живых организмов воспроизводить себе подобных. Существуют два основных **способа размножения** — бесполое и половое.

Бесполое размножение

Бесполое размножение осуществляется при участии лишь одной родительской особи и происходит без образования гамет. Дочернее поколение у одних видов возникает из одной или группы клеток материнского организма, у других видов — в специализированных органах. Различают следующие **способы бесполого размножения**: деление, почкование, фрагментация, полиэмбриония, спорообразование, вегетативное размножение.



Бесполое размножение:

1 — деление; 2 — шизогония; 3 — почкование; 4 — фрагментация;
5 — вегетативное размножение; 6 — спорообразование.

Деление — способ бесполого размножения, характерный для одноклеточных организмов, при котором материнская особь делится на две или большее количество дочерних клеток. Можно выделить: а) простое бинарное деление (прокариоты), б) митотическое бинарное деление (простейшие, одноклеточные водоросли), в) множественное деление, или шизогонию (малярийный плазмодий, трипаносомы). Во время деления парамеции (1) микронуклеус делится митозом, макронуклеус — амитозом. Во время шизогонии (2) сперва многократно митозом делится ядро, затем каждое из дочерних ядер окружается цитоплазмой, и формируются несколько самостоятельных организмов.

Почкование — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются в виде выростов на теле родительской особи (3). Дочерние особи могут отделяться от материнской и переходить к самостоятельному образу жизни (гидра, дрожжи), могут остаться прикрепленными к ней, образуя в этом случае колонии (коралловые полипы).

Фрагментация (4) — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из фрагментов (частей), на которые распадается материнская особь (кольчатые черви, морские звезды, спирогира, элодея). В основе фрагментации лежит способность организмов к регенерации.

Полиэмбриония — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из фрагментов (частей), на которые распадается эмбрион (монозиготные близнецы).

Вегетативное размножение — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются или из частей вегетативного тела материнской особи, или из особых структур (корневище, клубень и др.), специально предназначенных для этой формы размножения. Вегетативное размножение характерно для многих групп растений, используется в садоводстве, огородничестве, селекции растений (искусственное вегетативное размножение).

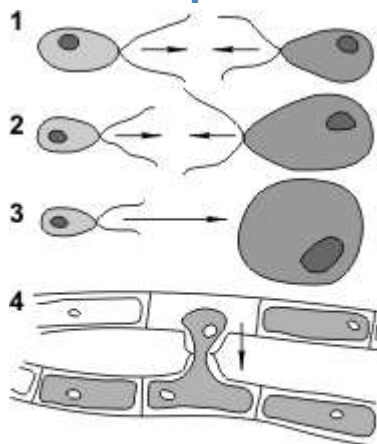
Вегетативный орган	Способ вегетативного размножения	Примеры
Корень	Корневые черенки	Шиповник, малина, осина, ива, одуванчик
	Корневые отпрыски	Вишня, слива, осот, бодяк, сирень
Надземные части побегов	Деление кустов	Флокс, маргаритка, примула, ревень
	Стеблевые черенки	Виноград, смородина, крыжовник
	Отводки	Крыжовник, виноград, черемуха
Подземные части побегов	Корневище	Спаржа, бамбук, ирис, ландыш
	Клубень	Картофель, седмичник, топинамбур
	Луковица	Лук, чеснок, тюльпан, гиацинт

Клубнелуковица	Гладиолус, крокус	
Лист	Листовые черенки	Бегония, глоксиния, колеус

Спорообразование (б) — размножение посредством спор. **Споры** — специализированные клетки, у большинства видов образуются в особых органах — спорангиях. У высших растений образованию спор предшествует мейоз.

Клонирование — комплекс методов, используемых человеком для получения генетически идентичных копий клеток или особей. **Клон** — совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения. В основе получения клона лежит митоз (у бактерий — простое деление).

Половое размножение



Половое размножение:

1 — изогамия; 2 — гетерогамия;
3 — овогамия; 4 — конъюгация.

Половое размножение осуществляется при участии двух родительских особей (мужской и женской), у которых в особых органах образуются специализированные клетки — **гаметы**. Процесс формирования гамет называется гаметогенезом, основным этапом гаметогенеза является мейоз. Дочернее поколение развивается из **зиготы** — клетки, образовавшейся в результате слияния мужской и женской гамет. Процесс слияния мужской и женской гамет называется **оплодотворением**. Обязательным следствием полового размножения является рекомбинация генетического материала у дочернего поколения.

В зависимости от особенностей строения гамет, можно выделить следующие **формы полового размножения**: изогамия, гетерогамия и овогамия.

Изогамия (1) — форма полового размножения, при которой гаметы (условно женские и условно мужские) являются подвижными и имеют одинаковые морфологию и размеры.

Гетерогамия (2) — форма полового размножения, при которой женские и мужские гаметы являются подвижными, но женские — крупнее мужских и менее подвижны.

Овогамия (3) — форма полового размножения, при которой женские гаметы неподвижные и более крупные, чем мужские гаметы. В этом случае женские гаметы называются **яйцеклетками**, мужские гаметы, если имеют жгутики, — **сперматозоидами**, если не имеют, — **спермиями**.

Овогамия характерна для большинства видов животных и растений. Изогамия и гетерогамия встречаются у некоторых примитивных организмов (водоросли). Кроме вышеперечисленных, у некоторых водорослей и грибов имеются формы размножения, при которых половые клетки не образуются: хологамия и конъюгация. При **хологамии** происходит слияние друг с другом одноклеточных гаплоидных организмов, которые в данном случае выступают в роли гамет. Образовавшаяся диплоидная зигота затем делится мейозом с образованием четырех гаплоидных организмов. При **конъюгации** (4) происходит слияние содержимого отдельных гаплоидных клеток нитевидных талломов. По специально образующимся каналам содержимое одной клетки перетекает в другую, образуется диплоидная зигота, которая обычно после периода покоя также делится мейозом.

Лекция № 15.

Половое размножение у покрытосеменных растений

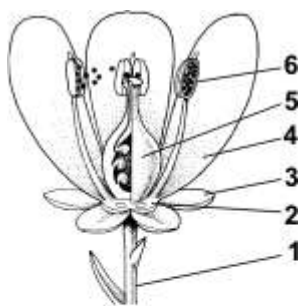
Другие лекции: [первая](#), [предыдущая](#), [следующая](#), [последняя](#)

Органом полового размножения покрытосеменных растений является цветок. **Цветок** — видоизмененный, укороченный, неразветвленный побег, предназначенный для образования спор и гамет и полового процесса, завершающегося образованием семян и плода.

Строение цветка

У цветка различают цветоножку, цветоложе, околоцветник, тычинки и пестики. У некоторых цветков отдельные части могут отсутствовать.

Цветки большинства видов растений имеют и тычинки, и пестики. Такие цветки называют **обоеполыми** (вишня, горох). Цветки, которые имеют только пестики, называют пестичными (женскими). Цветки, которые имеют только тычинки, называют тычиночными (мужскими). В зависимости от распределения однополых цветков на растениях различают: **однодомные растения** — растения, у которых на одних и тех же экземплярах располагаются и женские, и мужские цветки (огурец, кукуруза, дуб); **двудомные растения** — растения, у которых на одних экземплярах располагаются женские, а на других — мужские цветки (крапива двудомная, конопля, облепиха); **многодомные растения** — растения, у которых на одних и тех же экземплярах встречаются как обоеполые, так и однополые цветки в различных количественных соотношениях (гречиха, некоторые виды ясеня, клена).



Строение цветка:

- 1 – цветоножка;
- 2 – цветоложе;
- 3 – чашелистики;
- 4 – лепесток;
- 5 – пестик;
- 6 – тычинка.

Цветоножка — междуузлие под цветком. Цветки, лишенные цветоножки, называются сидячими (цветки в соцветии корзинка у подсолнечника, астры, одуванчика).

Цветоложе — укороченная стеблевая часть цветка. На ней располагаются все остальные части цветка.

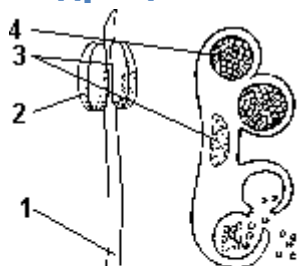
Околоцветник — стерильная часть цветка, его покров. Околоцветник может быть простым (не дифференцированным на чашечку и венчик, образованным совокупностью однородных листочков, имеющих одинаковые размеры и окраску) и двойным (дифференцированным на чашечку и венчик, отличающиеся друг от друга размерами и окраской. Простой околоцветник может быть венчиковидным (образованным ярко окрашенными листочками) или чашечковидным (образованным зелеными листочками). Цветки, лишенные околоцветника (ива, тополь), называются голыми.

Чашечка — наружная часть двойного околоцветника, представляет собой совокупность чашелистиков — видоизмененных прицветных листьев. Обычно чашелистики имеют небольшие размеры и зеленую окраску. Они сходны с обычными листьями, но устроены проще.

Различают: раздельнолистную чашечку — чашечку, образованную свободными (несросшимися) чашелистиками (капуста, лютик); сростнолистную чашечку — чашечку, образованную частично или полностью сросшимися чашелистиками (картофель, табак, горох).

Венчик — внутренняя, обычно окрашенная часть двойного околоцветника. Представляет собой совокупность лепестков, часто имеющих яркую окраску. Количество лепестков венчика может быть различным. Лепестки могут быть более или менее одинаковыми (лютик, яблоня) либо отличаться размерами и формой (фиалка, горох). В результате венчик может быть правильным, неправильным или асимметричным. Венчик, как и чашечка, может быть раздельнолепестным и сростнолепестным. Раздельнолепестной венчик состоит из свободных, несросшихся лепестков. Сростнолепестной венчик состоит из сросшихся в той или иной степени лепестков. Главная функция венчика — привлечение опылителей.

Андроцей



Строение тычинки:

- 1 – тычиночная нить;
- 2 – пыльцевой мешок;
- 3 – связник
- 4 – микроспорангий.

Андроцей — совокупность тычинок одного цветка. Количество тычинок в цветке — от одной (орхидные) до нескольких сотен (некоторые кактусы). У большинства растений тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. **Тычиночная нить** — нижняя, как правило, суженная стерильная часть тычинки. Нижний конец тычиночной нити отходит от цветоложа, а верхний конец несет пыльник. Обычно тычиночные нити тонкие, длинные, округлые в сечении. **Пыльник** — верхняя расширенная фертильная часть тычинки. Пыльник состоит из двух половинок, соединенных связником. Каждая половинка имеет два пыльцевых гнезда (микроспорангия), в которых происходит образование микроспор, а впоследствии пылинков. Связник является продолжением тычиночной нити, через него в пыльник поступают питательные вещества.

Микроспорогенез

Микроспорогенез — процесс образования микроспор в микроспорангиях (гнездах пыльника). Микроспоры формируются из материнских клеток — микроспороцитов, имеющих диплоидный набор хромосом. В результате мейоза каждая материнская клетка образует четыре гаплоидных микроспоры. Микроспоры быстро обособляются друг от друга.

Микрогаметогенез

Микрогаметогенез — процесс образования мужских половых клеток (спермиев), происходит в пыльцевом зерне, которое является мужским гаметофитом покрытосеменных растений. Развитие мужского гаметофита происходит также в гнездах пыльников тычинок и сводится к одному митотическому делению микроспоры и формированию оболочек пыльцевого зерна. Оболочка пыльцевого зерна состоит из двух слоев: интины (внутренней, тонкой) и экзины (наружной, толстой). Каждое пыльцевое зерно содержит две гаплоидные клетки: вегетативную и генеративную. Из генеративной (спермагенной) далее образуются два спермия. Из вегетативной (сифоногенной) впоследствии образуется пыльцевая трубка.

Гинецей

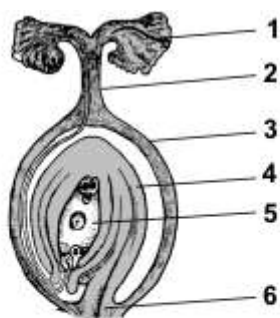
Гинецей — совокупность пестиков одного цветка. Обычно в пестике выделяют три части: завязь, столбик и рыльце.

Завязь — замкнутая, нижняя, полая часть пестика, несущая и защищающая семязачатки. Завязь бывает: верхняя, нижняя, полунижняя. В завязи может располагаться от одного (пшеница, вишня) до нескольких тысяч (мак) семязачатков. Стенки завязи выполняют функцию защиты семязачатков от неблагоприятных

факторов среды (высыхание, колебание температур, поедание насекомыми и т.д.). Внутри завязи (в семязачатках) происходит мегаспорогенез и мегагаметогенез, они принимают участие в образовании околоплодника.

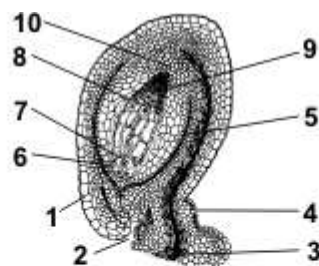
Столбик — средняя более или менее удлинённая стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи, соединяет завязь и рыльце.

Рыльце — верхняя расширенная часть пестика, предназначено для восприятия пыльцы. Рыльце может быть разнообразной формы (двухлопастное, звездчатое, перистое и т.д.) и размера в зависимости от особенностей опыления. При отсутствии столбика рыльце называют сидячим.



Строение пестика:

1 – рыльце; 2 – столбик; 3 – завязь;
4 – семязачаток; 5 – зародышевый мешок; 6 – плацента.

