



БИОЛОГИЯ



10

Часть 1

УГЛУБЛЁННЫЙ
УРОВЕНЬ

БИОЛОГИЯ

10 класс

Углублённый уровень

УЧЕБНИК

В двух частях
Часть 1

Под редакцией **В. К. Шумного**
и **Г. М. Дымшица**

Москва
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
2023

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28.0я721.6
Б63

Учебник и разработанное в комплекте с ним учебное пособие допущены к использованию при реализации имеющих государственную аккредитацию образовательных программ начального общего, основного общего, среднего общего образования организациями, осуществляющими образовательную деятельность, в соответствии с Приказом Министерства просвещения Российской Федерации № _____ от _____ г.

Биология : 10-й класс : углублённый уровень : учебник : Б63 в 2 частях / Л. В. Высоцкая, Г. М. Дымшиц, А. О. Рувинский [и др.] ; под ред. В. К. Шумного и Г. М. Дымшица. — Москва : Просвещение, 2023.

ISBN 978-5-09-107907-4.

Ч. 1. — 256 с. : ил.

ISBN 978-5-09-107908-1.

Учебник разработан в соответствии требованиями Федерального государственного образовательного стандарта среднего общего образования в редакции Приказа Министерства просвещения Российской Федерации № 732 от 12.08.2022 г.

Учебник выполняет функцию одного из инструментов достижения образовательных результатов (личностных, метапредметных и предметных) по биологии в соответствии с требованиями ФГОС. Ориентирован на подготовку к сдаче государственного экзамена по биологии. Учебник может использоваться при работе по разным педагогическим технологиям. В состав учебно-методического комплекта входит практикум, содержащий лабораторные и практические работы, задачи и тесты.

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28.0я721.6

Учебное издание

Высоцкая Людмила Васильевна
Дымшиц Григорий Моисеевич
Рувинский Анатолий Овсеевич
Саблина Ольга Валентиновна
Кузнецова Любовь Николаевна

БИОЛОГИЯ

10 класс

Углублённый уровень

Учебник. В двух частях. Часть 1

Центр биологии и естествознания

Ответственный за выпуск *Л. Н. Кузнецова*. Редактор *Л. Н. Кузнецова*
Художественный редактор *Т. В. Глушкова*. Внешнее оформление и макет *О. Г. Ивановой*,
А. В. Киташовой. Техническое редактирование *В. Е. Якушкиной*
Компьютерная вёрстка *В. В. Ивлиевой*, *Т. М. Дородных*. Корректор *Н. В. Щербенок*
Подписано в печать 10.04.2023. Формат 84 × 108/16. Усл. печ. л. 26,88. Уч.-изд. л. 18,6.
Тираж _____ экз. Заказ № _____

Акционерное общество «Издательство «Просвещение», Российская Федерация,
127473, г. Москва, ул. Краснопролетарская, д. 16, стр. 3, этаж 4, помещение 1.

Адрес электронной почты «Горячей линии» — vorpros@prosv.ru.



ISBN 978-5-09-107908-1 (ч. 1)
ISBN 978-5-09-107907-4

© АО «Издательство «Просвещение», 2023
© Художественное оформление.
АО «Издательство «Просвещение», 2023
Все права защищены

Как работать с учебником

Учебник, который перед вами, отражает сложность и многогранность биологии как науки о живом. Учебник основывается как на классических, так и на самых последних достижениях биологической науки.

Чтобы облегчить вам самостоятельную работу с учебником, каждая глава начинается с вопросов на повторение (какие процессы и явления вы должны вспомнить, чтобы разобраться в новом материале) и перечисления результатов, которых вы сможете достичь, изучив данную главу.

В тексте параграфов понятия, которые необходимо запомнить, выделены **жирным шрифтом**. Понятия, на которые нужно обратить внимание, выделены *курсивом* (эти понятия могли встречаться в тексте ранее). Напечатанный мелким шрифтом (петитом) материал предназначен для расширения кругозора.

NB

Рубрика «**Nota bene**» (**NB**) (в переводе с латинского языка — языка науки — это означает «обрати внимание») акцентирует ваше внимание на ключевых моментах, помогающих понять излагаемый материал.

Из истории науки

О том, как развивалась биология, вам расскажет эта рубрика.

В целях самоконтроля старайтесь ответить на все вопросы и выполнить задания, которые даны в конце каждого параграфа; внимательно изучите иллюстративный материал — всё это поможет вам успешно подготовиться к сдаче экзаменов. Этой же цели служат задания, приведённые в рубрике «**Готовимся к экзамену**» в конце каждой главы.

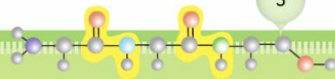
Для совершенствования своих знаний используйте дополнительные источники информации (словари, энциклопедии, интернет-ресурсы и т. п.).

В учебнике содержатся ссылки на **Практикум**¹ для учащихся 10—11 классов. Это пособие входит в учебно-методический комплект, как и **электронная форма учебника (ЭФУ)**. ЭФУ, помимо основного текста, содержит тестовые задания и дополнительный иллюстративный материал.

Очень важно, чтобы вы не только основательно усвоили учебный материал, но и научились применять знания в практической деятельности. Сегодня же вы ни для кого не секрет, что тревожное состояние окружающей среды и здоровья людей во многом объясняется незнанием основных биологических закономерностей.

Желаем успеха!

¹ Биология. Практикум. 10—11 классы. : углубл. уровень / [Г. М. Дымшиц и др.]. — М.: Просвещение, 2023.





Введение. Биология как наука

- Признаки живого • Уровни организации живого • Метаанализ
- Статистические тесты • Нулевая гипотеза • Контрольная выборка

Двадцатый век был отмечен бурным развитием науки. Среди наиболее стремительно развивающихся наук о природе, несомненно, первое место занимает биология. Целью любой естественной науки, к которой относится и биология, является описание и объяснение процессов, происходящих в природе (формулирование *гипотез* — предположений и *теорий*), а также предсказание возможных природных явлений на основе открываемых закономерностей. К настоящему времени развитие естественных наук достигло такого уровня, что человек стал не только частью природы, существующей по её законам, но и мощным фактором, изменяющим саму природу. Но он может и погубить всё живое на Земле, включая самого себя. Поэтому в важном аспектом научной деятельности становится её *социально-гуманистический аспект*. Это означает, что учёные должны нести ответственность за результаты своей работы. Такая ответственность проявляется, например, и в моратории на манипуляции с человеческими эмбрионами и изменение генома человека, и в разработке мер безопасности при работе с потенциально опасными вирусами или бактериями, и в принятии природоохранных мер. Эксперты считают, что XXI век — это век биологии. Именно от биологии можно ожидать решения таких важнейших проблем современности, как обеспечение людей продовольствием, охрана здоровья, сохранение окружающей среды.

Термин «биология» (от греч. *bios* — жизнь, *logos* — слово, учение) был предложен в 1802 г. независимо друг от друга выдающимся французским естествоиспытателем и эволюционистом Жаном-Батистом Ламарком и немецким учёным Готфридом Рейнгольдом Тревиранусом для обозначения науки о жизни как особом явлении природы. Современная биология представляет собой комплекс естественных наук, изучающих живую природу как особую форму движения материи, а также законы её существования и развития.

Классические науки биологического цикла — *ботаника* и *зоология*, изучающие строение и многообразие живых существ, *физиология*, исследующая функционирование организмов. В середине XIX — начале XX в. к ним прибавились *цитология*, *генетика*, *эволюционное учение*, *биохимия*. Вторая половина XX в. охарактеризовалась возникновением и стремительным развитием целого ряда наук, изучающих физико-химические основы живого, — *молекулярной биологии*, *биофизики*, *вирусологии*, *генной и клеточной инженерии*, *биоинформатики*.

Велико значение биологии в формировании современной **естественно-научной картины мира**. Стройная теория биопоэза даёт ответы на вопросы о начальных этапах возникновения и развития жизни на Земле. Сформулированная ещё в XIX в. клеточная теория легла в основу современных представлений о клетке как о структурной и функциональной единице, присущей всем организмам, населяющим Землю. Открытие закономерностей наследования признаков Г. Менделем в середине XIX в. привело к установлению структуры ДНК — универсаль-

ного носителя генетической информации. Вскоре после этого был расшифрован генетический код и изучен механизм регуляции работы генов. Универсальность генетического кода служит сильнейшим свидетельством в пользу единства происхождения всего живого и его эволюции.

Принципы современной *систематики* растений и животных были сформулированы К. Линнеем ещё в XVIII в. Эволюционная теория Дарвина оформилась в середине XIX в. В XX столетии произошёл синтез дарвиновской теории и менделевской генетики, возникла так называемая *синтетическая теория эволюции*.

Развитие представлений об окружающей среде привело к возникновению *экологии* и формированию учения о биосфере как о сложной, многокомпонентной, саморегулирующейся и самовоспроизводящейся экосистеме, охватывающей всю поверхность Земли.

ОСНОВНЫЕ ПРИЗНАКИ ЖИВЫХ СИСТЕМ. Объектом науки общей биологии являются живые системы и их функционирование. *Система* (от греч. *systema* — целое, составленное из частей) — совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определённое единство. Любое, даже простейшее, живое существо представляет собой систему, образованную множеством молекул, каждая из которых занимает определённое место и выполняет определённую функцию в этой системе (молекулы также представляют собой систему атомов, но это не биологическая, а физико-химическая система).

Дискретность¹. Живая природа на Земле представлена иерархически устроенными системами. Это означает, что простейшие системы живой природы сами являются составными частями более сложноорганизованных систем, которые, в свою очередь, образуют ещё более сложные системы.

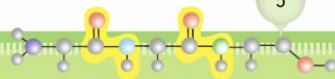
Любая биологическая система (например, организм, вид, экосистема) состоит из отдельных, но взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство.

Единство химического состава. Несмотря на то что живые организмы построены из тех же химических элементов, что и объекты неживой природы, элементный и молекулярный состав их очень различается. В живых организмах 98 % всех атомов приходится на четыре элемента — углерод, кислород, азот и водород, входящие в состав органических соединений и воды.

Такие органические молекулы, как аминокислоты и моносахариды, являющиеся составной частью биополимеров (соответственно белков и полисахаридов), существуют в виде двух форм: правовращающие стереоизомеры (*D-стереоизомеры*) и левовращающие стереоизомеры (*L-стереоизомеры*), представляющие зеркальное отражение друг друга. Важнейшей особенностью живой материи является то, что в организмах синтезируются биополимеры, построенные только из «левых» аминокислот и только из «правых» сахаров. Это свойство живой материи называют *хиральной чистотой* (от греч. *cheir* — рука).

Обмен веществ и энергии. Одно из важнейших свойств живых систем — то, что они являются *открытыми*. Такие сложные системы термодинамически неравновесны, их существование невозможно без внешнего источника энергии и веществ, за счёт которых и поддерживается это неравновесие. Прекра-

¹ Под *дискретностью* понимают нечто состоящее из отдельных частей, прерывистость, дробность.





щение поступления энергии и вещества приводит к гибели биологической системы.

Обмен информацией. Биологические системы очень сложны, они состоят из множества разнородных элементов, связанных между собой прямыми и обратными связями. Наличие прямых и обратных связей подразумевает наличие информации, которой обмениваются элементы системы. Одним из основных свойств живой материи является возникновение, передача и реализация огромного количества информации. Приём и преобразование информации из внешней для данной системы среды реализуются в избирательных реакциях живых систем на внешние воздействия. Живые системы разных уровней представляют собой настоящие компьютеры и компьютерные сети со своими носителями информации, языками кодирования, разнообразными программами и «периферическими устройствами» для реализации этих программ.

Самовоспроизведение. Любой вид состоит из особей, каждая из которых рано или поздно перестанет существовать, но благодаря самовоспроизведению жизнь вида не прекращается. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур, которое обусловлено генетической информацией, заложенной в нуклеиновых кислотах.

Самовоспроизведение тесно связано с явлением наследственности: любое живое существо рождает себе подобных. Наследственность заключается в способности организмов передавать информацию о своих признаках и особенностях развития из поколения в поколение. Она обусловлена относительным постоянством строения молекул ДНК.

Изменчивость — приобретение новых признаков и свойств. Изменчивость даёт возможность приспосабливаться к меняющимся условиям среды. В основе наследственной изменчивости лежат изменения генетической информации.

Способность к развитию. Развитие — это изменение строения и функционирования живой системы, приводящее к качественно новому состоянию. Различают индивидуальное и историческое развитие. В ходе индивидуального развития биологическая система возникает (например, в результате размножения клеток или организмов, синтеза ДНК), а затем постепенно и последовательно проявляет свои свойства.

Индивидуальное развитие обычно ограничено во времени. Историческое развитие живого — эволюция происходит постоянно, начиная с момента возникновения жизни около 4 млрд лет назад. Результатом эволюции является всё многообразие живого на Земле.

Раздражимость. Все живые системы обладают раздражимостью — способностью реагировать на внешние воздействия. Эта реакция заключается в изменении состояния системы. Она даёт возможность оперативно приспосабливаться к условиям постоянно меняющейся среды.

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ. Выделяют молекулярный, клеточный, органно-тканевый, организменный, популяционно-видовой, экосистемный и биосферный уровни организации живого.

Молекулярный. Самыми мелкими «кирпичиками» живой материи являются макромолекулы — нуклеиновые кислоты и белки. Именно на молекулярном уровне начинаются сложные процессы обмена веществ и энергии, передача наследственной информации и реализация её в виде синтезируемых белков

и любых других соединений, образуемых с помощью белков-ферментов. Макромолекулы — основа живого, они являются элементами различных систем, но сами по себе они не могут считаться живыми, так как не обладают всей полной свойств живого.

Клеточный. Клетка — элементарная структурная и функциональная единица, а также единица развития всех живых организмов, обитающих на Земле. На клеточном уровне происходит передача информации и превращение веществ и энергии. Клетка — низшая система в иерархии живого, которой присущи все без исключения свойства живого.

Органо-тканевый уровень характерен только для многоклеточных организмов. Клетки и образованные из них части целого организма представляют собой высокоспециализированные системы, предназначенные для выполнения достаточно узкого спектра функций.

Организменный. Каждый организм представляет собой совокупность упорядоченно взаимодействующих органов и тканей. Элементарной единицей организменного уровня служит особь, которая рассматривается в развитии — от момента зарождения до прекращения существования.

Популяционно-видовой. Совокупность организмов одного и того же вида, объединённую общим местом обитания, называют популяцией. Это надорганизменная система. В ней осуществляются элементарные эволюционные преобразования.

Экосистемный. В процессе совместного исторического развития организмов разных систематических групп образуются динамичные устойчивые сообщества. Экосистема — это биологическая система, которая объединяет сообщество организмов разных видов и среду их обитания на определённой территории или акватории. В экосистемах организмы и среда связаны друг с другом в первую очередь потоками вещества и энергии.

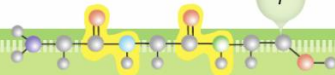
Биосферный. Биосфера — совокупность всех экосистем, система, охватывающая все проявления жизни на нашей планете. На этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов.

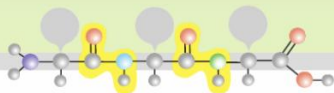
Подробнее о живых системах и их свойствах будет рассказано в главе VII «Живая материя как система».

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ. Методы исследования живых систем очень разнообразны. Каждому уровню организации живой материи соответствует свой набор методов. Но все частные методы можно объединить в несколько больших групп, общих не только для биологических наук, но и для естествознания в целом.

Методы наблюдения позволяют регистрировать биологические явления. Для того чтобы выяснить сущность явления, необходимо прежде всего собрать фактический материал и описать его. Собрание и описание фактов было основным приёмом исследования в ранний период развития биологии, однако он не утратил значения и в настоящее время. Эти методы широко используют в зоологии, ботанике, экологии, этологии (науке о поведении).

Ещё в XVIII в. широко применялись **сравнительные методы**, позволяющие через сопоставления изучать сходство и различия организмов и их ча-





стей. На этих принципах была основана систематика, создана клеточная теория и т. д. Применение сравнительных методов в анатомии, палеонтологии, эмбриологии и других науках способствовало утверждению эволюционных представлений в биологии.

Сравнительно-исторические методы позволяют восстанавливать недоступные непосредственному наблюдению эволюционные события.

Экспериментальные методы связаны с целенаправленным созданием ситуации, которая помогает исследователю изучать то или иное явление. Эти методы позволяют исследовать единичные явления и добиваться их повторяемости при воспроизведении тех же условий. Эксперименты, в отличие от других методов, позволяют вскрыть сущность явления. Блестящий экспериментатор И. П. Павлов (1849—1936) говорил: «Наблюдение собирает то, что ему предлагает природа, опыт же берёт у природы то, что он хочет».

К новым методам исследования в современной биологии можно отнести моделирование — изучение какого-либо процесса в целом или его части на модели. Модель может быть образной либо знаковой, т. е. математической. В последнем случае характеристики в модели выражены в математической форме, и дальнейшее экспериментирование сводится к определённым математическим действиям. Преимущества экспериментов на модели заключаются в том, что можно смоделировать такие условия, которые не могут быть созданы реально. Например, с помощью моделирования можно выяснить последствия ядерной войны для биосферы.

Статистический анализ. Неотъемлемый инструмент научного исследования — статистический анализ результатов. Необходимость статистического анализа связана с тем, что любое измерение имеет погрешность: согласно законам физики даже в самых простых системах невозможно провести измерение величин с абсолютной точностью. Кроме того, биологические системы, как правило, сложные и поэтому в эксперименте может быть очень много параметров, которые влияют на результат. Не все эти параметры могут быть учтены экспериментатором. Поэтому, чтобы считать результат *достоверным*, необходимо повторить измерение несколько раз и оценить, насколько полученные значения отличаются друг от друга. Повторённые несколько раз измерения формируют **выборку**, а методы статистического анализа позволяют оценить степень различий (т. е. *разброс*) между значениями выборки и сравнивать выборки между собой.

Проведение повторных экспериментов очень важно для любого исследования. Представим себе испытание нового лекарства от вируса. Назначив его одному пациенту и получив положительный результат, ещё нельзя сделать вывод о том, что лекарство подействовало, ведь вирус мог быть побежден иммунной системой самого пациента без какого-либо воздействия лекарства. Даже многократное повторение такого эксперимента не может дать однозначный ответ о пользе лекарственного препарата без знаний о том, как часто (или как быстро) человек выздоравливает без воздействия лекарства. Поэтому в большинстве экспериментов формируется **контрольная выборка** — набор измерений, проведённых в аналогичных эксперименту условиях, но различающихся каким-то одним фактором. Например, в фармакологических исследованиях обязательно тестирование лекарства с *плацебо* — имитацией лекарственного средства. В этом случае

одной группе пациентов назначается лекарственный препарат, а другой — не содержащая активного вещества «пустышка». В этом эксперименте исследователь проверяет гипотезу о том, что действие препарата не основано на самовнушении и что данное лекарство помогает лучше, чем таблетка без действующего вещества. Такую проверку можно сделать, используя **статистические тесты** — инструменты математической статистики, которые позволяют оценить разброс выборки и сравнить несколько выборок между собой. При этом ясно, что чем больше разных факторов влияет на результаты измерений и чем больше разброс полученных значений, тем больше должно быть измерений в выборке, чтобы быть уверенным в достоверности сделанных выводов.

Метаанализ — это статистический анализ, который объединяет результаты нескольких научных исследований, посвящённых одному и тому же вопросу. С помощью метаанализа приходят к заключению об отсутствии или существовании связи между двумя наблюдаемыми событиями. **Нулевая гипотеза** предполагает отсутствие связи и считается верной, пока не доказано обратное. Статистический анализ даёт чёткие условия, при которых нулевая гипотеза может быть отвергнута. Использование статистических тестов абсолютно необходимо в естественных науках. Без инструментов математической статистики, которые позволяют беспристрастно оценить достоверность исследований, мы не смогли бы объективно интерпретировать результаты научных исследований.

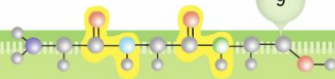
Биология относится к ведущим отраслям естествознания, она служит теоретической основой медицины, фармакологии, агрономии, селекции, ветеринарии и биотехнологии, а также всех тех отраслей производства, которые связаны с живыми организмами. Совершенно необходимо знание биологии для рационального использования естественных ресурсов, бережного отношения к природе, правильного ведения природоохранных мероприятий. Не случайно эксперты ООН считают, что условием существования человечества на Земле является биологическая грамотность общества.

Вопросы и упражнения

1. Перечислите классические и современные направления биологии. Какой из современных разделов биологии развивается наиболее интенсивно и почему?
2. Какие задачи стоят перед биологами в наше время? Какие разделы биологии призваны решить эти задачи?
3. Сравните открытые и изолированные системы. Приведите примеры открытых и изолированных систем. Ответ оформите в тетради в виде таблицы или схемы.
4. Перечислите основные признаки живых систем.
5. Для характеристики каких процессов, изучаемых в школе (например, в курсе физики), используют слова «дискретный», «дискретно»? Приведите примеры.
6. Почему биологическую грамотность общества считают условием выживания человечества?
7. Возможно вы решите выполнить проектное задание по биологии. Какие методы, используемые биологами, доступны начинающему исследователю?

Поиск, анализ и переработка информации

8. Найдите в доступных источниках информации определения жизни по Л. фон Берталанфи, Э. Шрёдингеру и М. В. Волькенштейну. В свободной дискуссии в классе выразите своё мнение о полноте и глубине этих определений.





Раздел I

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ: КЛЕТКА, ОРГАНИЗМ

ГЛАВА I. Молекулы и клетки

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить, что означают следующие понятия:

- атомы, молекулы и ионы;
- кислоты и основания;
- гидролиз;
- теплоёмкость;
- разность потенциалов;
- электрическое напряжение.