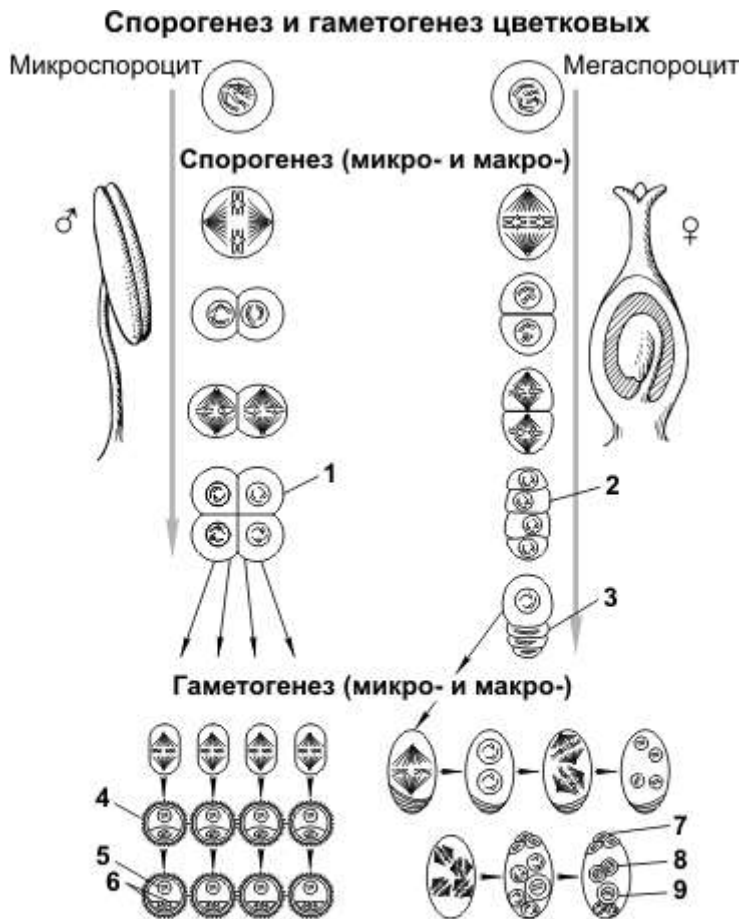


Строение завязи:

1 – интегументы; 2 – микропиле; 3 – плацента с проводящим пучком; 4 – семяножка; 5 – нуцеллус; 6 – синергиды; 7 – яйцеклетки; 8 – центральная клетка; 9 – антиподы; 10 – халаза.

Семязачаток состоит из нуцеллуса (ядра) — центральной части, являющейся мегаспорангием, двух покровов — интегументов, которые при смыкании образуют узкий канал — микропиле, или пыльцевход, через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку. С помощью семяножки семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют **рубчиком**. Противоположную микропиле часть семязачатка, где сливаются нуцеллус и интегументы, называют **халазой**.

В семязачатке происходят мегаспорогенез, мегагаметогенез и процесс оплодотворения. После оплодотворения (реже без него) из семязачатка формируется семя.



1 – тетрада (4 микроспоры); 2 – тетрада (4 микроспоры);
 3 – три мегаспоры дегенерируют; 4 – экзина и энтина;
 5 – вегетативная клетка; 6 – два спермия; 7 – антиподы;
 8 – центральная клетка; 9 – яйцеклетка и синергиды.

Мегаспорогенез

Процесс формирования мегаспор называется **мегаспорогенезом**. Он происходит в нуцеллусе семязачатка. После заложения семязачатка и формирования нуцеллуса в области микропиле начинает разрастаться одна археспориальная (спорогенная) клетка — **мегаспороцит**, или материнская клетка мегаспор.

Материнская клетка мегаспор имеет диплоидный набор хромосом. У большинства покрытосеменных из нее путем мейоза образуются четыре гаплоидные мегаспоры. Из них лишь одна (обычно нижняя, обращенная к халазе, реже верхняя, обращенная к микропиле) дает начало **женскому гаметофиту** — зародышевому мешку. Остальные мегаспоры отмирают.

Мегагаметогенез

Процесс формирования женских половых клеток происходит в зародышевом мешке. Формирование женского гаметофита начинается с разрастания мегаспоры, которая далее три раза делится митозом. В результате этого образуются восемь клеток, которые располагаются следующим образом: три — на одном полюсе зародышевого мешка (микропиллярном), три — на другом (хадазальном), две — в центре. Две оставшиеся сливаются в центре клетки, образуя диплоидную **центральную клетку** зародышевого мешка. Одна из трех клеток, расположенных на микропиллярном полюсе, отличается большими размерами и является **яйцеклеткой**. Две рядом расположенные клетки

являются вспомогательными и называются **синергидами**. Группа из трех клеток, находящихся на противоположном, халазальном полюсе, называется **антиподом**. Таким образом, сформированный женский гаметофит включает шесть гаплоидных клеток (яйцеклетка, две клетки-синергиды, три клетки-антипода) и одну диплоидную клетку.

Оплодотворение. Образование семян и плодов

Процессу оплодотворения предшествует **опыление** — перенос пыльцы от пыльцевых мешков тычинок к рыльцам пестиков. Попав на рыльце пестика, под воздействием веществ, выделяемых пестиком, пыльца начинает прорастать: образуется пыльцевая трубка, внедряющаяся в ткань рыльца. Кончик пыльцевой трубки выделяет вещества, размягчающие ткань рыльца и столбика. В процессе формирования пыльцевой трубки принимает участие сифоногенная клетка. По мере роста пыльцевой трубки в нее переходит спермагенная клетка, которая делится митозом с образованием двух спермиев (у некоторых растений спермагенная клетка дает начало двум спермиям еще до прорастания пыльцы). Пыльцевая трубка продвигается по столбику пестика и вырастает в зародышевый мешок, как правило, через микропиле. После проникновения в зародышевый мешок кончик пыльцевой трубки разрывается, и спермии попадают внутрь. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу. Второй спермий сливается с центральной клеткой зародышевого мешка, образуя триплоидную клетку, из которой далее формируется эндосперм (питательная ткань) семени, обеспечивающий питание зародыша. Синергиды и антиподы дегенерируют. Вышеописанный процесс получил название **двойного оплодотворения**. Двойное оплодотворение у цветковых растений было открыто в 1898 году русским ботаником С.Г. Навашиным.

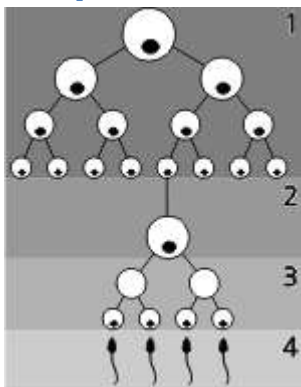
После двойного оплодотворения из яйцеклетки формируется зародыш семени, из центрального ядра зародышевого мешка — эндосперм, из интегументов — семенная кожура, из всего семязачатка — семя, а из стенок завязи — околоплодник. В целом из завязи пестика формируется плод с семенами.

Лекция №16. Онтогенез многоклеточных животных, размножающихся половым способом

Онтогенез — индивидуальное развитие особи, совокупность ее взаимосвязанных преобразований, закономерно совершающихся в процессе осуществления жизненного цикла от момента образования зиготы до смерти.

У многоклеточных животных, размножающихся половым способом, онтогенез подразделяется на **эмбриональный** (от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек) и **постэмбриональный** (от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма) периоды. Зигота образуется в результате слияния мужской и женской половых клеток — гамет. Гаметы формируются в половых железах в зависимости от организма, мужского или женского. Процесс развития гамет называется **гаметогенезом**. Процесс образования сперматозоидов называется **сперматогенезом**, а образование яйцеклеток — **овогенезом**.

Сперматогенез



Фазы сперматогенеза:

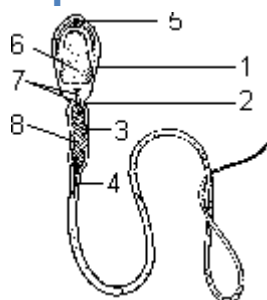
1 — фаза размножения; 2 — фаза роста; 3 — фаза созревания; 4 — фаза формирования.

Сперматогенез осуществляется в семенниках и подразделяется на четыре фазы: 1) размножения, 2) роста, 3) созревания, 4) формирования. Во время фазы размножения диплоидные сперматогонии многократно делятся митозом. Часть образовавшихся сперматогониев может подвергаться повторным митотическим делениям, в результате чего образуются такие же клетки сперматогонии. Другая часть прекращает делиться и увеличивается в размерах, вступая в следующую фазу сперматогенеза — фазу роста.

Фаза роста соответствует интерфазе 1 мейоза, т.е. во время нее происходит подготовка клеток к мейозу. Главным событием фазы роста является репликация ДНК. Во время фазы созревания клетки делятся мейозом; во время первого деления мейоза они называются **сперматоцитами 1-го порядка**, во время второго — **сперматоцитами 2-го порядка**. Из одного сперматоцита 1-го порядка возникают четыре гаплоидные сперматиды. Фаза формирования характеризуется тем, что первично шаровидные сперматиды подвергаются ряду сложных преобразований, в результате которых образуются сперматозоиды. В нем участвуют все элементы ядра и цитоплазмы.

У человека сперматогенез начинается в период полового созревания; срок формирования сперматозоида — три месяца, т.е. каждые три месяца сперматозоиды обновляются. Сперматогенез происходит непрерывно и синхронно в миллионах клеток.

Строение сперматозоида



Строение сперматозоида: 1 — «головка»; 2 — «шейка»; 3 — средняя часть; 4 — жгутик; 5 — акросома; 6 — ядро; 7 — центриоли; 8 — митохондрии.

Сперматозоид млекопитающих имеет форму длинной нити. Длина сперматозоида человека 50–60 мкм. В строении сперматозоида можно выделить «головку», «шейку», промежуточный отдел и хвостик. В головке находится ядро и акросома. Ядро содержит гаплоидный набор хромосом. Акросома — мембранный органоид, содержащий ферменты, используемые для растворения оболочек яйцеклетки. В шейке расположены две центриоли, в промежуточном отделе — митохондрии. Хвостик представлен одним, у некоторых видов — двумя и более жгутиками. Жгутик является органоидом движения и

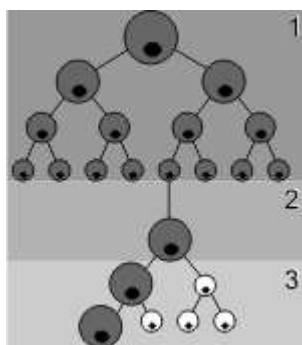
сходен по строению со жгутиками и ресничками простейших. Для движения жгутиков используется энергия макроэргических связей АТФ, синтез АТФ происходит в митохондриях.

Сперматозоид открыт в 1677 году А. Левенгуком.

Овогенез

Осуществляется в яичниках, подразделяется на три фазы: 1) размножения, 2) роста, 3) созревания.

Во время фазы размножения диплоидные овогонии многократно делятся митозом. Фаза роста соответствует интерфазе 1 мейоза, т.е. во время нее происходит подготовка клеток к мейозу: клетки значительно увеличиваются в размерах вследствие накопления питательных веществ. Главным событием фазы роста является репликация ДНК. Во время фазы созревания клетки делятся мейозом. Во время первого деления мейоза они называются **овоцитами 1-го порядка**. В результате первого мейотического деления возникают две дочерние клетки: мелкая, называемая первым **полярным тельцем**, и более крупная — **овоцит 2-го порядка**. Во время второго мейотического деления овоцит 2-го порядка делится с образованием яйцеклетки и второго полярного тельца, а первое полярное тельце — с образованием третьего и четвертого полярных телец. Таким образом, в результате мейоза из одного овоцита 1-го порядка образуются одна яйцеклетка и три полярных тельца.



Фазы овогенеза:

1 — фаза размножения; 2 — фаза роста; 3 — фаза созревания.

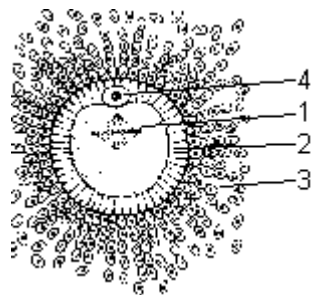
В отличие от образования сперматозоидов, которое происходит только после достижения половой зрелости, процесс образования яйцеклеток у человека начинается еще в эмбриональном периоде и течет прерывисто. У зародыша полностью осуществляются фазы размножения и роста и начинается фаза созревания. К моменту рождения девочки в ее яичниках находятся сотни тысяч овоцитов 1-го порядка, остановившихся, «застывших» на стадии диплотены профазы 1 мейоза — **первый блок овогенеза**.

В период полового созревания мейоз возобновится: примерно каждый месяц под действием половых гормонов один из овоцитов (редко два) будет доходить до метафазы 2 мейоза — **второй блок овогенеза**. Мейоз может пройти до конца только при условии оплодотворения; если оплодотворение не происходит, овоцит 2-го порядка погибает и выводится из организма.

Строение яйцеклеток

Форма яйцеклеток обычно округлая. Размеры яйцеклеток колеблются в широких пределах — от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров

(яйцеклетка человека — около 120 мкм). К особенностям строения яйцеклеток относятся: наличие оболочек, располагающихся поверх плазматической мембраны и наличие в цитоплазме более или менее большого количества запасных питательных веществ.



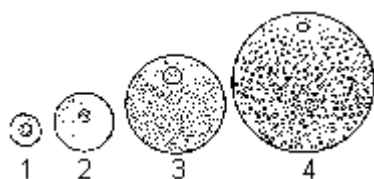
Яйцеклетка млекопитающих:

1 — пронуклеус на стадии метафазы; 2 — блестящая оболочка; 3 — лучистая оболочка; 4 — первое полярное тельце.

У большинства животных яйцеклетки имеют дополнительные оболочки, располагающиеся поверх цитоплазматической мембраны. В зависимости от происхождения различают: первичные, вторичные и третичные оболочки. **Первичные оболочки** формируются из веществ, выделяемых овоцитом. Образуется слой, контактирующий с цитоплазматической мембраной яйцеклетки. Он выполняет защитную функцию, обеспечивает видовую специфичность проникновения сперматозоида, т.е. не позволяет сперматозоидам других видов проникать в яйцеклетку. У млекопитающих эта оболочка называется блестящей. **Вторичные оболочки** образуются выделениями фолликулярных клеток яичника, имеются далеко не у всех яйцеклеток. Вторичная оболочка яиц насекомых содержит канал — микропиле, через который сперматозоид проникает в яйцеклетку. **Третичные оболочки** образуются за счет деятельности специальных желез яйцеводов. Например, из секретов особых желез формируются белковая, подскорлуповая пергаментная, скорлуповая и надскорлуповая оболочки у птиц и рептилий.