Изучив эту главу, вы сможете:

- характеризовать строение и функции важнейших биологических макромолекул — нуклеиновых кислот и белков;
- устанавливать связь между строением молекул белков и углеводов и выполняемыми ими функциями;
- обнаруживать белки, углеводы и липиды с помощью качественных реакций.

§ 1

Клетка: история изучения. Клеточная теория

- Клетки • Органеллы • Эукариоты • Прокариоты • Вирусы • Клеточная теория
- Цитология • Микроскопия • Метод дифференциального центрифугирования
- Метод меченых атомов • Хроматография • Электрофорез • Структурная биология

Большинство организмов состоят из одной или многих микроскопических структурных единиц. Эти ограниченные мембраной и способные к самовоспроизведению структуры, которым присущи все признаки живого, называют **клетками**.

Бактерии, простейшие, некоторые водоросли и низшие грибы представляяют собой отдельные клетки или колонии из нескольких десятков клеток. Грибы, высшие растения и животные состоят из многих миллионов клеток.

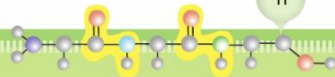
Из истории науки

История изучения клетки неразрывно связана с развитием методов и инструментов исследования, в первую очередь микроскопической техники.

Первый микроскоп появился в конце XVI столетия. Он был изобретён в Голландии. Об устройстве этого увеличительного прибора известно, что он состоял из трубы, прикреплённой к подставке и имеющей два увеличительных стекла. Первый, кто понял и оценил значение микроскопа, был английский физик Роберт Гук. Он применил микроскоп для исследования растительных и животных объектов. Изучая срез, приготовленный из пробки и сердцевины бузины, Гук заметил множество очень мелких образований, похожих по форме на ячейки пчелиных сот. Он дал им название ячеек, или клетки (рис. 1). Это были оболочки растительных клеток. В таком понимании термин «клетка» утвердился в биологии. Свои наблюдения Гук описал в сочинении «Микрография, или Некоторые физиологические описания мельчайших тел, сделанные посредством увеличительных стёкол» (1665). Он полагал, что внутри клетки пустые, а живое вещество — это клеточные стенки.

Знаменитый голландский исследователь Антони ван Левенгук (1632—1723) сконструировал микроскоп, с помощью которого можно было увидеть живые клетки, в том числе бактериальные, при увеличении в 270 раз.

Дальнейшее совершенствование микроскопов позволило получить новые факты, изменившие представление о клетках. Оказалось, что клетки не пустые внутри, а имеют внутреннее содержимое. Убедившись, что именно оно, а не клеточные стенки представляет собой живое вещество, чешский исследователь Ян Пуркин (1787—1869) назвал его *протоплазмой* (от греч. *protos* — первый, *plasma* — оформленное). В 1831 г. английский исследователь Роберт Браун в протоплазме растительных клеток открыл ядро — характерное сферическое тельце. Незадолго до этого в 1827 г. российский академик Карл Бэр описал яйцеклетки млекопитающих и сделал заключение, что животные организмы начинают своё развитие с одной клетки.



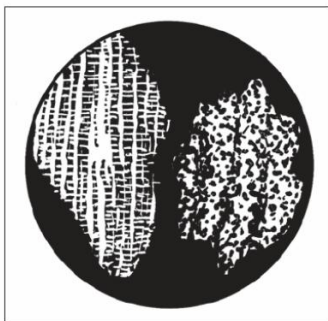


Рис. 1. Рисунок Р. Гука: микроскопическая структура тонкого среза пробковой ткани. Небольшие полости Гук назвал клетками

Все клетки, за исключением бактериальных клеток и клеток архей, построены по общему плану. Они имеют ядро и разграничены внутренними мембранами на полости простой или сложной формы (клеточные органеллы). Такие клетки называют *эукариотическими* (от греч. *eu* — хорошо и *karyon* — ядро), а организмы, состоящие из них, — *эукариотами*.

Цианобактерии, эубактерии и археи не имеют оформленного ядра, их внутренняя организация проще, чем у эукариот. Такие клетки называют *прокариотическими* (доядерными), а организмы — *прокариотами*. Средняя эукариотическая клетка имеет диаметр 25 мкм¹. Большинство прокариот имеют размер 1—5 мкм. В одну эукариотическую клетку могло бы поместиться более тысячи бактерий. Внут-

ри бактерии можно разместить тысячи вирусов, каждый из которых имеет диаметр от 20 до 300 нм.

Вирусы — это неклеточная форма жизни. Они являются облигатными (обязательными) клеточными паразитами, т. е. вирусы могут функционировать, только попав внутрь бактериальной или эукариотической клетки.

СОЗДАНИЕ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ. В 1838—1839 гг. немецкий физиолог Теодор Шванн (1810—1882) создал так называемую *клеточную теорию*. Сущность её заключалась в окончательном признании того факта, что все организмы, как растительные, так и животные, начиная с низших и кончая самыми высокоорганизованными, состоят из простейших частей — клеток.

Из истории науки

Созданию клеточной теории способствовали работы немецкого ботаника Маттиаса Шлейдена (1804—1881) о роли ядра в клетке. Сопоставив данные Шлейдена со своими, Шванн в работе «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» (1839) сформулировал основные положения клеточной теории:

1. Все организмы состоят из одинаковых частей — клеток, которые образуются и растут по одним и тем же законам.
2. Общий принцип развития для элементарных частей организма — образование клеток.
3. Каждая клетка в определённых границах есть индивидуум, некое самостоятельное целое. Но эти индивидуумы действуют совместно так, что возникает гармоничное целое. Все ткани состоят из клеток.

¹ 1 мм = 10³ мкм (микрометров) = 10⁶ нм (нанометров).

М. Шлейден и Т. Шванн считали, что клетки в организме могут возникать путём новообразования из первичного неклеточного вещества. Это представление было опровергнуто выдающимся немецким учёным Рудольфом Вирховом (1821—1902). Он сформулировал (в 1859 г.) одно из важнейших положений клеточной теории: «Всякая клетка происходит из другой клетки... Там, где возникает клетка, ей должна предшествовать клетка, подобно тому, как животное происходит только от животного, растение — только от растения».

КЛЕТКА — ЕДИНИЦА СТРОЕНИЯ, РАЗВИТИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВСЕХ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. Клетка является основным компонентом любого организма в морфологическом отношении, так как именно из клеток состоят ткани и органы. Поскольку развитие особи всегда начинается с отдельной исходной клетки, то она представляет собой эмбриональную основу многоклеточного организма. Клетка — основа многоклеточных организмов и в физиологическом отношении, так как служит исходной единицей функциональной активности его органов и тканей. (Надо помнить, что жизнь простейшего одноклеточного организма богаче и разнообразнее существования самой сложной и относительно самостоятельной клетки многоклеточного организма.)

Клеткам присущи общие признаки: обмен веществ и энергии, развитие, размножение и др., т. е. все свойства живого.

Науку, изучающую структуру и функции клетки, называют **клеточной биологией** или **цитологией** (от греч. *kytos* — клетка).

МЕТОДЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ И КЛЕТОЧНОЙ БИОЛОГИИ. Изучение структуры различных компонентов клетки стало возможным с внедрением в цитологию современных методов исследования (рис. 2).

Изобретённый в 30-х гг. XX в. электронный микроскоп, дающий

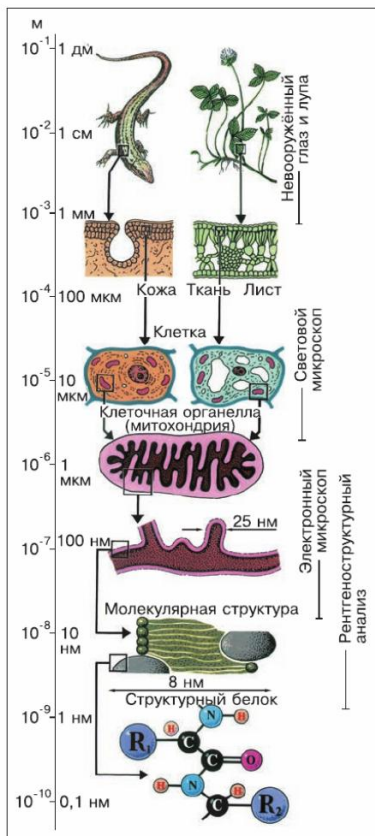


Рис. 2. Изучение уровней организации живых организмов идёт параллельно с развитием микроскопической техники

увеличение до 10^6 раз, позволяет увидеть взаимное расположение компонентов клетки. С помощью **электронной микроскопии** было выявлено удивительное сходство в тонком строении клеток разных организмов. Все клетки покрыты плазматической мембраной и имеют цитоплазму. Эукариотические клетки содержат ядро — информационный центр, в котором находятся хромосомы. Число и форма хромосом для каждого вида организмов строго специфичны. В них записана наследственная (генетическая) информация обо всех структурах и функциях отдельной клетки и всего организма в целом. Ядерная оболочка отделяет генетический материал от остальной части клетки — цитоплазмы. Цитоплазма представляет собой вязкую жидкость, в которую погружены **органеллы**, или **органонды**, — внутриклеточные структуры, имеющие определённую форму и выполняющие специфические функции.

Для того чтобы изучить состав клеток, применяют **метод дифференциального центрифугирования**. Он основан на том, что различные органеллы клетки имеют различную удельную плотность и массу. При очень быстром вращении в специальном приборе — ультрацентрифуге — компоненты тонко измельчённых клеток осаждаются из раствора, располагаясь слоями в соответствии со своей удельной плотностью: более плотные компоненты осаждаются при более низких скоростях центрифугирования, а менее плотные — при более высоких скоростях. Эти слои разделяют и изучают отдельно (рис. 3). (Скорость осаждения зависит от массы, размера, формы и плотности частицы, вязкости и плотности среды, а также от ускорения, силы тяжести и действующих на частицы центробежных сил.)

В отличие от электронной микроскопии, **световая микроскопия** позволяет изучать живые клетки. В качестве объектов можно использовать бактерии, свободноживущие клетки простейших, клетки крови, а также **культуры клеток**, т. е. клетки животных и растений, живущие в искусственной среде. Среда, в ко-

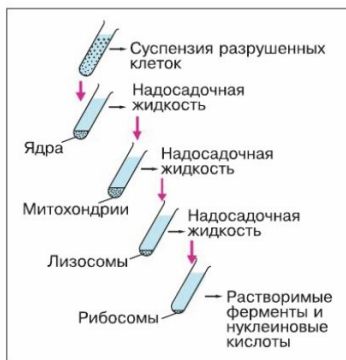


Рис. 3. Схема фракционирования животной клетки на основные части методом дифференциального центрифугирования

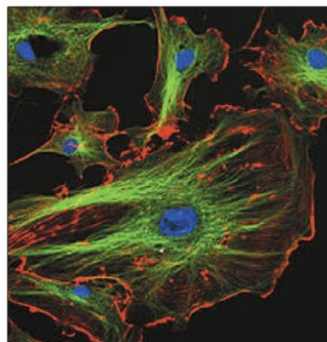


Рис. 4. Клетки лёгочной артерии быка под микроскопом. Ядра окрашены синим, микротрубочки — зелёным, актиновые филаменты — красным

торой находятся изучаемые клетки, должна соответствовать естественной или лабораторной (для культур клеток). Существует набор *витальных* (прижизненных) *красителей*, позволяющих наблюдать за функционированием отдельных органелл.

Флуоресцентная микроскопия — это метод наблюдения за живыми клетками под оптическим микроскопом в ультрафиолетовом свете. Для этого используют специальные светящиеся красители. Флуоресцентная микроскопия позволяет увидеть расположение в клетке нуклеиновых кислот, жиров, тех или иных белков и др. (рис. 4).

Конфокальная микроскопия (другое название — лазерная конфокальная сканирующая микроскопия) по сравнению с классической световой и электронной микроскопией позволяет отсекают поток фонового рассеянного света и получать более контрастное изображение. Записав в памяти компьютера серию *оптических срезов* неповреждённых живых образцов, можно провести объёмную реконструкцию объекта и получить его трёхмерное изображение.

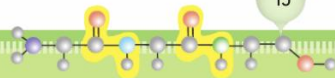
При изучении биохимических процессов, происходящих в живых клетках, применяют **метод меченых атомов**. Чтобы проследить за превращениями какого-либо вещества, в его предшественнике заменяют один из атомов соответствующим изотопом (^3H , ^{32}P , ^{14}C). По химическим свойствам изотопы одного и того же элемента не отличаются друг от друга, но зато радиоактивный изотоп сигнализирует о своём местонахождении радиоактивным излучением. Это позволяет проследить за определённым соединением, установить последовательность этапов его химических превращений, продолжительность их во времени, зависимость от условий и т. д.

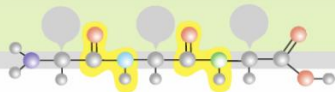
Несмотря на важность и достаточную информативность витальных наблюдений, большая часть сведений о структуре клетки получена на *фиксированном материале*. В основном для фиксации используют спирты и альдегиды. Задача фиксации — остановить активность внутриклеточных ферментов и предотвратить распад клеточных компонентов, а также избежать появления структур, отсутствующих в живой клетке.

При работе с макромолекулами — белками и нуклеиновыми кислотами — широко используются хроматография и электрофорез. **Хроматография** — это метод разделения и анализа смеси веществ, основанный на динамическом распределении молекул между двумя фазами: неподвижной (адсорбент) и подвижной (раствор). В 1903 г. выдающийся русский ботаник Михаил Семёнович Цвёт предложил хроматографию как способ разделения пигментов растений.

Электрофорезом называют перемещение частиц дисперсной фазы в жидкой среде под действием внешнего электрического поля. Этот метод позволяет разделять макромолекулы и их фрагменты по размерам, пространственной конформации и электрическому заряду.

Для изучения трёхмерных структур биологических молекул в XX в. было разработано множество экспериментальных методов. Наиболее известные из них — это *рентгеновская кристаллография*, *ядерный магнитный резонанс* (ЯМР) и электронная микроскопия. Раздел молекулярной биологии, биохимии и биофизики, занимающийся изучением структуры биологических макромолекул, в частности белков и нуклеиновых кислот, называют **структурной биологией**.





МЕТОДЫ КОМПЬЮТЕРНОЙ БИОЛОГИИ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ КЛЕТОК. Детальное изучение клеточных структур и молекулярных процессов, протекающих в клетках, сделало возможным создание компьютерных моделей клетки. Чтобы смоделировать даже наиболее просто организованные клетки прокариот, требуется измерять экспериментально и задать в модели огромное количество различных биохимических и морфологических параметров, от которых зависит жизнедеятельность клетки. Можно решать и обратную задачу — подбирать неизвестные параметры так, чтобы компьютерная модель клетки максимально точно совпадала с живой клеткой по ограниченному набору измеренных в эксперименте характеристик. Такой подбор параметров модели позволяет определить характеристики клетки, которые не удаётся исследовать в эксперименте. Кроме того, с *цифровой клеткой* можно проводить виртуальные опыты: это намного быстрее, проще и дешевле, чем экспериментировать с реальной биологической системой.

Однако следует помнить, что если неизвестных параметров в модели клетки будет намного больше, чем экспериментально измеренных, то найденные параметры могут оказаться неточными. Поэтому учёные специально модифицируют клетки прокариот, удаляя из их геномов большую часть наследственной информации и оставляя только минимальный набор генов, отвечающих за работу самых важных клеточных систем. Например, недавно были получены клетки, содержащие чуть меньше 500 генов — почти в 10 раз меньше, чем у кишечной палочки. Такие клетки могут жить только в лабораторных условиях, однако их простота позволяет создавать очень точные модели и экспериментировать с ними.

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИЯХ КЛЕТКИ. В настоящее время основные положения клеточной теории формулируют следующим образом:

- Клетка — элементарная живая система, основа строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития организма. Вне клетки жизни нет.
- Новые клетки возникают только путём деления ранее существовавших клеток.
- Клетки всех организмов сходны по строению и химическому составу.
- Рост и развитие многоклеточного организма — следствие роста и размножения одной или нескольких исходных клеток.
- Клеточное строение организмов — свидетельство того, что всё живое имеет единое происхождение.

Вопросы и упражнения

1. Какие исследователи внесли свой вклад в создание клеточной теории? Какую роль сыграла клеточная теория в развитии биологии?
2. Используя положения клеточной теории, докажите единство происхождения жизни на Земле.
3. С чем, по-вашему, связано разнообразие размеров клеток одного организма?

Поиск, анализ и переработка информации

4. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Эволюция представлений о строении клетки с XVII по XXI в.».

Лабораторный практикум

5. Рассмотрите под микроскопом готовые микропрепараты клеток растений и животных. Зарисуйте и опишите то, что вы видите.
6. Приготовьте временные препараты бактериальных клеток и инфузорий («Практикум»; задания 1 и 4 из работы 5 «Особенности строения клеток прокариот и эукариот. Клетки растений и животных»).

§ 2

Особенности химического состава клетки. Неорганические вещества

- Биогенные элементы • Макро-, микро- и ультрамикроэлементы • Водородная связь • Гидрофильные и гидрофобные вещества • Гидролиз

Клетки сходны не только по строению, но и по химическому составу. Клетки всех живых организмов содержат хотя и неодинаковые, но сходные вещества в близких количествах. Сходство в строении и химическом составе клеток разных организмов свидетельствует о единстве их происхождения.

ХИМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ КЛЕТКИ. В составе клетки обнаружено более 80 химических элементов, при этом каких-либо специальных элементов, характерных только для живых организмов, не выявлено.

Однако только в отношении 27 элементов известно, какие функции они выполняют. Остальные элементы, вероятно, попадают в организм с водой, пищей, воздухом.

По содержанию элементы, входящие в состав клетки, можно разделить на три группы.

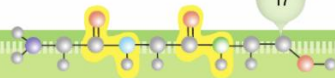
1) **Макроэлементы.** Они составляют основную массу вещества клетки. На их долю приходится около 99 % всей массы клетки. Особенно велико содержание четырёх элементов: кислорода, углерода, азота и водорода (98 % всех макроэлементов). К макроэлементам относят также элементы, содержание которых в клетке исчисляется десятками и сотыми долями процента. Это, например, калий, магний, натрий, кальций, железо, сера, фосфор, хлор.

2) **Микроэлементы.** К ним относят преимущественно атомы металлов, входящие в состав ферментов, гормонов и других жизненно важных веществ. В организме эти элементы содержатся в очень небольших количествах: от 0,001 до 0,000001 %; в числе таких элементов бор, кобальт, медь, молибден, цинк, ванадий, иод, бром, фтор.

3) **Ультрамикроэлементы.** Содержание их не превышает 0,000001 %. К ним относят уран, радий, золото, ртуть, бериллий, цезий и другие редкие элементы. Физиологическая роль большинства этих элементов в организмах растений, животных, грибов и бактерий пока не установлена.

Химические элементы, которые входят в состав живых организмов и выполняют биологические функции, называют **биогенными элементами**.

ОСОБЕННОСТИ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА КЛЕТКИ. В состав клеток входят как неорганические (минеральные), так и органические вещества. Напом-



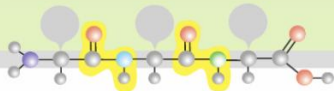


Таблица 1

Содержание некоторых химических элементов в клетке (% на сухую массу)

Кислород	65—75
Углерод	15—18
Водород	8—10
Азот	1,5—3,0
Кальций	0,04—2,00
Фосфор	0,20—1,00
Калий	0,15—0,40
Сера	0,15—0,20
Хлор	0,05—0,10
Магний	0,02—0,03
Натрий	0,02—0,03
Железо	0,01—0,015
Цинк	0,0003
Медь	0,0002
Иод	0,0001
Фтор	0,0001

Неодинаковая проницаемость клеточной мембраны для ионов калия, натрия и хлора приводит к возникновению между её внутренней и внешней поверхностями *разности потенциалов*, что обуславливает передачу возбуждения по нерву или мышце.

От концентрации внутри клетки анионов слабых кислот (H_2PO_4^- и HCO_3^-) зависят буферные свойства цитоплазмы. **Буферностью** называют способность клетки сохранять определённую концентрацию водородных ионов (pH). В клетке поддерживается слабощелочная среда (pH = 7,4).

Имеющиеся в организме нерастворимые минеральные вещества входят, например, в состав раковин моллюсков (карбонат кальция), «панцирей» диатомовых водорослей (оксид кремния) или межклеточного вещества костной ткани позвоночных животных (фосфат кальция), обеспечивая прочность этих образований.

ним, что к органическим соединениям относят углеводороды и их производные. Биологически важные производные углеводов — это углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

В клетке химические элементы либо находятся в виде ионов, либо входят в состав соединений. Например, углерод, водород и кислород входят в состав углеводов и жиров. В белках к ним добавляются азот и сера, в нуклеиновых кислотах — азот и фосфор. Железо входит в состав молекулы гемоглобина; магний — в состав молекулы хлорофилла; медь — в состав некоторых окислительных ферментов; иод — в состав молекулы тироксина (гормона щитовидной железы); кобальт — в состав витамина B_{12} ; цинк необходим для синтеза и хранения молекул гормона инсулина в поджелудочной железе.

Многие элементы в клетке содержатся в виде ионов. Из катионов важны K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , а из анионов — H_2PO_4^- , Cl^- и HCO_3^- . Содержание катионов и анионов в клетке обычно значительно отличается от содержания их во внеклеточной среде. Например, ионы натрия и калия находятся как в цитоплазме, так и в межклеточной жидкости. Концентрация K^+ внутри клетки очень высокая, а Na^+ — низкая. Напротив, в окружающей клетку среде (крови, морской воде) очень мало K^+ и довольно много Na^+ . Например, в мышечных клетках содержание K^+ в 30 раз выше, а содержание Na^+ в 10 раз ниже, чем в крови. Пока клетка жива, эти различия в концентрации K^+ и Na^+ между клеткой и межклеточной средой стойко удерживаются.