Вторичные и третичные оболочки образуются у яйцеклеток животных, зародыши которых развиваются во внешней среде. Поскольку у млекопитающих наблюдается внутриутробное развитие, их яйцеклетки имеют только первичную оболочку, поверх которой располагается лучистый венец — слой фолликулярных клеток, доставляющих к яйцеклетке питательные вещества.

В яйцеклетках происходит накопление запаса питательных веществ, которые называют **желтком**. Он содержит жиры, углеводы, РНК, минеральные вещества, белки, причем основную его массу составляют липопротеиды и гликопротеиды. Желток содержится в цитоплазме в виде **желточных гранул**. Количество питательных веществ, накапливаемых в яйцеклетке, зависит от условий, в которых происходит развитие зародыша. Если развитие яйцеклетки происходит вне организма матери и приводит к формированию крупных животных, то желток может составлять более 95% объема яйцеклетки. Яйцеклетки млекопитающих, развивающиеся внутри тела матери, содержат малое количество желтка — менее 5%, так как питательные вещества, необходимые для развития, эмбрионы получают от матери.



Типы яйцеклеток хордовых животных:

1 — алецитальная; 2 — изолецитальная; 3 — умеренно телolecитальная; 4 — резко телolecитальная.

В зависимости от количества содержащегося желтка различают следующие **типы яйцеклеток**: **алецитальные** (не содержат желтка или имеют незначительное количество желточных включений — млекопитающие, плоские черви); **изолецитальные** (с равномерно распределенным желтком — ланцетник, морской еж); **умеренно телолецитальные** (с неравномерно распределенным желтком — рыбы, земноводные); **резко телолецитальные** (желток занимает большую часть, и лишь небольшой участок цитоплазмы на анимальном полюсе свободен от него — птицы).

В связи с накоплением питательных веществ, у яйцеклеток появляется полярность. Противоположные полюсы называются **вегетативным** и **анимальным**. Поляризация проявляется в том, что происходит изменение местоположения ядра в клетке (оно смещается в сторону анимального полюса), а также в особенностях распределения цитоплазматических включений (во многих яйцах количество желтка возрастает от анимального к вегетативному полюсу).

Яйцеклетка человека была открыта в 1827 году К.М. Бэр.

Оплодотворение

Процесс слияния мужской и женской половых клеток, приводящий к образованию зиготы, которая дает начало новому организму, называется **оплодотворением**. Собственно процесс оплодотворения начинается с момента контакта сперматозоида и яйцеклетки. В момент такого контакта плазматическая мембрана акросомального выроста и прилежащая к ней часть мембраны акросомального пузырька растворяются, фермент гиалуронидаза и другие биологически активные вещества, содержащиеся в акросоме, выделяются наружу и растворяют участок яйцевой оболочки. Чаще всего сперматозоид полностью втягивается в яйцо, иногда жгутик остается снаружи и отбрасывается. С момента проникновения сперматозоида в яйцо гаметы перестают существовать, так как образуют единую клетку — зиготу. Ядро сперматозоида набухает, его хроматин разрыхляется, ядерная оболочка растворяется, и он превращается в **мужской пронуклеус**. Это происходит одновременно с завершением второго деления мейоза ядра яйцеклетки, которое возобновилось благодаря оплодотворению. Постепенно ядро яйцеклетки превращается в **женский пронуклеус**. Пронуклеусы перемещаются к центру яйцеклетки, происходит репликация ДНК, и после их слияния набор хромосом и ДНК зиготы становится «2n 4c». Объединение пронуклеусов и представляет собой **собственно оплодотворение**. Таким образом, оплодотворение заканчивается образованием зиготы с диплоидным ядром.

Оплодотворение — необратимый процесс, то есть однажды оплодотворенное яйцо не может быть оплодотворено вновь.

В зависимости от количества особей, принимающих участие в половом размножении, различают: **перекрестное оплодотворение** — оплодотворение, в котором принимают участие гаметы, образованные разными организмами; **самооплодотворение** — оплодотворение, при котором сливаются гаметы, образованные одним и тем же организмом (ленточные черви).

Эмбриональный период

Дробление

Дробление — это ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых огромный объем цитоплазмы яйца разделяется на многочисленные, содержащие ядра клетки меньшего размера. В результате дробления образуются клетки, которые называют бластомерами. Дробление от обычного деления отличает то, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Это становится возможным вследствие выпадения пресинтетического периода интерфазы. При этом

синтетический период интерфазы начинается в телофазе предшествующего митоза. Таким образом, количество бластомеров постепенно увеличивается, а их общий объем практически не изменяется. Цитоплазма клеток при дроблении делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (**борозды дробления**).

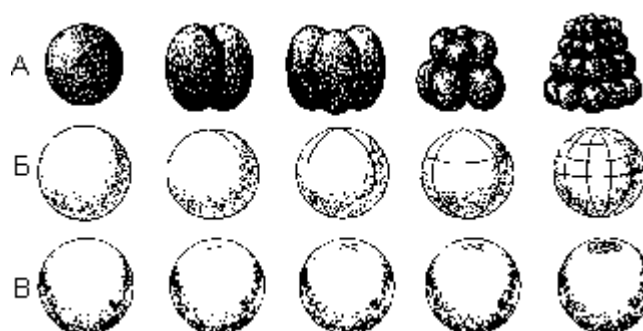


Дробление яйцеклетки амфибий (лягушка): 1 — двухклеточная стадия; 2 — четырехклеточная стадия; 3 — восьмиклеточная стадия; 4 — переход от восьми- к шестнадцатиклеточной стадии (клетки анимального полюса уже поделились, а клетки вегетативного только начинают дробиться); 5 — более поздняя стадия дробления; 6 — бластула; 7 — бластула в разрезе.

Биологическое значение процесса дробления: благодаря повторяющимся циклам репродукции, происходит размножение генотипа зиготы; происходит накопление клеточной массы для дальнейших преобразований, зародыш из одноклеточного превращается в многоклеточный.

Деление бластомеров бывает **синхронным** и **несинхронным**. У большинства видов оно несинхронно с самого начала развития, у других становится таковым уже после первых делений.

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



Различные виды дробления: А — полное; Б — частичное; В — дискоидальное.

Частичное дробление — тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры. Одним из видов частичного дробления является дискоидальное, при котором дроблению подвергается только лишенный желтка участок цитоплазмы у анимального полюса, где находится ядро. Участок цитоплазмы, подвергшийся дроблению, называется **зародышевым диском**. Этот тип дробления характерен для резко телolecитальных яиц с большим количеством желтка (рептилии, птицы, рыбы).

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

Бластула

Бластула — однослойный зародыш. Она состоит из слоя клеток — бластодермы, ограничивающей полость — бластоцель. Бластула начинает формироваться на ранних этапах дробления благодаря расхождению бластомеров. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью. Строение бластулы во многом зависит от типа дробления.

Целобластула (типичная бластула) образуется при равномерном дроблении. Имеет вид однослойного пузырька с большим бластоцелем (ланцетник).

Амфибластула образуется при дроблении теллецитальных яиц; бластодерма построена из бластомеров разного размера: микромеров на анимальном и макромеров на вегетативном полюсах. Бластоцель при этом смещается в сторону анимального полюса (земноводные).

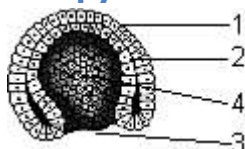


Типы бластул: 1 — целобластула; 2 — амфибластула; 3 — дискобластула; 4 — бластоциста; 5 — эмбриобласт; 6 — трофобласт.

Дискобластула образуется при дискоидальном дроблении. Полость бластулы имеет вид узкой щели, находящейся под зародышевым диском (птицы).

Бластоциста представляет собой однослойный пузырек, заполненный жидкостью, в котором различают эмбриобласт (из него развивается зародыш) и трофобласт, обеспечивающий питание зародыша (млекопитающие).

Гастроула



Гастроула:

1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — бластопор; 4 — гастроцель.

После того как сформировалась бластула, начинается следующий этап эмбриогенеза — **гастроуляция** (образование зародышевых листков). В результате гастроуляции образуется двухслойный, а затем трехслойный зародыш (у большинства животных) — гастроула. Первоначально образуются наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма) слои. Позже между экто- и энтодермой закладывается третий зародышевый листок — мезодерма.

Зародышевые листки — отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам и системам органов. Зародышевые листки возникают не только в результате перемещения клеточных масс, но и в результате дифференциации сходных между собой, сравнительно однородных клеток бластулы. В процессе гастроуляции зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма.

Дифференциация — процесс появления и нарастания морфологических и

функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. В зависимости от типа бластулы и от особенностей перемещения клеток, различают следующие основные способы гастрюляции: инвагинация, иммиграция, деламинация, эпиболия.



Типы гаструл: 1 — инвагинационная; 2 — эпиболическая; 3 — иммиграционная; 4 — деламинационная;
а — эктодерма; б — энтодерма; в — гастроцель.

При **инвагинации** один из участков бластодермы начинает впячиваться внутрь бластоцеля (у ланцетника). При этом бластоцель практически полностью вытесняется. Образуется двухслойный мешок, наружная стенка которого является первичной эктодермой, а внутренняя — первичной энтодермой, выстилающей полость первичной кишки, или **гастроцель**. Отверстие, при помощи которого полость сообщается с окружающей средой, называется **бластопором**, или **первичным ртом**. У представителей разных групп животных судьба бластопора различна. У первичноротых животных он превращается в ротовое отверстие. У вторичноротых бластопор зарастает, и на его месте нередко возникает анальное отверстие, а ротовое отверстие прорывается на противоположном полюсе (переднем конце тела).

Иммиграция — «выселение» части клеток бластодермы в полость бластоцеля (высшие позвоночные). Из этих клеток образуется энтодерма.

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

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

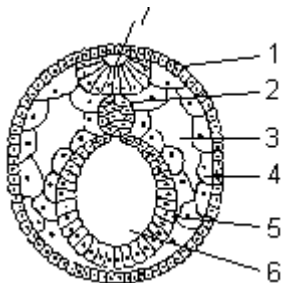
Описанные способы гастрюляции редко встречаются в чистом виде и обычно наблюдаются их сочетания (инвагинация с эпиболией у амфибий или деламинация с иммиграцией у иглокожих).

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

Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют **органогенезом**. В органогенезе можно выделить две фазы: **нейруляция** — образование комплекса осевых органов (нервная трубка, хорда, кишечная трубка и мезодерма сомитов), в который вовлекается почти весь зародыш, и **построение остальных органов**, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы).

По **теории зародышевых листков Карла Бэра**, возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка — экто-, мезо- или энтодермы. Некоторые органы могут иметь смешанное происхождение, то есть они образованы при участии сразу нескольких зародышевых листков. Например, мускулатура

пищеварительного тракта является производным мезодермы, а его внутренняя выстилка — производное энтодермы. Однако, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками. Зародыш на стадии нейруляции называется **нейрулой**. Материал, используемый на построение нервной системы у позвоночных животных, — **нейроэктодерма**, входит в состав дорсальной части эктодермы. Он располагается над зачатком хорды.



Нейрула:

1 — эктодерма; 2 — хорда; 3 — вторичная полость тела; 4 — мезодерма; 5 — энтодерма; 6 — кишечная полость; 7 — нервная трубка.

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

Смыкание валиков происходит сначала в средней, а затем в задней части нервного желобка. В последнюю очередь это происходит в головной части, которая по ширине превосходит другие. Передний расширенный отдел в дальнейшем образует головной мозг, остальная часть нервной трубки — спинной. В результате нервная пластинка превращается в нервную трубку, лежащую под эктодермой.

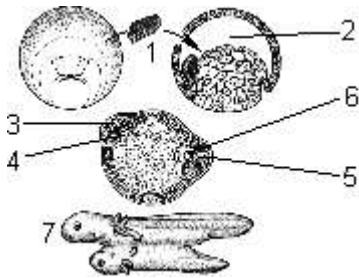
В ходе нейруляции часть клеток нервной пластинки не входит в состав нервной трубки. Они образуют ганглиозную пластинку, или нервный гребень, — скопление клеток вдоль нервной трубки. Позднее эти клетки мигрируют по всему зародышу, образуя клетки нервных узлов, мозгового вещества надпочечников, пигментные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

Из материала эктодермы, помимо нервной трубки, развиваются эпидермис и его производные (перо, волосы, ногти, когти, кожные железы и т.д.), компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов.

Мезодермальные и энтодермальные органы формируются не после образования нервной трубки, а одновременно с ней. Вдоль боковых стенок первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы, или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отшнуровывается от основной массы энтодермы. Так появляется **хорда**. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отшнуровываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно-расположенных замкнутых мешков, называемых также целомическими мешками. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или **целом**).

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

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



Эмбриональная индукция:

1 — зачаток хордомезодермы; 2 — полость бластулы; 3 — индуцированная нервная трубка; 4 — индуцированная хорда; 5 — первичная нервная трубка; 6 — первичная хорда; 7 — формирование вторичного зародыша, соединенного с зародышем-хозяином.

Эмбриональная индукция

Эмбриональная индукция — это взаимодействие между частями эмбриона, в процессе которого одна его часть — индуктор, — контактируя с другой частью — реагирующей системой, — определяет направление развития последней.

Явление индукции было открыто Х. Шпеманом в 1901 г. при изучении образования хрусталика глаза из эктодермального эпителия у эмбрионов земноводных. В 1924 г. были опубликованы результаты опытов Х. Шпемана и Г. Мангольда, считающихся классическим доказательством существования эмбриональной индукции. На стадии ранней гаструлы зачаток эктодермы, который в нормальных условиях должен был развиваться в структуры нервной системы, из зародыша гребенчатого (непигментированного) тритона пересаживался под эктодерму брюшной стороны, дающую начало эпидермису кожи, зародыша обыкновенного (пигментированного) тритона. В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникали сначала нервная трубка и другие компоненты комплекса осевых органов, а затем формировался дополнительный зародыш. Причем, наблюдения показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.

Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме формируется нервная трубка, образует кожный эпителий. При дальнейшем изучении развития зародышей оказалось, что зачаток хордомезодермы, представляя собой индуктор нервной трубки, для дифференцировки нуждается в индуцирующем влиянии со стороны зачатка нервной системы.

Постэмбриональный период развития

Постэмбриональный период развития начинается в момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до его смерти. Постэмбриональное развитие включает в себя: рост организма; установление окончательных пропорций тела; переход систем органов на режим взрослого организма (в частности, половое созревание). Различают **два основных типа постэмбрионального развития**: 1) прямое, 2) с превращением.

При **прямом развитии** из тела матери или яйцевых оболочек выходит особь, отличающаяся от взрослого организма только меньшим размером (птицы, млекопитающие).



Развитие лягушки

Различают: **неличиночный** (яйцекладный) тип, при котором зародыш развивается внутри яйца (рыбы, птицы); **внутриутробный** тип, при котором зародыш развивается внутри организма матери и связан с ним через плаценту (плацентарные млекопитающие).

При развитии с превращением (метаморфозом) из яйца выходит личинка, устроенная проще взрослого животного (иногда сильно отличающаяся от него); как правило, она имеет специальные личиночные органы, часто ведет иной образ жизни, чем взрослое животное (насекомые, некоторые паукообразные, амфибии).

Например, у бесхвостых земноводных из яйцевых оболочек выходит личинка — головастик. Он имеет обтекаемую форму тела, хвостовой плавник, жаберные щели и жабры, органы боковой линии, двухкамерное сердце, один круг кровообращения. Со временем, под влиянием гормона щитовидной железы, головастик претерпевает метаморфоз. У него рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения, т.е. постепенно он приобретает признаки, характерные для земноводных.

Партеногенез

Партеногенезом называется развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки. Встречается у ряда видов растений, беспозвоночных и позвоночных животных, кроме млекопитающих, у которых партеногенетические зародыши погибают на ранних стадиях эмбриогенеза. Партеногенез может быть искусственным и естественным.

Искусственный партеногенез вызывается человеком путем активизации яйцеклетки воздействием на нее различными веществами, механическим раздражением, повышением температуры и т.д.

При **естественном партеногенезе** яйцо начинает дробиться и развиваться в эмбрион без участия сперматозоида, только под влиянием внутренних или внешних причин. Различают **соматический** и **генеративный** партеногенез. При генеративном, или гаплоидном, партеногенезе зародыш начинает развиваться из гаплоидной яйцеклетки (трутни пчел). При соматическом, или диплоидном партеногенезе зародыш начинает развиваться из диплоидной клетки: 1) или с диплоидного овоцита (мейоз не происходит), 2) или с клетки, образовавшейся в результате слияния двух гаплоидных ядер (мейоз происходит) (тли, дафнии, одуванчики).

Если развитие яйцеклетки происходит без участия ядра сперматозоида (некоторые рыбы, круглые черви), то такая разновидность партеногенеза называется **гиногенезом**. Однако именно сперматозоид стимулирует начало дробления яйцеклетки, хотя и не оплодотворяет ее.

Если развитие яйца происходит только за счет генетического материала сперматозоидов и цитоплазмы яйцеклетки, то в этом случае говорят об **андрогенезе**.

Этот тип развития может осуществляться в том случае, если ядро яйцеклетки погибает еще до оплодотворения, а в яйцеклетку попадает не один, а несколько сперматозоидов (тутовый шелкопряд).

Лекция №17.

Основные понятия генетики. Законы Менделя

Основные понятия генетики

Генетика — наука о закономерностях наследственности и изменчивости. Датой «рождения» генетики можно считать 1900 год, когда Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии независимо друг от друга «переоткрыли» законы наследования признаков, установленные Г. Менделем еще в 1865 году.

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

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

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

Фенотип — совокупность всех внешних и внутренних признаков организма.

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

Генотип — совокупность генов организма.

Локус — местоположение гена в хромосоме.

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

Гомозигота — организм, имеющий аллельные гены одной молекулярной формы.

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

Рецессивный ген — аллель, определяющий развитие признака только в гомозиготном состоянии; такой признак будет называться рецессивным.

Доминантный ген — аллель, определяющий развитие признака не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состоянии; такой признак будет называться доминантным.

Методы генетики

Основным является **гибридологический метод** — система скрещиваний, позволяющая проследить закономерности наследования признаков в ряду поколений. Впервые разработан и использован Г. Менделем. Отличительные особенности метода: 1) целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т. д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков; 2) строгий количественный учет наследования признаков у гибридов; 3) индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений.

Скрещивание, при котором анализируется наследование одной пары альтернативных признаков, называется **моногибридным**, двух пар — **дигибридным**, нескольких пар — **полигибридным**. Под альтернативными признаками понимаются различные значения какого-либо признака, например, признак — цвет горошин, альтернативные признаки — желтый цвет, зеленый цвет горошин.

Кроме гибридологического метода, в генетике используют: **генеалогический** — составление и анализ родословных; **цитогенетический** — изучение хромосом; **близнецовый** — изучение близнецов; **популяционно-статистический** метод — изучение генетической структуры популяций.

Генетическая символика

Предложена Г. Менделем, используется для записи результатов скрещиваний: **P** — родители; **F** — потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения (F_1 — гибриды первого поколения — прямые потомки родителей, F_2 — гибриды второго поколения — возникают в результате скрещивания между собой гибридов F_1); **x** — значок скрещивания; **G** — мужская особь; **E** — женская особь; **A** — доминантный ген, **a** — рецессивный ген; **AA** — гомозигота по доминанте, **aa** — гомозигота по рецессиву, **Aa** — гетерозигота.

Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Менделя

Успеху работы Менделя способствовал удачный выбор объекта для проведения скрещиваний — различные сорта гороха. Особенности гороха: 1) относительно просто выращивается и имеет короткий период развития; 2) имеет многочисленное потомство; 3) имеет большое количество хорошо заметных альтернативных признаков (окраска венчика — белая или красная; окраска семядолей — зеленая или желтая; форма семени — морщинистая или гладкая; окраска боба — желтая или зеленая; форма боба — округлая или с перетяжками; расположение цветков или плодов — по всей длине стебля или у его верхушки; высота стебля — длинный или короткий); 4) является самоопылителем, в результате чего имеет большое количество чистых линий, устойчиво сохраняющих свои признаки из поколения в поколение.

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

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

Мендель взял сорта гороха с желтыми и зелеными семенами и произвел их искусственное перекрестное опыление: у одного сорта удалил тычинки и опылил их пыльцой другого сорта. Гибриды первого поколения имели желтые семена. Аналогичная картина наблюдалась и при скрещиваниях, в которых изучалось наследование других признаков: при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую формы семян, все семена полученных гибридов были гладкими, от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми все полученные — красноцветковые. Мендель пришел к выводу, что у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй как бы исчезает. Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал доминантным, а подавляемый — рецессивным.

При **моногибридном скрещивании гомозиготных особей**, имеющих разные значения альтернативных признаков, гибриды являются единообразными по генотипу и фенотипу.

Генетическая схема закона единообразия Менделя

(**A** — желтый цвет горошин, **a** — зеленый цвет горошин)

P	♀ AA желтые	×	♂ aa зеленые
Типы гамет	○ A		○ a
F ₁	Aa желтые 100%		

Госдума удвоила штрафы за

фальсификации на выборах — Госдума приняла в третьем окончательном. ..

news.rambler.ru •

Греки победили Россию с горя

— В четвертьфинале чемпионата Европы обидчики россиян греки, казалось. ..

news.rambler.ru •

Греки победили Россию с горя

— В четвертьфинале чемпионата Европы обидчики россиян греки, казалось. ..

news.rambler.ru •

Греф не пугает кризисом, но

призывает к нему готовиться — Президент Сбербанка Герман Греф. ..

news.rambler.ru •

begun

Закон расщепления, или второй закон Менделя

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

Признаки	Доминантные		Рецессивные		Всего
	Число	%	Число	%	
Форма семян	5474	74,74	1850	25,26	7324
Окраска семядолей	6022	75,06	2001	24,94	8023
Окраска семенной кожуры	705	75,90	224	24,10	929
Форма боба	882	74,68	299	25,32	1181
Окраска боба	428	73,79	152	26,21	580
Расположение цветков	651	75,87	207	24,13	858
Высота стебля	787	73,96	277	26,04	1064
Всего:	14949	74,90	5010	25,10	19959

Анализ данных таблицы позволил сделать следующие выводы:

1. единообразия гибридов во втором поколении не наблюдается: часть гибридов несет один (доминантный), часть — другой (рецессивный) признак из альтернативной пары;
2. количество гибридов, несущих доминантный признак, приблизительно в три раза больше, чем гибридов, несущих рецессивный признак;
3. рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а лишь подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

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

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

Генетическая схема закона расщепления Менделя

(**A** — желтый цвет горошин, **a** — зеленый цвет горошин):

P	♀ Aa желтые	×	♂ Aa желтые
---	-----------------------	---	-----------------------

Типы гамет	○ A	○ a	○ A	○ a
F ₂	AA желтые	Aa желтые 75%	Aa желтые	aa зеленые 25%

Закон чистоты гамет

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

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

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

Для доказательства своих предположений Г. Мендель использовал скрещивание, которое сейчас называют анализирующим (**анализирующее скрещивание** — скрещивание организма, имеющего неизвестный генотип, с организмом, гомозиготным по рецессиву). Наверное, Мендель рассуждал следующим образом: «Если мои предположения верны, то в результате скрещивания F₁ с сортом, обладающим рецессивным признаком (зелеными горошинами), среди гибридов будут половина горошин зеленого цвета и половина горошин — желтого». Как видно из приведенной ниже генетической схемы, он действительно получил расщепление 1:1 и убедился в правильности своих предположений и выводов, но современниками он понят не был. Его доклад «Опыты над растительными гибридами», сделанный на заседании Брюннского общества естествоиспытателей, был встречен полным молчанием.

P	♀ Aa желтые	×	♂ aa зеленые
Типы гамет	○ A ○ a		○ a
F	Aa желтые 50%		aa зеленые 50%

Цитологические основы первого и второго законов Менделя

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

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

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

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

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

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

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

Анализируя полученное потомство, Мендель обратил внимание на то, что: 1) наряду с сочетаниями признаков исходных сортов (желтые гладкие и зеленые морщинистые семена), при дигибридном скрещивании появляются и новые сочетания признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена); 2) расщепление по каждому отдельно взятому признаку соответствует расщеплению при моногибридном скрещивании. Из 556 семян 423 были гладкими и 133 морщинистыми (соотношение 3:1), 416 семян имели желтую окраску, а 140 — зеленую (соотношение 3:1). Мендель

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

При дигибридном скрещивании дигетерозигот у гибридов имеет место расщепление по фенотипу в отношении 9:3:3:1, по генотипу в отношении 4:2:2:2:1:1:1:1, признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

P	♀ AABB желтые, гладкие	×	♂ aabb зеленые, морщинистые
Типы гамет	○ AB		○ ab
F ₁	AaBb желтые, гладкие, 100%		
P	♀ AaBb желтые, гладкие	×	♂ AaBb желтые, гладкие
Типы гамет	○ AB ○ Ab ○ aB ○ ab		○ AB ○ Ab ○ aB ○ ab

Генетическая схема закона независимого комбинирования признаков:

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

ab	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые	aaBb зеленые гладкие	aabb зеленые морщинистые
-----------	----------------------------------	--------------------------------------	-----------------------------------	---------------------------------------

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

Анализ результатов скрещивания по генотипу: **AaBb** — 4/16, **AABb** — 2/16, **AaBB** — 2/16, **Aabb** — 2/16, **aaBb** — 2/16, **AABB** — 1/16, **Aabb** — 1/16, **aaBB** — 1/16, **aabb** — 1/16. Расщепление по генотипу 4:2:2:2:2:1:1:1:1.

Если при моногибридном скрещивании родительские организмы отличаются по одной паре признаков (желтые и зеленые семена) и дают во втором поколении два фенотипа (2^1) в соотношении $(3 + 1)^1$, то при дигибридном они отличаются по двум парам признаков и дают во втором поколении четыре фенотипа (2^2) в соотношении $(3 + 1)^2$. Легко посчитать, сколько фенотипов и в каком соотношении будет образовываться во втором поколении при тригибридном скрещивании: восемь фенотипов (2^3) в соотношении $(3 + 1)^3$.

Если расщепление по генотипу в F_2 при моногибридном поколении было 1:2:1, то есть было три разных генотипа (3^1), то при дигибридном образуется 9 разных генотипов — 3^2 , при тригибридном скрещивании образуется 3^3 — 27 разных генотипов.

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

Цитологические основы третьего закона Менделя

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

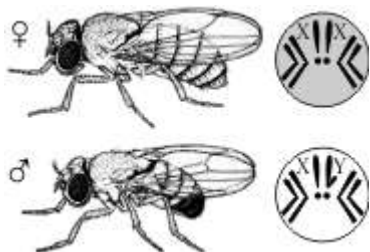
Лекция №18. Сцепленное наследование

В 1906 году У. Бэтсон и Р. Пеннет, проводя скрещивание растений душистого горошка и анализируя наследование формы пыльцы и окраски цветков, обнаружили, что эти признаки не дают независимого распределения в потомстве, гибриды всегда повторяли признаки родительских форм. Стало ясно, что не для всех признаков характерно независимое распределение в потомстве и свободное комбинирование.