РОЛЬ ВОДЫ В КЛЕТКЕ. Среди веществ клетки на первом месте по массе стоит вода. Содержание воды в разных клетках различается. В большинстве случаев вода составляет более $\frac{3}{4}$ массы клетки.

Высокое содержание воды в клетке — важнейшее условие её деятельности. При потере части воды ряд одноклеточных и многоклеточных организмов временно утрачивает признаки жизни. Такое состояние называют *анабиозом*. После увлажнения клетки пробуждаются и становятся вновь активными. При потере значительной части воды организмы гибнут.

Из курса химии вам известно, что молекула воды электронейтральна. Но электрический заряд внутри молекулы распределён неравномерно: в области атомов водорода преобладает положительный заряд, в области, где расположен атом кислорода, выше плотность отрицательного заряда. Следовательно, молекула воды имеет два разноимённо заряженных полюса, т. е. представляет собой диполь. Отрицательно заряженный атом кислорода одной молекулы воды притягивается к положительно заряженному атому водорода другой молекулы с образованием **водородной связи** (рис. 5). По прочности водородная связь в 15—20 раз слабее ковалентных связей. Водородные связи легко разрываются, что наблюдается, например, при испарении воды. Вследствие теплового движения молекул в воде одни водородные связи разрываются, другие образуются. Дипольным строением молекулы воды объясняется её способность ориентироваться в электрическом поле, присоединяться к различным молекулам и участкам молекул, несущим заряд. В результате этого образуются гидраты.

Способностью воды образовывать гидраты обусловлены её универсальные растворяющие свойства. Если силы притяжения молекулы воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем сила притяжения между молекулами вещества, то вещество растворяется. В зависимости от этого различают **гидрофильные вещества** (от греч. *hydor* — вода и *phileo* — люблю), хорошо растворимые в воде (например, соли, сахара, аминокислоты и др.), и **гидрофобные вещества** (от греч. *hydor* и *phobos* — боязнь), трудно или вовсе не растворимые в воде (жиры, масла, воски и др.). В состав клеточных мембран входят жироподобные вещества — фосфолипиды, ограничивающие переход растворённых веществ из наружной среды в клетки и обратно, а также из одних частей клетки в другие.

Большинство реакций, протекающих в клетке, может идти только в водном растворе. Вода — непосредственный участник многих реакций. Например, расщепление белков, углеводов и других органических веществ происходит в результате катализируемого ферментами взаимодействия их с во-

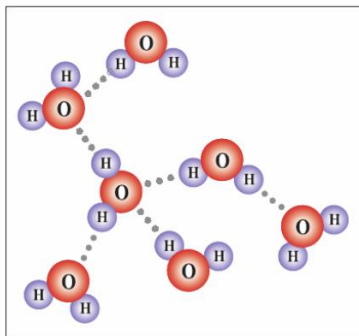


Рис. 5. Образование водородных связей между молекулами воды

дой. Такие реакции называют реакциями *гидролиза* (от греч. *hydor* и *lysis* — расщепление). А в реакциях фотосинтеза вода служит источником атомов водорода, которые используются для построения молекул органических веществ.

Вода имеет высокую теплоёмкость и одновременно относительно высокую для жидкостей теплопроводность. Благодаря этим свойствам вода является идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия в клетке и организме. И наконец, вода — основная среда для транспорта веществ в организме (ток крови и лимфы, восходящие и нисходящие токи растворов по сосудам у растений).

Не все соединения, содержащиеся в клетке, специфичны для живой природы. Такие вещества, как вода или соли, широко распространены и в неживой природе.

Вопросы и упражнения

1. Пользуясь учебником и дополнительной литературой, охарактеризуйте несколько биогенных элементов (по своему выбору). Ответ оформите в тетради в виде таблицы:

Биогенный элемент	Участие в образовании биологически важных органических соединений	Роль в процессах жизнедеятельности

2. Какие свойства воды объясняются дипольным строением её молекул?
3. Опишите роль воды в клетке и организме: а) растений; б) животных; в) грибов.

§3

Биополимеры. Белки

- Макромолекулы • Полимеры • Мономеры • Аминокислоты • Пептидная связь • Олигопептид • Полипептид • Конформация белковой молекулы • Денатурация

В составе клеток содержится множество органических соединений. Рассмотрим наиболее важные группы, которые определяют основные свойства клетки и организма.

БИОПОЛИМЕРЫ. Многие органические соединения, входящие в состав клетки, характеризуются большим размером молекул. Такие молекулы называют **макромолекулами** (от греч. *makros* — большой). Они обычно состоят из остатков повторяющихся, сходных по структуре низкомолекулярных соединений, ковалентно связанных между собой. Эти соединения получили название **мономеров** (от греч. *monos* — один). Образованную мономерами макромолекулу называют **полимером** (от греч. *polys* — многочисленный). Многократно повторя-

яющиеся группировки атомов, которые являются остатками мономеров, называются *структурными звеньями*. Молекулы полимеров могут иметь линейное, разветвленное или сетчатое строение.

Если соединять мономеры двух типов — А и В, можно получить большой набор различных полимеров. Свойства таких полимеров будут зависеть от числа, соотношения и порядка чередования структурных звеньев в цепях.

Полимер, в молекуле которого группа структурных звеньев повторяется периодически, называют *регулярным*. Таковы, например, схематически изображенные полимеры с закономерным чередованием звеньев:



Полимеры, в которых нет определенной закономерности в последовательности звеньев, называют *нерегулярными*:

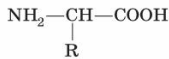


Сочетание и перестановка нескольких типов структурных звеньев обеспечивают построение множества вариантов полимерных цепей с различными свойствами. Примером могут служить молекулы нуклеиновых кислот и белков.

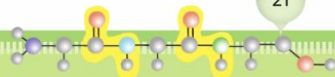
БЕЛКИ. После удаления воды из клетки в сухом остатке на первом месте по содержанию стоят белки. Они составляют 10—20% от сырой массы и 50—80% от сухой массы клетки. Белки называют также *протеинами* (от греч. *protos* — первый, главный).

Белки — это линейные нерегулярные полимеры, мономерами которых служат **аминокислоты**. В состав большинства белков входят остатки 20 разных аминокислот (рис. 6).

Молекула каждой аминокислоты содержит две функциональные группы (аминогруппу — NH_2 и карбоксильную группу — COOH), а также радикал (R) — группировку атомов, по которой аминокислоты отличаются друг от друга:

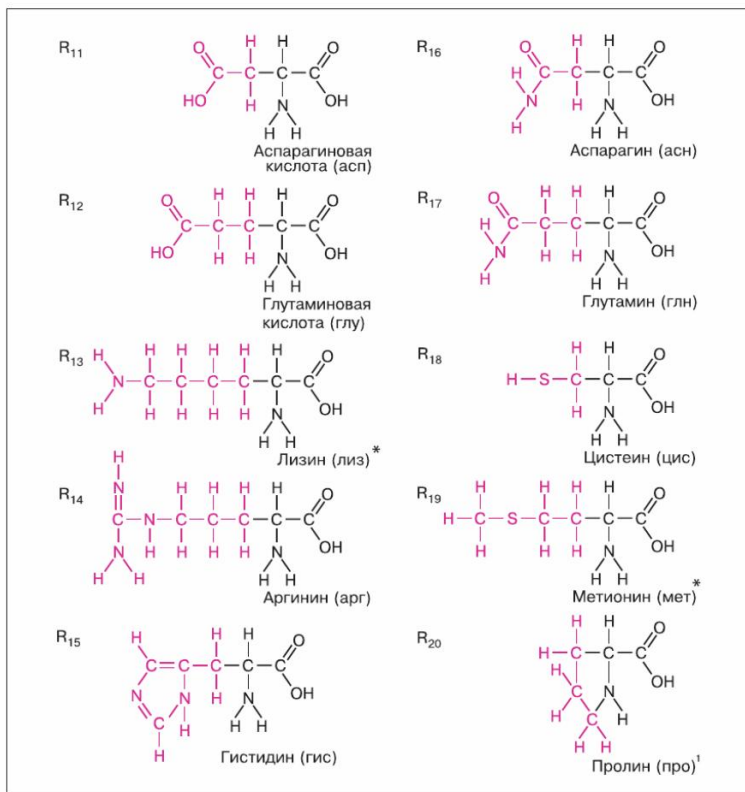


Соединение аминокислот происходит через общие для них группировки: аминогруппа одной аминокислоты взаимодействует с карбоксильной группой другой аминокислоты, при этом отщепляется молекула воды. Между соединившимися аминокислотами возникает ковалентная связь, называемая **пептидной связью**:



Образовавшееся соединение нескольких аминокислот (от двух до двадцати) называют **олигопептидом** (или просто **пептидом**). Соединение из большого числа аминокислот называют **полипептидом**.

В цитоплазме находятся свободные аминокислоты, составляющие аминокислотный фонд, за счёт которого происходит синтез новых белков. Этот фонд пополняется аминокислотами, постоянно поступающими в клетку вследствие расщепления ферментами запасных белков и белков пищи.



¹ Строго говоря, пролин является иминокислотой, так как вместо аминогруппы —NH— содержит иминогруппу —NH—.

Макромолекулы белков характеризуются большой молекулярной массой. Так, молекулярная масса инсулина (гормона поджелудочной железы быка) — 5733, белка-фермента рибонуклеазы из поджелудочной железы быка — 13 683, протеолитического фермента химотрипсина из того же органа — 22 600, гемоглобина человека — 64 500. В состав большинства белков входит 300—500 аминокислотных остатков, но есть и более крупные белки (7500 и более аминокислотных остатков).

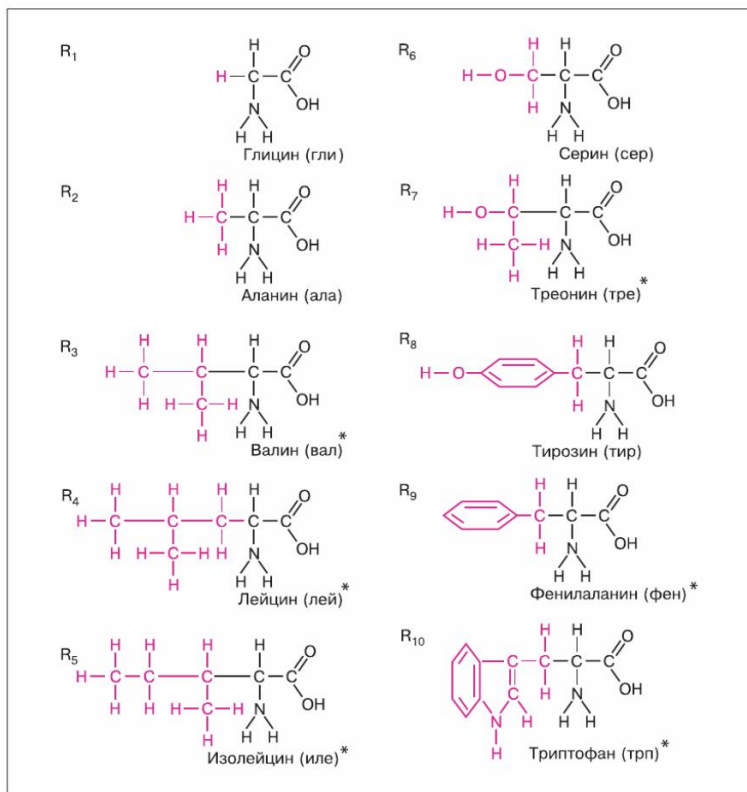
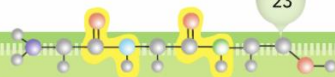
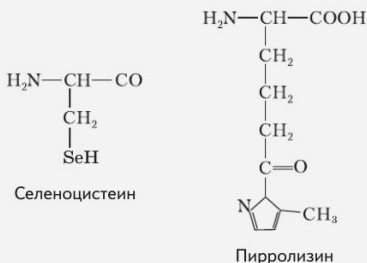


Рис. 6. Примеры строения аминокислот — мономеров белковых молекул. Цветом выделены радикалы, обеспечивающие разнообразие аминокислот. Звёздочками помечены незаменимые аминокислоты, которые не синтезируются в клетках человека, а должны поступать в организм с пищей



Кроме приведённых на рисунке 6 канонических аминокислот, т. е. кодируемых значащими триплетами генетического кода (см. § 16), существуют две неканонические аминокислоты — селеноцистеин и пирролизин.