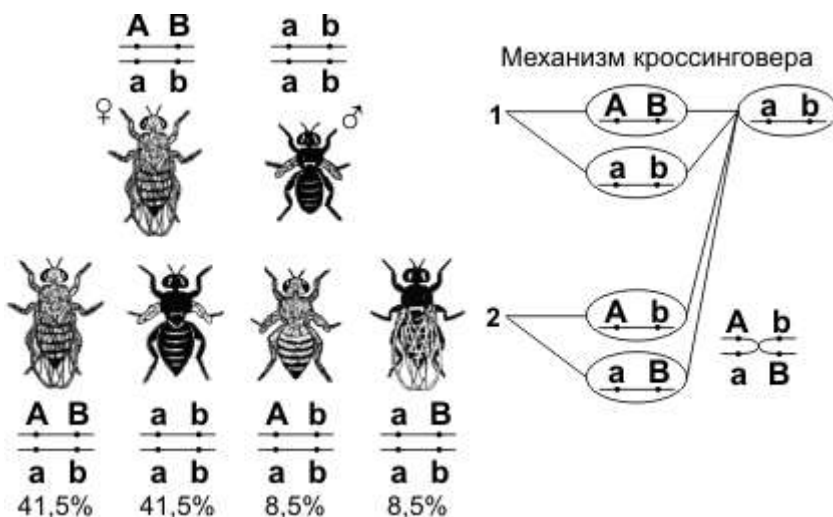
Каждый организм имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, каждая хромосома несет не один ген, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков. Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался **Т. Морган**. Если Мендель

проводил свои опыты на горохе, то для Моргана основным объектом стала плодовая мушка дрозофила.

Дрозофила каждые две недели при температуре 25 °С дает многочисленное потомство. Самец и самка внешне хорошо различимы — у самца брюшко меньше и темнее. Они имеют всего 8 хромосом в диплоидном наборе, достаточно легко размножаются в пробирках на недорогой питательной среде.



Скрещивая мушку дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении Морган получал гибриды, имеющие серое тело и нормальные крылья (ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над темной окраской, а ген, обуславливающий развитие нормальных крыльев, — над геном недоразвитых). При проведении анализирующего скрещивания самки F₁ с самцом, имевшим рецессивные признаки, теоретически ожидалось получить потомство с комбинациями этих признаков в соотношении 1:1:1:1. Однако в потомстве явно преобладали особи с признаками родительских форм (41,5% — серые длиннокрылые и 41,5% — черные с зачаточными крыльями), и лишь незначительная часть мушек имела иное, чем у родителей, сочетание признаков (8,5% — черные длиннокрылые и 8,5% — серые с зачаточными крыльями). Такие результаты могли быть получены только в том случае, если гены, отвечающие за окраску тела и форму крыльев, находятся в одной хромосоме.



1 — некроссоверные гаметы; 2 — кроссоверные гаметы.

Если гены окраски тела и формы крыльев локализованы в одной хромосоме, то при данном скрещивании должны были получиться две группы особей, повторяющие признаки родительских форм, так как материнский организм должен образовывать гаметы только двух типов — **AB** и **ab**, а отцовский — один тип — **ab**. Следовательно, в потомстве должны образовываться две группы особей, имеющих генотип **AABB** и **aabb**. Однако в потомстве появляются особи (пусть и в незначительном количестве) с перекомбинированными признаками, то есть имеющие генотип **Aabb** и **aaBb**. Для того, чтобы объяснить это, необходимо вспомнить механизм образования половых клеток — мейоз. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют, и в этот момент между ними может произойти обмен участками. В

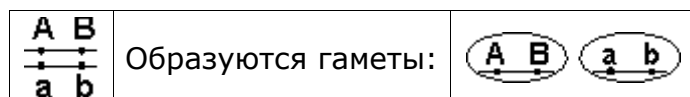
результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами **A** и **B**, появляются гаметы **Ab** и **aB**, и, как следствие, в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Но, поскольку кроссинговер происходит при образовании небольшой части гамет, числовое соотношение фенотипов не соответствует соотношению 1:1:1:1.

Группа сцепления — гены, локализованные в одной хромосоме и наследующиеся совместно. Количество групп сцепления соответствует гаплоидному набору хромосом.

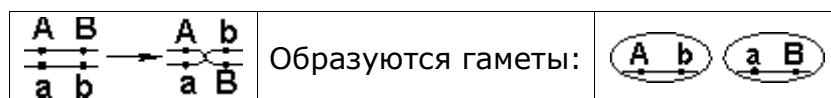
Сцепленное наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме. Сила сцепления между генами зависит от расстояния между ними: чем дальше гены располагаются друг от друга, тем выше частота кроссинговера и наоборот. **Полное сцепление** — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются так близко друг к другу, что кроссинговер между ними становится невозможным. **Неполное сцепление** — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются на некотором расстоянии друг от друга, что делает возможным кроссинговер между ними.

Независимое наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в разных парах гомологичных хромосом.

Некроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых кроссинговер не произошел.



Кроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер. Как правило кроссоверные гаметы составляют небольшую часть от всего количества гамет.

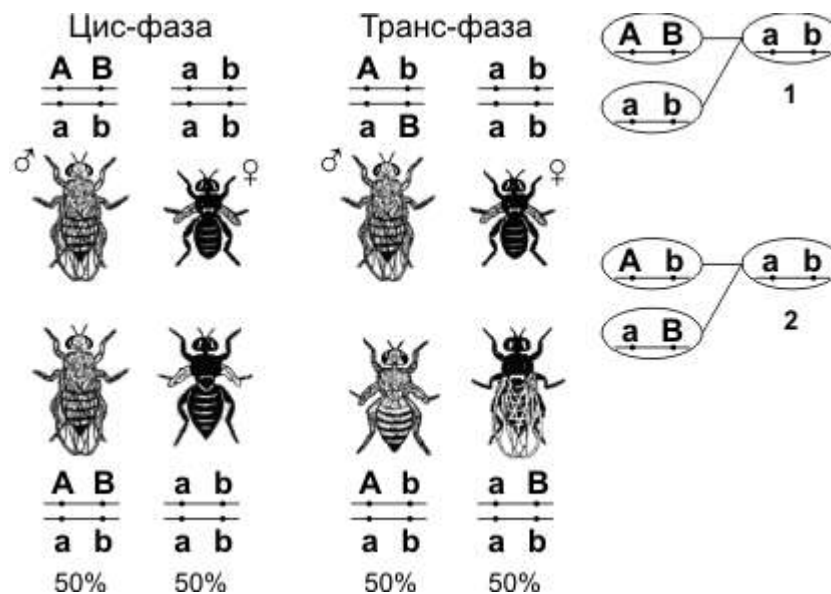


Нерекомбинанты — гибридные особи, у которых такое же сочетание признаков, как и у родителей.

Рекомбинанты — гибридные особи, имеющие иное сочетание признаков, чем у родителей.

Расстояние между генами измеряется в **морганидах** — условных единицах, соответствующих проценту кроссоверных гамет или проценту рекомбинантов. Например, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (также черной окраски тела и зачаточных крыльев) у дрозофилы равно 17%, или 17 морганидам.

У дигетерозигот доминантные гены могут располагаться или в одной хромосоме (**цис-фаза**), или в разных (**транс-фаза**).



1 — Механизм цис-фазы (некриссоверные гаметы); 2 — механизм транс-фазы (некриссоверные гаметы).

Результатом исследований Т. Моргана стало создание им **хромосомной теории наследственности**:

1. гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов; набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален;
2. каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме; в идентичных локусах гомологичных хромосом находятся аллельные гены;
3. гены расположены в хромосомах в определенной линейной последовательности;
4. гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов;
5. сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера, что приводит к образованию рекомбинантных хромосом; частота кроссинговера зависит от расстояния между генами: чем больше расстояние, тем больше величина кроссинговера;
6. каждый вид имеет характерный только для него набор хромосом — кариотип.

Лекция №19. Генетика пола

Хромосомное определение пола

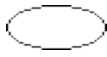

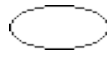
Большинство животных являются раздельнополыми организмами. Пол можно рассматривать как совокупность признаков и структур, обеспечивающих способ воспроизводства потомства и передачу наследственной информации. Пол чаще всего определяется в момент оплодотворения, то есть в определении пола главную роль играет кариотип зиготы. Кариотип каждого организма содержит хромосомы, одинаковые у обоих полов, — аутосомы, и хромосомы, по которым женский и мужской пол отличаются друг от друга, — половые хромосомы. У человека «женскими» половыми хромосомами являются две **X**-хромосомы. При образовании гамет каждая яйцеклетка получает одну из **X**-хромосом. Пол, у которого образуются гаметы одного типа, несущие **X**-хромосому, называется гомогаметным. У человека женский пол является гомогаметным. «Мужские» половые хромосомы у человека — **X**-хромосома и **Y**-хромосома. При образовании гамет половина сперматозоидов получает **X**-хромосому, другая половина — **Y**-хромосому. Пол, у которого образуются гаметы разного типа, называется гетерогаметным. У человека мужской пол — гетерогаметный. Если

образуется зигота, несущая две **X**-хромосомы, то из нее будет формироваться женский организм, если **X**-хромосому и **Y**-хромосому — мужской.




У животных можно выделить следующие **четыре типа хромосомного определения пола**.

1. Женский пол — гомогаметен (**XX**), мужской — гетерогаметен (**XY**) (млекопитающие, в частности, человек, дрозофила).

Генетическая схема хромосомного определения пола у человека:

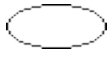
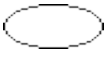
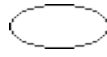
P	♀46, XX	×	♂46, XY
Типы гамет	 23, X		 23, X  23, Y
F	46, XX женские особи, 50%		46, XY мужские особи, 50%

Генетическая схема хромосомного определения пола у дрозофилы:

P	♀8, XX	×	♂8, XY
Типы гамет	 4, X		 4, X  4, Y
F	8, XX женские особи, 50%		8, XY мужские особи, 50%

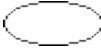
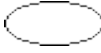
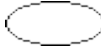
2. Женский пол — гомогаметен (**XX**), мужской — гетерогаметен (**XO**) (прямокрылые).

Генетическая схема хромосомного определения пола у пустынной саранчи:

P	♀24, XX	×	♂23, XO
Типы гамет	 12, X		 12, X  11, O
F	24, XX женские особи, 50%		23, XO мужские особи, 50%




3. Женский пол — гетерогаметен (**XY**), мужской — гомогаметен (**XX**) (птицы, пресмыкающиеся).

Генетическая схема хромосомного определения пола у голубя:

P	♀80, XY	×	♂80, XX
Типы гамет	 40, X  40, Y		 40, X
F	80, XY женские особи, 50%		80, XX мужские особи, 50%

1. Женский пол — гетерогаметен (**XO**), мужской — гомогаметен (**XX**) (некоторые виды насекомых).

Генетическая схема хромосомного определения пола у моли:

P	♀61, XO	×	♂62, XX
Типы гамет	 31, X  30, Y		 31, X
F	61, XO женские особи, 50%		62, XX мужские особи, 50%

Наследование признаков, сцепленных с полом

Установлено, что в половых хромосомах находятся гены, отвечающие не только за развитие половых, но и за формирование неполовых признаков (свертываемость крови, цвет зубной эмали, чувствительность к красному и зеленому цвету и т.д.). Наследование неполовых признаков, гены которых локализованы в **X**- или **Y**-хромосомах, называют **наследованием, сцепленным с полом**.

Изучением наследования генов, локализованных в половых хромосомах, занимался Т. Морган.

У дрозофилы красный цвет глаз доминирует над белым. **Реципрокное скрещивание** — два скрещивания, которые характеризуются взаимно противоположным сочетанием анализируемого признака и пола у форм, принимающих участие в этом скрещивании. Например, если в первом скрещивании самка имела доминантный признак, а самец — рецессивный, то во втором скрещивании самка должна иметь рецессивный признак, а самец — доминантный. Проводя реципрокное скрещивание, Т. Морган получил следующие результаты. При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами в первом поколении все потомство оказывалось красноглазым. Если скрестить между собой гибридов F_1 , то во втором поколении все самки оказываются красноглазыми, а среди самцов — половина белоглазых и половина красноглазых. Если же скрестить между собой белоглазых самок и красноглазых самцов, то в первом поколении все самки оказываются красноглазыми, а самцы белоглазыми. В F_2 половина самок и самцов — красноглазые, половина — белоглазые.

Объяснить полученные результаты наблюдаемого расщепления по окраске глаз Т. Морган смог, только предположив, что ген, отвечающий за окраску глаз, локализован в **X**-хромосоме (**X^A** — красный цвет глаз, **X^a** — белый цвет глаз), а **Y**-хромосома таких генов не содержит.

P	♀ $X^A X^A$ красноглазые	×	♂ $X^a Y$ белоглазые
Типы гамет	○ X^A		○ X^a ○ Y
F ₁	$X^A X^a$ ♀ красноглазые 50%		$X^A Y$ ♂ красноглазые 50%

P	♀ $X^A X^a$ красноглазые	×	♂ $X^A Y$ красноглазые
Типы гамет	○ X^A ○ X^a		○ X^A ○ Y
F ₂	$X^A X^A$ $X^A X^a$ ♀ красноглазые 50%		$X^A Y$ $X^a Y$ ♂ красноглазые ♂ белоглазые 25% 25%

P	♀ $X^a X^a$ белоглазые	×	♂ $X^A Y$ красноглазые
Типы гамет	○ X^a		○ X^A ○ Y
F ₁	$X^A X^a$ ♀ красноглазые 50%		$X^a Y$ ♂ белоглазые 50%

P	♀ $X^A X^a$ красноглазые	×	♂ $X^a Y$ белоглазые
Типы гамет	○ X^A ○ X^a		○ X^a ○ Y
F ₂	$X^A X^A$ $X^a X^a$ ♀ красноглазые ♀ белоглазые 25% 25%		$X^A Y$ $X^a Y$ ♂ красноглазые ♂ белоглазые 25% 25%

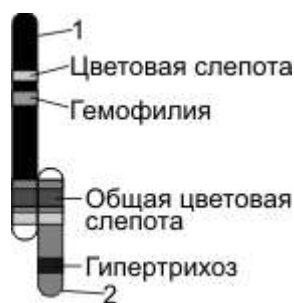


Схема половых хромосом человека и сцепленных с ними генов:

1 — X-хромосома; 2 — Y-хромосома.