Эти аминокислоты кодируются по-другому и включаются в небольшое число белков. Селеноцистеин встречается у всех живых организмов; он входит в состав белков, обладающих каталитической или антиоксидантной активностью. Пирролизин характерен только для пяти видов архей и одной зубчатки.



При установлении структуры белка определяют, какие из 20 аминокислот входят в его состав. Оказалось, что такие белки, как казеин молока, миозин мышц, альбумин яйца, содержат все 20 аминокислот, в рибонуклеазе их 19, в инсулине — 18, а в сальмине (белок из молок рыб) — всего 7.

NB

В состав белков включаются только левовращающие *L*-стереоизомеры аминокислот. *D*-аминокислоты в свободной форме могут присутствовать в клетке, но в белки не включаются.

Белки различаются и составом аминокислот, и числом аминокислотных звеньев, и особенно порядком чередования их в полипептидной цепи. Расчёт показывает, что для белка, построенного из 20 различных аминокислот и содержащего в цепи 100 аминокислотных остатков, число возможных вариантов может составлять 20^{100} .

Если учесть, что размер каждой аминокислоты около 0,3 нм, то белок, составленный из многих аминокислотных остатков, должен представлять собой длинную нить. Изучение белков в растворах показало, что макромолекулы белков имеют форму компактных шаров (глобул) или вытянутых структур (фибрилл). Следовательно, полипептидная цепь каким-то образом сплетается, образуя клубок или пучок нитей.

Исследования показали, что в укладке полипептидной цепи нет ничего случайного или хаотичного. Она свёртывается упорядоченно, определённым образом для каждого белка.

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ БЕЛКОВОЙ МОЛЕКУЛЫ. Пространственное расположение атомов в молекуле называют **конформацией**. Для того чтобы разобраться в замысловатой укладке (архитектонике) белковой макромолекулы, следует рассмотреть несколько уровней её организации.

Первичной структурой, самой простой, является полипептидная цепь, т. е. последовательность аминокислот, связанных между собой пептидными связями. В первичной структуре все связи между аминокислотами являются ковалентными и, следовательно, прочными (рис. 7).

Следующий, более высокий уровень организации — это **вторичная структура**. При её образовании белковая нить обычно закручивается в виде спирали. Между кислородами групп $C=O$, находящихся на одном витке спирали, и водородами групп $N-H$ на другом витке образуются водородные связи (см. рис. 7). Водородные связи слабее ковалентных, но при большом их числе обеспечивают поддержание прочной структуры. В одном витке регулярной спирали, называемой *α-спиралью*, уместается 3,6 аминокислотного остатка. Группа $N-H$ n -го аминокислотного остатка взаимодействует с группой $C=O$ $(n-4)$ -го остатка. В определённых случаях спиральная укладка нарушается. Это происходит в местах расположения пролина (из-за отсутствия группы $N-H$) или находящихся рядом друг с другом одинаково заряженных радикалов (из-за их отталкивания). Водородные связи при этом образуются между остатками аминокислот, находящихся на разных расстояниях друг от друга, что приводит к складыванию полипептида «в гармошку». Такая вторичная структура носит название *β-листа* или *β-складчатого слоя*. В молекулах большинства белков есть как спиральные, так и складчатые участки. Складки могут как образовываться внутри одного полипептида, так и формировать слои между рядом расположенными полипептидами.

В водной среде полипептидная цепь далее свёртывается, образуя или клубок (глобулу), или нить (фибрилу). Возникает сложная пространственная структура (конформация), называемая **третичной структурой** (рис. 7, 8).

Определение третичной структуры производят с помощью рентгеноструктурного анализа, который позволяет установить положение в пространстве атомов и групп атомов в соединениях.

Связи, поддерживающие третичную структуру белка, также слабые. Они возникают, в частности, вследствие гидрофобных взаимодействий. Это силы притяжения между неполярными радикалами или между неполярными участками молекул в водной среде. Гидрофобные радикалы некоторых аминокислот в водном растворе

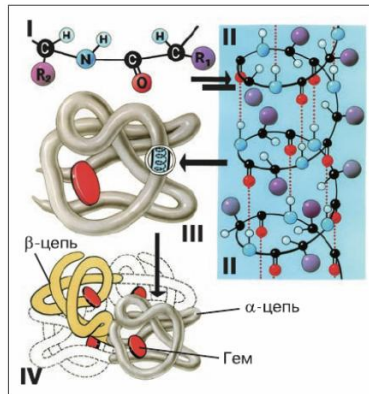


Рис. 7. Схема строения белковой молекулы: I, II, III, IV — первичная, вторичная (α -спираль), третичная, четвертичная структуры

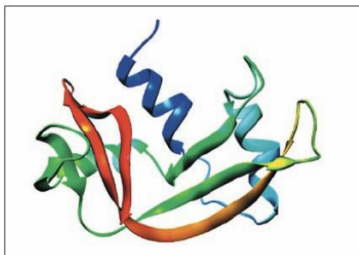


Рис. 8. Третичная структура рибонуклеазы А (складчатые участки обозначаются плоскими стрелками; стрелки показывают направление полимерных цепей)

в радикале гистидина или атоме кислорода в радикалах аспарагиновой и глутаминовой кислот. Подавляющее большинство глобулярных белков (имеющих третичную структуру в форме глобулы) растворимо в водной среде. Гидрофобное «ядро» таких белков прячется в гидрофильной «оболочке», обеспечивающей их растворимость.

Надо сказать, что и третичная структура белка не всегда является конечной. **Четвертичную структуру** имеют белки, образующиеся при соединении нескольких молекул полипептидов в единый белковый комплекс (см. рис. 7). Такие белки, состоящие из нескольких отдельных цепочек, часто не связанных друг с другом ковалентными связями, тем не менее считаются одной молекулой. Для белков, не имеющих четвертичной структуры, названия «белок» и «полипептид» являются синонимами. Другими словами, *белком* можно назвать как отдельный полипептид, так и агрегат из нескольких полипептидных цепей, если они выполняют определённую биологическую функцию. Например, сложная молекула гемоглобина — глобулярного белка, находящегося в эритроцитах, состоит из четырёх полипептидов: двух α -цепей и двух β -цепей, каждая из которых соединена с железосодержащим гемом¹. В результате их объединения образуется функционирующая молекула гемоглобина. Только в такой упаковке гемоглобин работает полноценно, т. е. способен переносить кислород и углекислый газ. А четвертичную структуру нерастворимого фибриллярного белка кератина (основного компонента волос, шерсти, перьев, ногтей, рогов, копыт) образуют несколько вытянутых полипептидных цепей, соединённых ковалентными связями между радикалами цистеина. Каждый волос млекопитающих состоит из «трёхжильных канатов», скрученных из цепочек богатого цистеином α -кератина. Цепочки скреплены друг с другом дисульфидными связями.

Начиная с вторичной структуры пространственное устройство (конформация) макромолекул белка поддерживается в основном слабыми химическими связями. Под влиянием внешних факторов (изменение температуры, солевого состава среды, pH, действие радиации и др.) слабые связи, стабилизирующие

сближаются, «слипаются» и стабилизируют таким образом структуру белка. Кроме гидрофобных взаимодействий, в поддержании третичной структуры белка существенную роль играют электростатические взаимодействия между электроотрицательными и электроположительными радикалами аминокислотных остатков. Третичная структура поддерживается также небольшим числом ковалентных дисульфидных связей (S—S), возникающих между атомами серы цистеиновых радикалов. Стабилизация третичной структуры зависит и от водородных связей между гидроксильными группами серина, треонина и тирозина и атомом азота

¹ Гем — особая пигментная группа, содержащая железо.

макромолекулу, рвутся, и структура белка, а следовательно, и его свойства изменяются. Этот процесс называют **денатурацией**.

Поддавливающее большинство белков утрачивает при этом биологическую активность, хотя первичная структура их после денатурации не меняется. Дело в том, что в процессе денатурации нарушаются вторичная, третичная и четвертичная структуры, обусловленные слабыми взаимодействиями между аминокислотными остатками, а ковалентные пептидные связи не разрываются. Необратимую денатурацию можно наблюдать при нагревании жидкого и прозрачного белка куриного яйца: он становится плотным и непрозрачным.

Денатурация может быть и обратимой. После устранения денатурирующего фактора многие белки способны вернуть естественную форму, т. е. ренатурировать.

Иногда денатурация белка имеет биологический смысл. Например, паук выделяет капелечку секрета и приклеивает её к какой-нибудь опоре. Затем, продолжая выделять секрет, он слегка натягивает ниточку, и этого слабого натяжения оказывается достаточно, чтобы белок денатурировался (из растворимой формы перешёл в нерастворимую) и нить приобрела прочность.

Разрыв части слабых связей, изменение конформации и свойств белка происходят и под действием физиологических факторов (например, под действием гормонов). Таким образом регулируются функции белков: ферментов, рецепторов, переносчиков (см. § 4). Эти изменения структуры белка обычно обратимы.

NB

Способность белков к обратимому изменению пространственной структуры в ответ на действие физических или химических факторов лежит в основе раздражимости — важнейшего свойства всех живых существ.

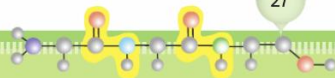
Вопросы и упражнения

1. Приведите примеры регулярных и нерегулярных полимеров из числа известных вам органических молекул.
2. Какие связи стабилизируют вторичную, третичную и четвертичную структуры белка?
3. Каждый вид живых организмов имеет свой уникальный набор белков. Чем объясняется такое многообразие белковых молекул?
4. Найдите в тексте неверные утверждения и исправьте их. Запишите в тетради правильные варианты этих утверждений.

Молекулы белков состоят из остатков *D*-аминокислот. Замена одного аминокислотного звена другим в молекуле белка всегда приводит к изменению его третичной структуры. Белки, в которых больше аминокислот с гидрофобными радикалами, принимают в воде форму глобулы. Фибриллярные белки нерастворимы, потому что в них больше доля аминокислот с гидрофобными радикалами. При обратимой денатурации белков нарушаются третичная и четвертичная структуры, а при необратимой — первичная.

Задача

5. Сколько может существовать вариантов полипептидных цепей, включающих 20 разных аминокислот и состоящих из 50 аминокислотных остатков? из 200 аминокислотных остатков?



Лабораторный практикум

6. Выполните качественные реакции на белки: биуретовую (на обнаружение пептидной связи), нингидриновую (на обнаружение аминогруппы) и ксантопротеиновую (на обнаружение циклических аминокислот, имеющих в составе бензольные кольца) («Практикум», задание I из работы I «Обнаружение белков, углеводов, липидов и витаминов в биологических объектах»).

§4

Биологические функции белков

- Ферменты • Коферменты • Витамины • Гормоны • Факторы роста
- Рецепторы • Лиганды • Транскрипционные факторы
- Клетки-мишени

Огромное разнообразие белков обуславливает множество выполняемых ими функций (рис. 9).

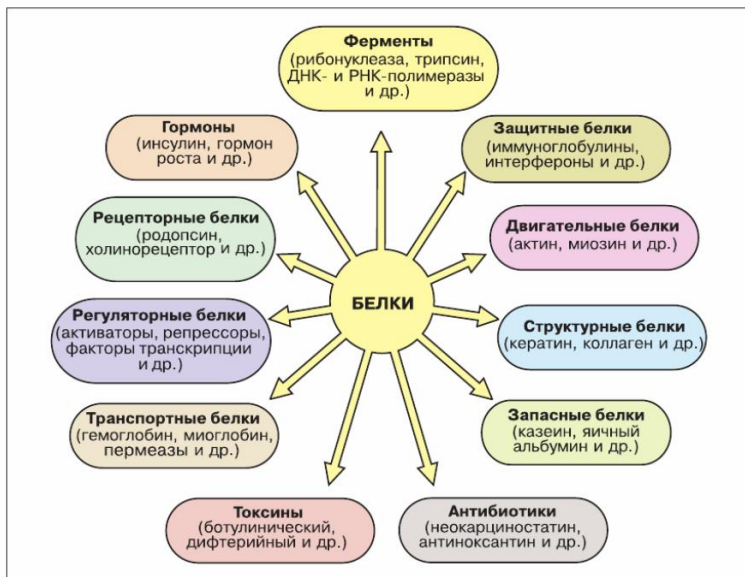


Рис. 9. Биологические функции белков



В значительной степени функции белков определяются их конформацией и способностью изменять её при взаимодействии друг с другом или с другими молекулами.

КАТАЛИТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ. В каждой живой клетке непрерывно происходят тысячи биохимических реакций. В ряде этих реакций идёт распад и окисление поступающих извне соединений. Клетка использует энергию, полученную вследствие окисления питательных веществ; продукты их расщепления служат для синтеза необходимых клетке органических соединений. Быстрое протекание таких биохимических реакций обеспечивают катализаторы (ускорители реакций) — **ферменты** (другое название — **энзимы**).

Из истории науки

Все ферменты являются белками (но не все белки — ферменты!). В 1982 г. стало известно, что каталитическими свойствами обладают и некоторые молекулы РНК.

Представление о том, что ферменты — белки, утвердилось не сразу. Для этого нужно было научиться выделять их в высокоочищенной кристаллической форме (чтобы иметь возможность исследовать их структуру методом рентгеноструктурного анализа). Впервые фермент в такой форме выделил в 1926 г. Джеймс Самнер. Это была уреаза. Потребовалось ещё около 10 лет, в течение которых было получено ещё несколько ферментов в кристаллической форме, чтобы доказать, что ферменты имеют белковую природу.

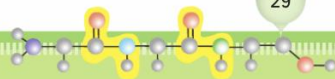
Для названий большинства ферментов характерен суффикс *-аза*, который чаще всего прибавляют к названию **субстрата** — вещества, с которым взаимодействует фермент. Так, уреаза (от лат. *urea* — мочевины) — фермент, который катализирует расщепление мочевины; глюкозо-6-фосфатаза катализирует отщепление фосфата от глюкозо-6-фосфата.

Каждый фермент обеспечивает одну или несколько реакций одного типа. Например, жиры в пищеварительном тракте (а также внутри клетки) расщепляют специальные ферменты — *липазы*, которые не действуют на полисахариды (крахмал, гликоген) или на белки. В свою очередь, фермент, расщепляющий крахмал или гликоген, — *амилаза* не действует на жиры. Каждая молекула фермента способна осуществлять от нескольких сотен до нескольких миллионов операций в минуту. В ходе этих операций ферментный белок не расходуется. Он соединяется с реагирующими веществами, ускоряет их превращения и выходит из реакции неизменённым.

Описано более 4 тыс. разных ферментов. Почти все они — глобулярные белки, большей частью имеющие четвертичную структуру, т. е. состоящие из нескольких полипептидных цепей.

Все ферменты условно разделены на группы по характеру реакций, которые они катализируют. Так, *трансферазы* катализируют перенос химических групп с одной молекулы на другую; *оксидоредуктазы* обеспечивают перенос электронов и протонов (при этом происходит окисление одного субстрата и восстановление другого), и т. д.

Процесс расщепления или синтеза любого вещества в клетке, как правило, разделён на ряд химических реакций. Каждую реакцию катализирует отдель-



ный фермент. Группы таких ферментов составляют своего рода биохимический конвейер.

Каждый фермент представляет собой своеобразную молекулярную машину. Благодаря определённой пространственной структуре белка и определённому расположению аминокислот в нём фермент узнаёт свой субстрат, присоединяет его и ускоряет его превращения. В молекулах многих ферментов есть участки, которые узнают ещё и конечный продукт, сходящий с биохимического конвейера. Если такого продукта слишком много, то он тормозит активность самого начального фермента, и, наоборот, если продукта мало, то фермент активизируется. Так регулируется множество биохимических процессов. Это обратные связи, которые лежат в основе механизма саморегуляции.

NB

Ферменты отличаются от неорганических катализаторов очень высокой эффективностью.

Так, реакцию разложения пероксида водорода до кислорода и воды платина ускоряет в 220 000 раз, а фермент каталаза — в 93 000 000 раз! Поскольку большинство ферментов являются белками, то при их денатурации, т. е. изменении пространственной структуры молекулы, они могут лишиться функциональной активности. С этим связано такое качество ферментов, как работа в узких пределах условий среды: температуры, pH, ионной силы раствора, ведь изменение именно этих параметров вызывает денатурацию белков.

Многие ферментативные реакции протекают при участии **коферментов**. Так называют небольшие органические молекулы, которые выходят из реакции в изменённом виде (в отличие от ферментов), но способны вернуться в изначальное состояние через сопряжённые реакции. В состав некоторых коферментов входят **витамины** — вещества, которые не могут быть синтезированы в организме данного вида и должны поступать извне (в микроколичествах). Например, витамин В₁ человек получает из печени и чёрного хлеба, а витамин С (аскорбиновую кислоту) — из фруктов и овощей. А для большинства животных аскорбиновая кислота витамином не является, так как производится в организме.

РЕГУЛЯТОРНЫЕ БЕЛКИ. У животных и растений в специальных клетках синтезируются регуляторы физиологических процессов — **гормоны**. Многие гормоны — белки. К ним, например, относятся все гормоны, образующиеся в гипоталамусе и в гипофизе. Это гормон роста, аденокортикотропный гормон (АКТГ), тиреотропный гормон (ТТГ) и другие гормоны гипофиза, а также либерины и статины гипоталамуса, усиливающие или подавляющие синтез и выход в кровь гормонов гипофиза. В гипоталамусе вырабатывается также вазопрессин, обеспечивающий постоянство артериального давления и уровня солей в жидких средах организма. Белками являются и гормоны, синтезирующиеся в специальных клетках поджелудочной железы, — **инсулин** и **глюкагон**.

Следует заметить, что не все гормоны — белки. Некоторые гормоны — производные аминокислот, например три- и тетраидотиронин (гормоны щитовидной железы), адреналин, мелатонин и др. Известны гормоны — производные липидов (холестерола): андрогены, эстрогены и др. (см. § 28).

Однако и белковые, и небелковые гормоны влияют на организм, главным образом изменяя активность определённых ферментов. При этом некоторые гор-

моны усиливают или подавляют активность готовых, уже существующих в клетке ферментов, например, путём *фосфорилирования* — присоединения к ним остатков фосфорной кислоты. Присоединение каких-либо химических групп к белку, как правило, меняет его конформацию. В результате этого активность одних ферментов повышается, а других падает. Некоторые гормоны усиливают синтез тех или иных ферментов в клетке. Так, инсулин активирует в клетках печени ферменты, синтезирующие из глюкозы полисахарид гликоген. А глюкагон, тоже образующийся в поджелудочной железе, наоборот, активирует расщепление гликогена, запуская в клетках печени работу последовательной цепи ферментативных реакций.

NB

Под действием гормонов изменяется скорость биохимических реакций, и таким способом регулируются многие физиологические процессы.

Известна большая группа белковых **факторов роста**, которые активируют ферменты синтеза ДНК в клетках и, как следствие, ускоряют деление клеток. Это важно для восстановления тканей при их повреждении во время ранений и после операций. Но избыточный синтез факторов роста может приводить к слишком интенсивному делению клеток и возникновению злокачественных опухолей. Это происходит нередко из-за изменений в структуре генов, ответственных за факторы роста, под действием повышенной радиации, некоторых вредных промышленных выбросов и других причин или вследствие изменений в структуре молекул, узнающих фактор роста или реагирующих на него.

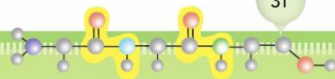
К белкам с регуляторной функцией можно отнести и **белки-рецепторы**. Это мембранные (часто связанные с олиго- или полисахаридами) или внутриклеточные белки, которые воспринимают сигналы и передают их клетке. Такими сигналами могут быть гормоны, запахи, свет и т. д.

Сигнальные молекулы — **лиганды** и рецептор подходят друг к другу, как ключ к замку. Связывание с молекулой лиганда изменяет конформацию рецептора, что запускает каскад биохимических реакций, т. е. осуществляется реагирование на стимул.

Большая группа белков регулирует активность генов. Их называют **транскрипционными факторами**, или **факторами транскрипции**. К ним относят белки-активаторы и белки-репрессоры процесса транскрипции (см. § 17).

БЕЛКИ-ПЕРЕНОСЧИКИ. В плазме крови, в клеточных мембранах, в цитоплазме и ядрах клеток есть различные транспортные белки. Примером транспортного белка плазмы крови может служить **трансферрин**, переносящий ионы железа. Находящийся в эритроцитах **гемоглобин** переносит кислород и углекислый газ. В крови имеются также белки-переносчики, которые узнают и связывают определённые гормоны и несут их к так называемым **клеткам-мишеням** (см. § 29). Клетки-мишени оснащены мембранными рецепторами, узнающими эти гормоны.