У людей мужчина получает **X**-хромосому от матери, **Y**-хромосому — от отца. Женщина получает одну **X**-хромосому от матери, другую **X**-хромосому от отца. **X**-хромосома — средняя субметацентрическая, **Y**-хромосома — мелкая акроцентрическая; **X**-хромосома и **Y**-хромосома имеют не только разные размеры, строение, но и по большей части несут разные наборы генов. В зависимости от генного состава в половых хромосомах человека можно выделить следующие участки: 1) негомологичный участок **X**-хромосомы (с генами, имеющимися только в **X**-хромосоме); 2) гомологичный участок **X**-хромосомы и **Y**-хромосомы (с генами, имеющимися как в **X**-хромосоме, так и в **Y**-хромосоме); 3) негомологичный участок **Y**-хромосомы (с генами, имеющимися только в **Y**-хромосоме). В зависимости от локализации гена в свою очередь выделяют следующие типы наследования.

Тип наследования	Локализация генов	Примеры
X -сцепленный рецессивный	Негомологичный участок X -хромосомы	Гемофилия, разные формы цветовой слепоты (протанопия, дейтеронопия), отсутствие потовых желез, некоторые формы мышечной дистрофии и пр.
X -сцепленный доминантный	Негомологичный участок X -хромосомы	Коричневый цвет зубной эмали, витамин D устойчивый рахит и пр.
X-Y -сцепленный (частично сцепленный с полом)	Гомологичный участок X - и Y -хромосом	Синдром Альпорта, общая цветовая слепота
Y -сцепленный	Негомологичный участок Y -хромосомы	Перепончатость пальцев ног, гипертрихоз края ушной раковины

Большинство генов, сцепленных с **X**-хромосомой, отсутствуют в **Y**-хромосоме, поэтому эти гены (даже рецессивные) будут проявляться фенотипически, так как они представлены в генотипе в единственном числе. Такие гены получили название гемизиготных. **X**-хромосома человека содержит ряд генов, рецессивные аллели которых определяют развитие тяжелых аномалий (гемофилия, дальтонизм и пр.). Эти аномалии чаще встречаются у мужчин (так как они гемизиготны), хотя носителем генов, обуславливающих эти аномалии, чаще бывает женщина. Например, если X^A — нормальная свертываемость крови, X^a — гемофилия и если женщина является носителем гена гемофилии, то у фенотипически здоровых родителей может родиться сын-гемофилик:

P	♀ $X^A X^a$ норм. сверт. крови	×	♂ $X^A Y$ норм. сверт. крови
Типы гамет	○ X^A ○ X^a		○ X^A ○ Y
F ₂	$X^A X^A$ $X^A X^a$ ♀ норм. сверт. крови 50%		$X^A Y$ $X^a Y$ ♂ норм. сверт. крови ♂ гемофилики 25% 25%

У людей мужчина получает **X**-хромосому от матери, **Y**-хромосому — от отца. Женщина получает одну **X**-хромосому от матери, другую **X**-хромосому от отца. **X**-хромосома — средняя субметацентрическая, **Y**-хромосома — мелкая акроцентрическая; **X**-хромосома и **Y**-хромосома имеют не только разные размеры, строение, но и по большей части несут разные наборы генов. В зависимости от генного состава в половых хромосомах человека можно выделить следующие участки: 1) негомологичный участок **X**-хромосомы (с генами, имеющимися только в **X**-хромосоме); 2) гомологичный участок **X**-хромосомы и **Y**-хромосомы (с генами, имеющимися как в **X**-хромосоме, так и в **Y**-хромосоме); 3) негомологичный участок **Y**-хромосомы (с генами, имеющимися только в **Y**-хромосоме). В зависимости от локализации гена в свою очередь выделяют следующие типы наследования.

Тип наследования	Локализация генов	Примеры
X -сцепленный рецессивный	Негомологичный участок X -хромосомы	Гемофилия, разные формы цветовой слепоты (протанопия, дейтеронопия), отсутствие потовых желез, некоторые формы мышечной дистрофии и пр.
X -сцепленный доминантный	Негомологичный участок X -хромосомы	Коричневый цвет зубной эмали, витамин D устойчивый рахит и пр.
X-Y -сцепленный (частично сцепленный с полом)	Гомологичный участок X - и Y -хромосом	Синдром Альпорта, общая цветовая слепота
Y -сцепленный	Негомологичный участок Y -хромосомы	Перепончатость пальцев ног, гипертрихоз края ушной раковины

Большинство генов, сцепленных с **X**-хромосомой, отсутствуют в **Y**-хромосоме, поэтому эти гены (даже рецессивные) будут проявляться фенотипически, так как они представлены в генотипе в единственном числе. Такие гены получили название гемизиготных. **X**-хромосома человека содержит ряд генов, рецессивные аллели которых определяют развитие тяжелых аномалий (гемофилия, дальтонизм и пр.). Эти аномалии чаще встречаются у мужчин (так как они гемизиготны), хотя носителем генов, обуславливающих эти аномалии, чаще бывает женщина. Например, если X^A — нормальная свертываемость крови, X^a — гемофилия и если женщина является носителем гена гемофилии, то у фенотипически здоровых родителей может родиться сын-гемофилик:

P	♀ $X^A X^a$ норм. сверт. крови	×	♂ $X^A Y$ норм. сверт. крови
Типы гамет	○ X^A ○ X^a		○ X^A ○ Y
F ₂	$X^A X^A$ $X^A X^a$ ♀ норм. сверт. крови 50%		$X^A Y$ $X^a Y$ ♂ норм. сверт. крови ♂ гемофилики 25% 25%

Лекция №20. Взаимодействие генов

Многочисленные опыты подтвердили правильность установленных Менделем закономерностей. Вместе с тем, появились факты, показывающие, что полученные Менделем числовые соотношения при расщеплении гибридного поколения соблюдались не всегда. Это указывало на то, что взаимоотношения между генами и признаками носят более сложный характер. Выяснилось: **один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков; один и тот же признак может развиваться под влиянием многих генов.**

Следует отметить, что взаимодействие генов имеет биохимическую природу, то есть взаимодействуют друг с другом не гены, а их продукты. Продуктом эукариотического гена может быть или полипептид, или тРНК, или рРНК.

ВИДЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Различают полное доминирование, неполное доминирование, кодоминирование, аллельное исключение.

Аллельными генами называются гены, расположенные в идентичных локусах гомологичных хромосом. Ген может иметь одну, две и более молекулярных форм. Появление второй и последующих молекулярных форм является следствием мутации гена. Если ген имеет три и более молекулярных форм, говорят о **множественном аллелизме**. Из всего множества молекулярных форм у одного организма могут присутствовать только две, что объясняется парностью хромосом.

Полное доминирование

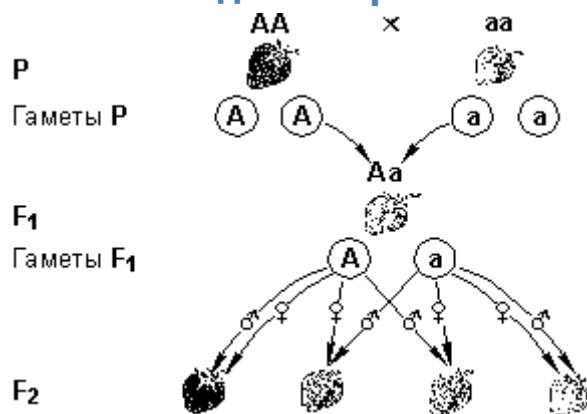
Полное доминирование — это вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот не отличается от фенотипа гомозигот по доминанте, то есть в фенотипе гетерозигот присутствует продукт доминантного гена. Полное доминирование широко распространено в природе, имеет место при наследовании, например, окраски и формы семян гороха, цвета глаз и цвета волос у человека, резус-антигена и мн. др.

Наличие резус-антигена (резус-фактора) эритроцитов обуславливается доминантным геном **Rh**. То есть генотип резус-положительного человека может быть двух видов: или **RhRh**, или **Rhrh**; генотип резус-отрицательного человека — **rhrh**. Если, например, мать — резус-отрицательная, а отец резус-положительный и гетерозиготен по этому признаку, то при данном типе брака с одинаковой вероятностью может родиться как резус-положительный, так и резус-отрицательный ребенок.

P	♀ rhrh резус-отрицательная	×	♂ Rhrh резус-положительный
Типы гамет	○ rh		○ Rh ○ rh
F	Rhrh резус-положительный 50%		rhrh резус-отрицательный 50%

Между резус-положительным плодом и резус-отрицательной матерью может возникнуть резус-конфликт.

Неполное доминирование



Так называется вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот отличается как от фенотипа гомозигот по доминанте, так и от фенотипа гомозигот по рецессиву и имеет среднее (промежуточное) значение между ними. Имеет место при наследовании окраски околоцветника ночной красавицы, львиного зева, окраски шерсти морских свинок и пр.

Сам Мендель столкнулся с неполным доминированием, когда скрещивал крупнолистный сорт гороха с мелколистным. Гибриды первого поколения не повторяли признак ни одного из родительских растений, они имели листья средней величины.

При скрещивании гомозиготных красноплодных и белоплодных сортов земляники все первое поколение гибридов имеет розовые плоды. При скрещивании этих гибридов друг с другом получаем: по фенотипу — 1/4 красноплодных, 2/4 розовоплодных и 1/4 белоплодных растений, по генотипу — 1/4 **AA**, 1/2 **Aa**, 1/4 **aa** (и по фенотипу, и по генотипу соотношение 1:2:1). Соответствие расщепления по генотипу расщеплению по фенотипу является характерным при неполном доминировании, так как гетерозиготы фенотипически отличаются от гомозигот.

Кодоминирование

Кодоминирование — вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот отличается как от фенотипа гомозигот по доминанте, так и от фенотипа гомозигот по рецессиву, и в фенотипе гетерозигот присутствуют продукты обоих генов. Имеет место при формировании, например, IV группы крови системы (AB0) у человека.

Группа крови	Генотип	Фенотип	Вид взаимодействия генов у гетерозигот
I	i^0i^0	Отсутствие эритроцитарных антигенов А и В (0)	
II	I^AI^A, I^Ai^0	Наличие эритроцитарных антигенов А (А)	Полное доминирование
III	I^BI^B, I^Bi^0	Наличие эритроцитарных антигенов В (В)	Полное доминирование
IV	I^AI^B	Наличие эритроцитарных антигенов А и В (АВ)	Кодоминирование

Для того чтобы представить, как происходит наследование групп крови у человека, можно посмотреть, рождение детей с какой группой крови возможно у родителей, имеющих один — вторую, другой — третью группы крови и являющихся гетерозиготными по этому признаку.

P	♀ I^Ai^0 II (A)		×	♂ I^Bi^0 III (B)	
Типы гамет	○ I^A	○ i^0		○ I^B	○ i^0
F	i^0i^0 I (0) 25%	I^Ai^0 II (A) 25%		I^Bi^0 III (B) 25%	I^AI^B IV (AB) 25%

Аллельное исключение

Аллельным исключением называется отсутствие или инактивация одного из пары генов; в этом случае в фенотипе присутствует продукт другого гена (гемизиготность, делеция, гетерохроматизация участка хромосомы, в котором находится нужный ген).

ВИДЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Комплементарность, эпистаз, полимерия.

Неаллельные гены — гены, расположенные или в неидентичных локусах гомологичных хромосом, или в разных парах гомологичных хромосом.

Комплементарность

Комплементарность — вид взаимодействия неаллельных генов, при котором признак формируется в результате суммарного сочетания продуктов их доминантных аллелей. Имеет место при наследовании ореховидной формы гребня у кур, синей окраски баклажанов, зеленого оперения у волнистых попугайчиков и пр.

Ореховидная форма гребня у кур обуславливается взаимодействием двух доминантных аллелей комплементарных генов **A** и **B** (**A_B_**). Сочетание одного из этих генов в доминантном, а другого в рецессивном состоянии вызывает формирование либо розовидного (**A_bb**), либо гороховидного гребня (**aaB_**). У особей с генотипом **aabb** — листовидный гребень.

Р	♀ AaBb ореховидный	×	♂ AaBb ореховидный
Типы гамет			

	♂	AB	Ab	aB	ab
♀					
AB		AABB ореховидный	AABb ореховидный	AaBB ореховидный	AaBb ореховидный
Ab		AABb ореховидный	AAbb розовидный	AaBb ореховидный	Aabb розовидный
aB		AaBB ореховидный	AaBb ореховидный	aaBB гороховидный	aaBb гороховидный
ab		AaBb ореховидный	Aabb розовидный	aaBb гороховидный	aabb листовидный

Ореховидная форма гребня — 9/16, розовидная форма гребня — 3/16, гороховидная форма гребня — 3/16, листовидная форма гребня — 1/16. Расщепление по фенотипу 9:3:3:1.

Темно-синяя окраска плодов баклажанов формируется в результате взаимодействия продуктов двух неаллельных доминантных генов **A** и **B**. Растения, гомозиготные по любому из соответствующих рецессивных аллелей **a** и **b** или по ним обоим, имеют белые плоды.

	♂	AB	Ab	aB	ab
♀					
AB		AABB синяя	AABb синяя	AaBB синяя	AaBb синяя
Ab		AABb синяя	AAbb белая	AaBb синяя	Aabb белая
aB		AaBB синяя	AaBb синяя	aaBB белая	aaBb белая
ab		AaBb синяя	Aabb белая	aaBb белая	aabb белая

Синяя окраска плодов у баклажанов — 9/16, белая окраска плодов у баклажанов — 7/16. Расщепление по фенотипу 9:7. При комплементарном действии генов расщепление по фенотипу может быть не только 9:3:3:1 и 9:7, как в приведенных выше примерах, но и 9:6:1 и 9:3:4.

Эпистаз

Эпистаз — вид взаимодействия неаллельных генов, при котором одна пара генов подавляет (не дает проявиться в фенотипе) другую пару генов.

Ген-подавитель называют **эпистатическим** (эпистатическим), подавляемый ген — **гипостатическим** (гипостатическим).

Если эпистатический ген не имеет собственного фенотипического проявления, то он называется **ингибитором** и обозначается буквой **I** (**i**).

Если эпистатический ген — доминантный, то эпистаз также называется доминантным. Расщепление по фенотипу при доминантном эпистазе может идти в отношении 12:3:1, 13:3, 7:6:3. Если эпистатический ген — рецессивный, то эпистаз называется рецессивным, и в этом случае расщепление по фенотипу может быть 9:3:4, 9:7, 13:3.

Примером **доминантного эпистаза** является наследование белой окраски плодов тыквы. При этом ген **B** отвечает за желтую окраску плодов тыквы, **b** — зеленую окраску; **I** — эпистатический ген, подавляет **B** и **b**, вызывая белую окраску; ген **i** на формирование окраски влияния не оказывает.

Р	♀ IiBb белая	×	♂ IiBb белая
Типы гамет			

	♂	IB	Ib	iB	ib
♀					
IB		IIBB белая	IIBb белая	IiBB белая	IiBb белая
Ib		IIBb белая	IiBb белая	IiBb белая	Iibb белая
iB		IiBB белая	IiBb белая	iiBB желтая	iiBb желтая
ib		IiBb белая	Iibb белая	iiBb желтая	ii bb зеленая

Белая окраска плодов тыквы — 12/16, желтая окраска плодов тыквы — 3/16, зеленая окраска плодов тыквы — 1/16. Расщепление по фенотипу 12:3:1.

Примером **рецессивного эпистаза** является наследование белой окраски шерсти у мышей. При этом ген **A** отвечает за серую окраску шерсти, **a** — за черную окраску, **I** — не оказывает влияния на проявление признака, **i** — эпистатичный ген, подавляющий гены **A** и **a** и вызывающий белую окраску.

Р	♀ IiAa серая	×	♂ IiAa серая
Типы гамет			



	♂	IA	Ia	iA	ia
♀					
IA	IIAA серая	IIAa серая	IiAA серая	IiAa серая	
Ia	IIAa серая	IIaa черная	IiAa серая	Iiaa черная	
iA	IiAA серая	IiAa серая	iiAA белая	iiAa белая	
ia	IiAa серая	Iiaa черная	iiAa белая	iiaa белая	

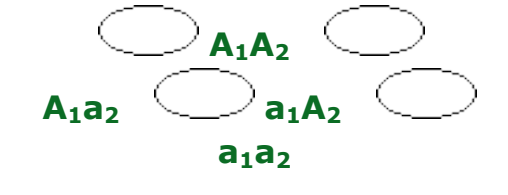
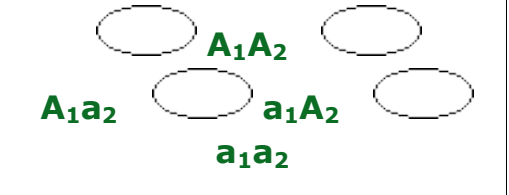
Серая окраска шерсти у мышей — 9/16, черная окраска шерсти у мышей — 3/16, белая окраска шерсти у мышей — 4/16. Расщепление по фенотипу 9:3:4.

Полимерия

Это вид взаимодействия двух и более пар неаллельных генов, доминантные аллели которых однозначно влияют на развитие одного и того же признака. Полимерное действие генов может быть **кумулятивным** и **некумулятивным**. При кумулятивной полимерии интенсивность значения признака зависит от суммирующего действия генов: чем больше доминантных аллелей, тем больше степень выраженности признака. При некумулятивной полимерии количество доминантных аллелей на степень выраженности признака не влияет, и признак проявляется при наличии хотя бы одного из доминантных аллелей. Полимерные гены обозначаются одной буквой, аллели одного локуса имеют одинаковый цифровой индекс, например **A₁a₁A₂a₂A₃a₃**.

Кумулятивная полимерия имеет место при наследовании окраски зерновок пшеницы, чешуек семян овса, роста и цвета кожи человека и т.д.

P	♀ A₁A₁A₂A₂ черные чешуйки	×	♂ a₁a₁a₂a₂ белые чешуйки
Типы гамет	 A₁A₂		 a₁a₂
F ₁	A₁a₁A₂a₂ серые чешуйки, 100%		
P	♀ A₁a₁A₂a₂ серые чешуйки	×	♂ A₁a₁A₂a₂ серые чешуйки

Типы гамет		

	♂	A_1A_2	A_1a_2	a_1A_2	a_1a_2
♀					
A_1A_2		$A_1A_1A_2A_2$ черные	$A_1A_1A_1a_2$ темно-серые	$A_1a_1A_2A_2$ темно-серые	$A_1a_1A_2a_2$ серые
A_1a_2		$A_1A_1A_2a_2$ темно-серые	$A_1A_1a_2a_2$ серые	$A_1a_1A_2a_2$ серые	$A_1a_1a_2a_2$ светло-серые
a_1A_2		$A_1a_1A_2A_2$ темно-серые	$A_1a_1A_2a_2$ серые	$a_1a_1A_2A_2$ серые	$a_1a_1A_2a_2$ светло-серые
a_1a_2		$A_1a_1A_2a_2$ серые	$A_1a_1a_2a_2$ светло-серые	$a_1a_1A_2a_2$ светло-серые	$a_1a_1a_2a_2$ желтые

Черные чешуйки семян у овса — 1/16, темно-серые чешуйки семян у овса — 4/16, серые чешуйки семян у овса — 6/16, светло-серые чешуйки семян у овса — 4/16, желтые чешуйки семян у овса — 1/16. Расщепление по фенотипу 1:4:6:4:1.

Некумулятивная полимерия имеет место при наследовании формы плодов пастушьей сумки.

P	♀ A₁A₁A₂A₂ треугольные	×	♂ a₁a₁a₂a₂ овальные
Типы гамет	 A₁A₂		 a₁a₂
F ₁	A₁a₁A₂a₂ треугольные, 100%		
P	♀ A₁a₁A₂a₂ треугольные	×	♂ A₁a₁A₂a₂ треугольные
Типы гамет	 A₁A₂ A₁a₂  a₁A₂  a₁a₂ 		 A₁A₂ A₁a₂  a₁A₂  a₁a₂ 

	♂	A₁A₂	A₁a₂	a₁A₂	a₁a₂
♀		A₁A₂	A₁a₂	a₁A₂	a₁a₂
A₁A₂		A₁A₁A₂A₂ треугольные	A₁A₁A₁a₂ треугольные	A₁a₁A₂A₂ треугольные	A₁a₁A₂a₂ треугольные
A₁a₂		A₁A₁A₂a₂ треугольные	A₁A₁a₂a₂ треугольные	A₁a₁A₂a₂ треугольные	A₁a₁a₂a₂ треугольные
a₁A₂		A₁a₁A₂A₂ треугольные	A₁a₁A₂a₂ треугольные	a₁a₁A₂A₂ треугольные	a₁a₁A₂a₂ треугольные
a₁a₂		A₁a₁A₂a₂ треугольные	A₁a₁a₂a₂ треугольные	a₁a₁A₂a₂ треугольные	a₁a₁a₂a₂ овальные

Треугольная форма плодов у пастушьей сумки — 15/16, овальная форма плодов у пастушьей сумки — 1/16.

Плейотропия — множественное действие генов. Плейотропное действие генов имеет биохимическую природу: один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет не только развитие данного признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза других признаков и свойств, вызывая их изменение.

Плейотропное действие генов впервые было обнаружено Г. Менделем, который установил, что у растений с пурпурными цветками всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого цвета. То есть развитие этих признаков определяется действием одного наследственного фактора (гена).

У человека встречается рецессивная наследственная болезнь — серповидно-клеточная анемия. Первичным дефектом этой болезни является замена одной из аминокислот в молекуле гемоглобина, что приводит к изменению формы эритроцитов. Одновременно с этим возникают нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной, выделительной системах. Это приводит к тому, что гомозиготный по этому заболеванию ребенок погибает в детстве. Причиной синдрома Марфана является доминантная мутация гена, контролирующего одновременно рост, длину пальцев, формирование интеллекта и форму хрусталика. Для человека с этим синдромом характерен комплекс следующих признаков — высокий рост, очень длинные гибкие («паучьи») пальцы, повышенный интеллект, близорукость.

Плейотропия широко распространена. Изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом, очевидно, обладают многие, если не все, гены.

Таким образом, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов — от генотипической среды. На проявление действия генов влияют и условия окружающей внешней среды. Следовательно, генотип является системой взаимодействующих генов.

Лекция №21. Изменчивость

Изменчивость — способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Благодаря изменчивости, организмы могут приспосабливаться к изменяющимся условиям среды обитания.

Различают две **основные формы изменчивости**: наследственная и ненаследственная.

Наследственная, или генотипическая, изменчивость — изменения признаков организма, обусловленные изменением генотипа. Она, в свою очередь, подразделяется на комбинативную и мутационную. Комбинативная изменчивость возникает вследствие рекомбинации наследственного материала (генов и хромосом) во время гаметогенеза и полового размножения. Мутационная изменчивость возникает в результате изменения структуры наследственного материала.

Ненаследственная, или фенотипическая, или модификационная, изменчивость — изменения признаков организма, не обусловленные изменением генотипа.

Мутации

Мутации — это стойкие внезапно возникшие изменения структуры наследственного материала на различных уровнях его организации, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

Термин «мутация» введен в науку Де Фризом. Им же создана **мутационная теория**, основные положения которой не утратили своего значения по сей день.

1. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов.
2. Мутации наследственны, т.е. стойко передаются из поколения в поколение.
3. Мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (как при модификационной изменчивости), они являются качественными изменениями.
4. Мутации ненаправленны — мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков в любом направлении.
5. Одни и те же мутации могут возникать повторно.
6. Мутации индивидуальны, то есть возникают у отдельных особей.

Процесс возникновения мутаций называют **мутагенезом**, а факторы среды, вызывающие появление мутаций, — **мутагенами**.

По типу клеток, в которых мутации произошли, различают: генеративные и соматические мутации.

Генеративные мутации возникают в половых клетках, не влияют на признаки данного организма, проявляются только в следующем поколении.

Соматические мутации возникают в соматических клетках, проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении. Сохранить соматические мутации можно только путем бесполого размножения (прежде всего вегетативного).

По адаптивному значению выделяют: полезные, вредные (летальные, полумлетальные) и нейтральные мутации. **Полезные** — повышают жизнеспособность, **летальные** — вызывают гибель, **полумлетальные** — снижают жизнеспособность, **нейтральные** — не влияют на жизнеспособность особей. Следует отметить, что одна и та же мутация в одних условиях может быть полезной, а в других — вредной.

По характеру проявления мутации могут быть **доминантными** и **рецессивными**. Если доминантная мутация является вредной, то она может вызвать гибель ее обладателя на ранних этапах онтогенеза. Рецессивные мутации не проявляются у гетерозигот, поэтому длительное время сохраняются в популяции в «скрытом» состоянии и образуют резерв наследственной изменчивости. При изменении условий среды обитания носители таких мутаций могут получить преимущество в борьбе за существование.

В зависимости от того, выявлен ли мутаген, вызвавший данную мутацию, или нет, различают **индуцированные** и **спонтанные** мутации. Обычно спонтанные мутации возникают естественным путем, индуцированные — вызываются искусственно.

В зависимости от уровня наследственного материала, на котором произошла мутация, выделяют: генные, хромосомные и геномные мутации.

Генные мутации

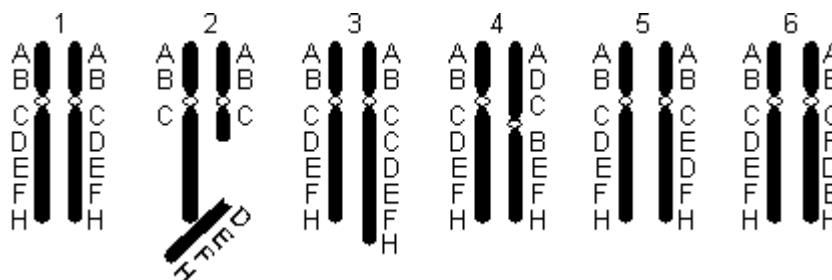
Генные мутации — изменения структуры генов. Поскольку ген представляет собой участок молекулы ДНК, то генная мутация представляет собой изменения в нуклеотидном составе этого участка. Генные мутации могут происходить в результате: 1) замены одного или нескольких нуклеотидов на другие; 2) вставки нуклеотидов; 3) потери нуклеотидов; 4) удвоения нуклеотидов; 5) изменения порядка чередования нуклеотидов. Эти мутации приводят к изменению аминокислотного состава полипептидной цепи и, следовательно, к изменению функциональной активности белковой молекулы. Благодаря генным мутациям возникают множественные аллели одного и того же гена.

Заболевания, причиной которых являются генные мутации, называются генными (фенилкетонурия, серповидноклеточная анемия, гемофилия и т.д.). Наследование генных болезней подчиняется законам Менделя.

Хромосомные мутации

Это изменения структуры хромосом. Перестройки могут осуществляться как в пределах одной хромосомы — внутривхромосомные мутации (делеция, инверсия, дупликация, инсерция), так и между хромосомами — межхромосомные мутации (транслокация).

Делеция — утрата участка хромосомы (2); **инверсия** — поворот участка хромосомы на 180° (4, 5); **дупликация** — удвоение одного и того же участка хромосомы (3); **инсерция** — перестановка участка (6).



Хромосомные мутации: 1 — парахромосом; 2 — делеция; 3 — дупликация; 4, 5 — инверсия; 6 — инсерция.

Транслокация — перенос участка одной хромосомы или целой хромосомы на другую хромосому.

Заболевания, причиной которых являются хромосомные мутации, относятся к категории **хромосомных болезней**. К таким заболеваниям относятся синдром «крика кошки» (46, 5p⁻), транслокационный вариант синдрома Дауна (46, 21 t21²¹) и др.

Геномные мутации

Геномной мутацией называется изменение числа хромосом. Геномные мутации возникают в результате нарушения нормального хода митоза или мейоза.

Гаплоидия — уменьшение числа полных гаплоидных наборов хромосом.

Полиплоидия — увеличение числа полных гаплоидных наборов хромосом: триплоиды (3n), тетраплоиды (4n) и т.д.

Гетероплоидия (анеуплоидия) — некрatное увеличение или уменьшение числа хромосом. Чаще всего наблюдается уменьшение или увеличение числа хромосом на одну (реже две и более).

Наиболее вероятной причиной гетероплоидии является нерасхождение какой-либо пары гомологичных хромосом во время мейоза у кого-то из родителей. В этом случае одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая — на одну больше. Слияние таких гамет с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида: **нулесомия** ($2n - 2$), **моносомия** ($2n - 1$), **трисомия** ($2n + 1$), **тетрасомия** ($2n + 2$) и т.д.

На генетических схемах, приведенных ниже, показано, что рождение ребенка с синдромом Клайнфельтера или синдромом Тернера-Шерешевского можно объяснить нерасхождением половых хромосом во время анафазы 1 мейоза у матери или у отца.

1) Нерасхождение половых хромосом во время мейоза у матери

P	♀46, XX		×	♂46, XY	
Типы гамет	○ 24, XX ○ 24, O			○ 23, X ○ 23, Y	
F	47, XXX трисомия по X-хромосоме	47, XXY синдром Клайнфельтера		45, XO синдром Тернера-Шерешевского	45, YO гибель зиготы

2) Нерасхождение половых хромосом во время мейоза у отца

P	♀46, XX	×	♂46, XY	
Типы гамет	○ 23, X		○ 24, XY	○ 22, O
F	47, XXY синдром Клайнфельтера		45, XO синдром Тернера-Шерешевского	

Заболевания, причиной которых являются геномные мутации, также относятся к категории хромосомных. Их наследование не подчиняется законам Менделя. Кроме вышеназванных синдромов Клайнфельтера или Тернера-Шерешевского, к таким болезням относятся синдромы Дауна (47, +21), Эдвардса (+18), Патау (47, +15).

Полиплодия характерна для растений. Получение полиплоидов широко используется в селекции растений.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова

«Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

Этот закон можно проиллюстрировать на примере семейства Мятликовые, к которому относятся пшеница, рожь, ячмень, овес, просо и т.д. Так, черная окраска зерновки обнаружена у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и других растений, удлиненная форма зерновки — у всех изученных видов семейства. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволил самому Н.И. Вавилову найти ряд форм ржи, ранее не известных, опираясь на наличие этих признаков у пшеницы. К ним относятся:

остистые и безостые колосья, зерновки красной, белой, черной и фиолетовой окраски, мучнистое и стекловидное зерно и т.д.

Наследственное варьирование признаков*			Ро жь	Пшени ца	Ячме нь	Ов ес	Про со	Сор го	Кукур уза	Ри с	Пыр ей
Зерно	Окрас ка	Черная	+	+	+	—	—	+	+	+	+
		Фиолето вая	+	+	+	—	—	+	+	+	—
	Форм а	Округла я	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Удлинен ная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Биол. призн аки	Образ жизн и	Озимые	+	+	+	+				+	
Яровые		+	+	+	+	+	+	+	+	+	

*Примечание. Знак «+» означает наличие наследственных форм, обладающих указанным признаком.

Открытый Н.И. Вавиловым закон справедлив не только для растений, но и для животных. Так, альбинизм встречается не только в разных группах млекопитающих, но и птиц, и других животных. Короткопалость наблюдается у человека, крупного рогатого скота, овец, собак, птиц, отсутствие перьев — у птиц, чешуи — у рыб, шерсти — у млекопитающих и т.д.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости имеет большое значение для селекции, поскольку позволяет предугадать наличие форм, не обнаруженных у данного вида, но характерного для близкородственных видов. Причем искомая форма может быть обнаружена в дикой природе или получена путем искусственного мутагенеза.

Искусственное получение мутаций

В природе постоянно идет спонтанный мутагенез, но спонтанные мутации — достаточно редкое явление, например, у дрозофилы мутация белых глаз образуется с частотой 1:100 000 гамет.

Факторы, воздействие которых на организм приводит к появлению мутаций, называются **мутагенами**. Обычно мутагены подразделяют на три группы. Для искусственного получения мутаций используются физические и химические мутагены.

Название группы мутагенов	Примеры
Физические	Рентгеновские лучи, гамма лучи, ультрафиолетовое излучение, высокие и низкие температуры и др.
Химические	Соли тяжелых металлов, алкалоиды, чужеродные ДНК и РНК, аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот, мн. алкилирующие соединения и др.
Биологические	Вирусы, бактерии

Индукцированный мутагенез имеет большое значение, поскольку дает возможность создания ценного исходного материала для селекции, а также раскрывает пути создания средств защиты человека от действия мутагенных факторов.

Модификационная изменчивость

Модификационная изменчивость — это изменения признаков организмов, не обусловленные изменениями генотипа и возникающие под влиянием факторов внешней среды. Среда обитания играет большую роль в формировании признаков организмов. Каждый организм развивается и обитает в определенной среде, испытывая на себе действие ее факторов, способных изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т.е. их фенотип.

Примером изменчивости признаков под действием факторов внешней среды является разная форма листьев у стрелолиста: погруженные в воду листья имеют лентовидную форму, листья, плавающие на поверхности воды, — округлую, а находящиеся в воздушной среде, — стреловидную. Под действием ультрафиолетовых лучей у людей (если они не альбиносы) появляется загар в результате накопления в коже меланина, причем у разных людей интенсивность окраски кожи различна.

Модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: 1) ненаследуемость; 2) групповой характер изменений (особи одного вида, помещенные в одинаковые условия, приобретают сходные признаки); 3) соответствие изменений действию фактора среды; 4) зависимость пределов изменчивости от генотипа.

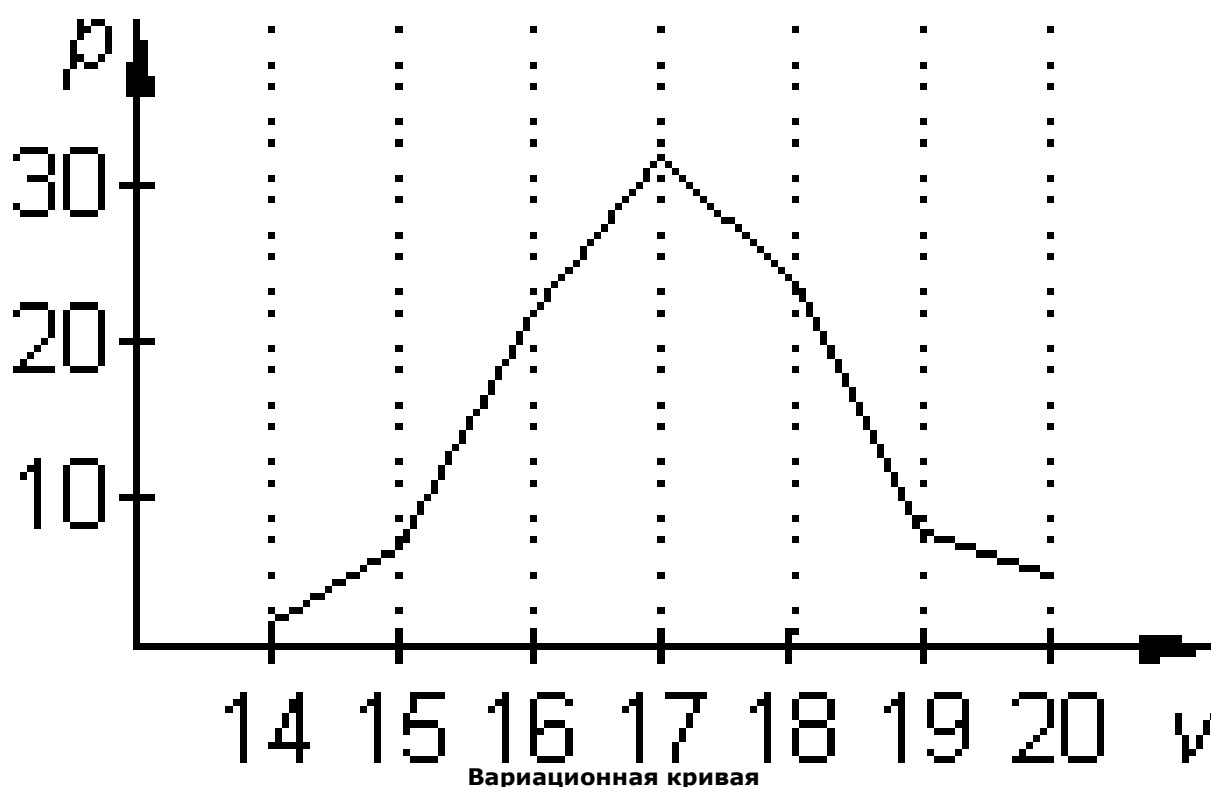
Несмотря на то, что под влиянием условий внешней среды признаки могут изменяться, эта изменчивость не беспредельна. Это объясняется тем, что генотип определяет конкретные границы, в пределах которых может происходить изменение признака. Степень варьирования признака, или пределы модификационной изменчивости, называют **нормой реакции**. Норма реакции выражается в совокупности фенотипов организмов, формирующихся на основе определенного генотипа под влиянием различных факторов среды. Как правило, количественные признаки (высота растений,

урожайность, размер листьев, удойность коров, яйценоскость кур) имеют более широкую норму реакции, то есть могут изменяться в широких пределах, чем качественные признаки (цвет шерсти, жирность молока, строение цветка, группа крови). Знание нормы реакции имеет большое значение для практики сельского хозяйства.

Модификационная изменчивость многих признаков растений, животных и человека подчиняется общим закономерностям. Эти закономерности выявляются на основании анализа проявления признака у группы особей (n). Степень выраженности изучаемого признака у членов выборочной совокупности различна. Каждое конкретное значение изучаемого признака называют **вариантой** и обозначают буквой v . Частота встречаемости отдельных вариантов обозначается буквой p . При изучении изменчивости признака в выборочной совокупности составляется вариационный ряд, в котором особи располагаются по возрастанию показателя изучаемого признака.

Например, если взять 100 колосьев пшеницы ($n = 100$), подсчитать число колосков в колосе (v) и число колосьев с данным количеством колосков, то вариационный ряд будет выглядеть следующим образом.

Варианта (v)	14	15	16	17	18	19	20
Частота встречаемости (p)	2	7	22	32	24	8	5



На основании вариационного ряда строится **вариационная кривая** — графическое отображение частоты встречаемости каждой варианты.

Среднее значение признака встречается чаще, а вариации, значительно отличающиеся от него, — реже. Это называется **«нормальным распределением»**. Кривая на графике бывает, как правило, симметричной.

Среднее значение признака подсчитывается по формуле:

$$M = \frac{\sum(v \cdot p)}{n}$$

где M — средняя величина признака; $\sum(v \cdot p)$ — сумма произведений вариант на их частоту встречаемости; n — количество вариант.

В данном примере среднее значение признака (числа колосков в колосе) равно 17,13.

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, поскольку позволяет предвидеть и заранее планировать степень выраженности многих признаков организмов в зависимости от условий внешней среды.

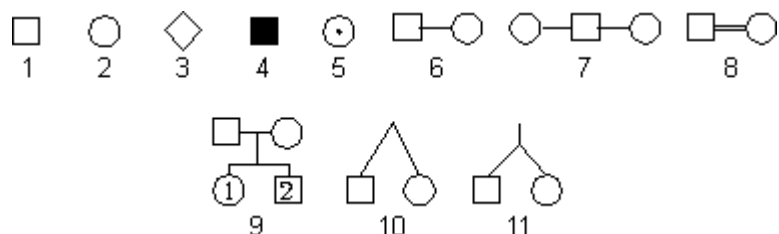
Лекция №22. Методы генетики человека

Для генетических исследований человек является неудобным объектом, так как у человека: невозможно экспериментальное скрещивание; большое количество хромосом; поздно наступает половая зрелость; малое число потомков в каждой семье; невозможно уравнивание условий жизни для потомства.

В генетике человека используется ряд методов исследования.

Генеалогический метод

Использование этого метода возможно в том случае, когда известны прямые родственники — предки обладателя наследственного признака (**пробанда**) по материнской и отцовской линиям в ряду поколений или потомки пробанда также в нескольких поколениях. При составлении родословных в генетике используется определенная система обозначений. После составления родословной проводится ее анализ с целью установления характера наследования изучаемого признака.

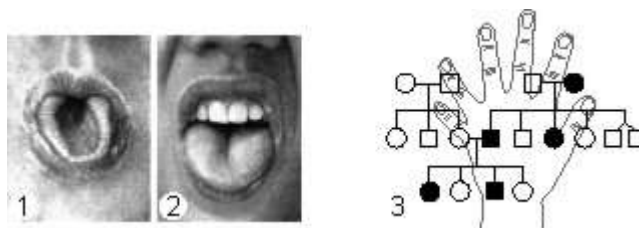


Условные обозначения, принятые при составлении родословных:

1 — мужчина; 2 — женщина; 3 — пол не выяснен; 4 — обладатель изучаемого признака; 5 — гетерозиготный носитель изучаемого рецессивного гена; 6 — брак; 7 — брак мужчины с двумя женщинами; 8 — родственный брак; 9 — родители, дети и порядок их рождения; 10 — дизиготные близнецы; 11 — монозиготные близнецы.

Благодаря генеалогическому методу были определены типы наследования многих признаков у человека. Так, по аутосомно-доминантному типу наследуются полидактилия (увеличенное количество пальцев), возможность свертывать язык в трубочку, брахидактилия (короткопалость, обусловленная отсутствием двух фаланг на пальцах), веснушки, раннее облысение, сросшиеся пальцы, заячья губа, волчья пасть, катаракта глаз, хрупкость костей и многие другие. Альбинизм, рыжие волосы,

подверженность полиомиелиту, сахарный диабет, врожденная глухота и другие признаки наследуются как аутосомно-рецессивные.



Доминантный признак — способность свертывать язык в трубочку (1) и его рецессивный аллель — отсутствие этой способности (2).

3 — родословная по полидактилии (аутосомно-доминантное наследование).

Целый ряд признаков наследуется сцепленно с полом: **X**-сцепленное наследование — гемофилия, дальтонизм; **Y**-сцепленное — гипертрихоз края ушной раковины, перепончатость пальцев ног. Имеется ряд генов, локализованных в гомологичных участках **X**- и **Y**-хромосом, например общая цветовая слепота.