В клеточных мембранах находятся два вида транспортных белков: **белки-переносчики (транспортёры)** и **каналообразующие белки**. Они обеспечивают избирательный транспорт различных ионов, сахаров, аминокислот и ряда других органических соединений (см. § 8).



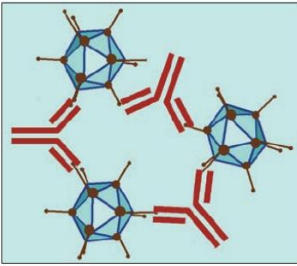


Рис. 10. Образование антителами преципитата вирусных частиц

ная. Один из способов иммунной защиты связан с выработкой некоторыми лимфоцитами *белков-иммуноглобулинов* (антител) в ответ на появление в организме антигенов. Антигенами являются чужеродные белки и иные биополимеры (полисахариды, полинуклеотиды) и их комплексы, находящиеся в жидких средах организма или в составе бактерий и вирусов. Иммуноглобулины чрезвычайно разнообразны. Какой бы антиген ни попал в организм, всегда найдётся иммуноглобулин, подходящий к нему, как ключ к замку (см. § 53). Взаимодействуя с чужеродными веществами или вирусами, антитела, находящиеся в крови, «склеивают» антигены и образуют нерастворимые сеточки — *преципитаты*, поглощаемые фагоцитами (рис. 10).

Чтобы предупредить инфекционные заболевания, людям и животным вводят вакцины, содержащие ослабленные или убитые бактерии либо вирусы. *Вакцинация* не вызывает болезни, но стимулирует синтез специфических антител. Если через некоторое время болезнетворная неослабленная бактерия или вирус попадают в организм, они встречают прочный защитный барьер из антител. Миллионы человеческих жизней спасены вакцинацией против оспы, бешенства, полиомиелита, жёлтой лихорадки и других болезней.

В клетках человека и животных синтезируются также специальные противовирусные белки — *интерфероны*. Синтез таких белков начинается после встречи клетки с вирусной нуклеиновой кислотой. Интерферон через систему посредников активирует в клетке фермент, расщепляющий вирусные нуклеиновые кислоты, и включает синтез фермента, блокирующего аппарат синтеза вирусных белков.

Растения в ответ на атаку болезнетворных микроорганизмов (*патогенов*) также синтезируют ряд защитных белков. Это ферменты, которые катализируют синтез сложных защитных соединений — флавоноидов, терпенов, алкалоидов. Это также ферменты, разрушающие наружные покровы патогенов, и ферменты, катализирующие синтез веществ, которые делают более прочными наружные покровы самих растений.

БЕЛКИ — ТРАНСФОРМАТОРЫ ЭНЕРГИИ. В процессе жизнедеятельности энергия химических связей может трансформироваться в механическую, электрическую, энергию света. Так, специальные сократительные белки (*акти-*

БЕЛКИ — СРЕДСТВА ЗАЩИТЫ ОРГАНИЗМА. Во внешней среде имеется множество бактерий и вирусов, способных повреждать живые клетки и размножаться за их счёт, вызывая тяжёлые заболевания. Если бы организм человека не располагал естественными средствами защиты от болезнетворных микроорганизмов, то человечество прекратило бы своё существование. Такая печальная судьба могла бы постигнуть и большинство других видов. К счастью, все клетки и организмы имеют свои защитные системы. Однако эти системы не всегда справляются с бактериями и вирусами, и тогда организм заболевает.

У человека и позвоночных животных одна из главных защитных систем — *иммун-*

ны, миозины и др.), трансформирующие энергию химических связей в механическую, обеспечивают двигательную функцию. Эти белки участвуют во всех движениях, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных и т. д.

Белок сетчатки глаза родопсин преобразует световую энергию в электрическую энергию нервного импульса. У некоторых рыб (электрические скаты, угри) специальные мембранные белки особых клеток преобразуют химическую энергию молекул АТФ в электрическую. Накопленное в «аккумуляторах» электричество может генерировать разряд напряжением до 650 В. У некоторых морских животных и бактерий имеются светящиеся белки, трансформирующие химическую энергию в световую.

СТРУКТУРНАЯ ФУНКЦИЯ. Белки входят в состав всех мембранных и немембранных оргanelл клетки, а также участвуют в образовании некоторых внеклеточных структур. Белки — главная структурная часть опорных и покровных тканей животных. Так, фибриллярный белок коллаген составляет основную массу кожи, сухожилий и костей млекопитающих. По прочности коллагеновые фибриллы превосходят стальную проволоку равного поперечного сечения. В отличие от неэластичного коллагена белок эластин, входящий в состав связок и стенок сосудов, способен растягиваться и возвращаться к исходной длине при снятии нагрузки. Коллаген и эластин синтезируются в специализированных клетках соединительной ткани — фибробластах и хондроцитах. В клетках эпидермиса образуется α -кератин — фибриллярный белок, из которого формируются защитные покровы позвоночных: пух, перья, волосы, иглы и др.

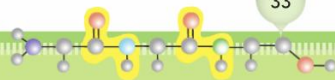
БУФЕРНАЯ ФУНКЦИЯ. Любой белок является амфотерным полиэлектролитом, т. е. полимером, несущим множество кислотных и основных групп и способным превращаться в полиион. В силу этого белки способны стабилизировать рН в разных отсеках клетки, обеспечивая условия для одновременного протекания разнообразных ферментативных реакций.

ПИТАТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ заключается в поставке незаменимых аминокислот. Такие аминокислоты не могут быть синтезированы в организме и должны поступать с пищей. Для каждого вида животных и грибов свой набор незаменимых аминокислот. У человека их восемь.

Тесно связана с питательной функцией запасаемая аминокислотами для развития зародыша или вскармливания младенцев. Овальбумин (белок куриного яйца), глиадин (белок зёрен пшеницы) расщепляются клетками зародыша до аминокислот, из которых строятся его собственные белки. Казеин, содержащийся в молоке, необходим для полноценного питания детёнышей млекопитающих.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ. Белки служат одним из источников энергии в клетке. При окислении 1 г белка до конечных продуктов выделяется около 17 кДж. Однако белки используются как источник энергии, только когда недостаточно иных источников, таких как углеводы и жиры.

БЕЛКИ — ИНФЕКЦИОННЫЕ АГЕНТЫ. Прионы (от англ. *protein* — белок + *infection* — инфекция) — это белки, присутствующие в клетках центральной нервной системы. В норме вторичная структура этих белков представляет собой преимущественно регулярную α -спираль (рис. 11). Если вторичная структура такого белка изменяется и в ней начинают преобладать β -слои (см. § 3), то изменяется и третичная структура белка, он перестаёт вы-



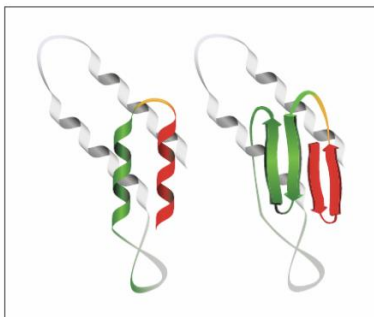


Рис. 11. Прион: нормальный белок (слева); вызывающая болезнь форма (справа)

полнять свои функции (до сих пор не изученные) и образует агрегаты, накопление которых приводит к гибели клетки. Достаточно появиться одной молекуле, имеющей β -слои, к которым все контактирующие с ней нормальные молекулы уменьшают количество α -спиральных участков. Этот автокаталитический процесс протекает медленно, болезнь развивается несколько месяцев или даже лет, но неотвратимо приводит к гибели животного или человека.

NB

Прионы — это особый класс инфекционных агентов.

Прионные болезни объединяют в группу *губчатых энцефалопатий*, потому что мозг становится похожим на губку из-за многочисленных пустот на месте погибших клеток. К прионным болезням относят коровье бешенство, почесуху овец, у людей — фатальную семейную бессонницу, болезнь Крейтцфельда—Якоба и болезнь куру, связанную с ритуальным каннибализмом в некоторых странах Океании.

Прионные заболевания могут быть наследственными, приобретёнными и возникать в результате мутации. Животные заражаются, если прионы попадают в их организм с пищей. Считается, что прионы попадают в окружающую среду с мочой и слюной больных животных, а также при разложении их останков, и могут накапливаться в почве.

Вопросы и упражнения

1. Многочисленные опыты показали, что нарушение пространственной структуры (конформации) белковых молекул вызывает глубокие изменения в их свойствах. Многие ферменты теряют при этом способность к катализу, гормоны теряют физиологическую активность и т. д. Почему?
2. Установлено, что при достаточной калорийности пищи, но при отсутствии в ней белка у животных наблюдаются патологические явления: останавливается рост, изменяется состав крови и т. д. С чем это связано?
3. Объясните биологические принципы вакцинации.

Поиск, анализ и переработка информации

4. Приведите примеры белков, выполняющих несколько разных функций.
5. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Сахарный диабет I и II типа».

Лабораторный практикум

6. Выполните работу 3 «Каталитическая активность ферментов в живых тканях» («Практикум»).

- Моносахариды • Олигосахариды • Полисахариды
- Гликопротеиды • Протеогликаны

УГЛЕВОДЫ широко распространены в живой природе. К углеводам относят такие соединения, как глюкоза, сахароза, крахмал, целлюлоза и др. В состав молекул этих органических веществ входят углерод, кислород и водород. При этом соотношение двух последних элементов обычно совпадает с соотношением их в молекуле воды, т. е. на два атома водорода приходится один атом кислорода; отсюда и название «углеводы». Общая формула подавляющего большинства углеводов $C_n(H_2O)_m$ (где n не меньше трёх). В животной клетке углеводы обычно находятся в количестве, не превышающем 2—5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (например, в клетках клубней картофеля, семенах и т. д.).

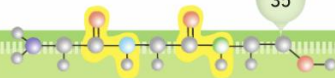
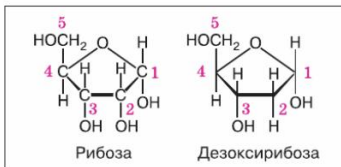
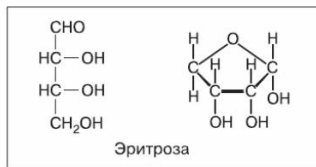
Все углеводы разделяют на **моносахариды**, **олигосахариды** и **полисахариды**. Молекулы моносахаридов, соединяясь друг с другом, образуют олиго- или полисахариды.

МОНОСАХАРИДЫ (их называют также простыми сахарами) представляют собой твёрдые кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде, сладкие на вкус. В зависимости от числа углеродных атомов, входящих в молекулу углевода, различают моносахариды, содержащие 3 атома углерода, — *триозы*, 4 атома углерода, — *тетрозы*, 5 атомов углерода, — *пентозы*, 6 атомов углерода, — *гексозы*.

Из тетроз в процессах жизнедеятельности наиболее важна **эритроза**. Этот сахар — один из промежуточных продуктов фотосинтеза в растениях. Уже на уровне тетроз происходит образование кольцевых форм молекул углеводов. В водных растворах линейные и циклические формы молекул моносахаридов находятся в равновесии.

Пентозы **рибоза** и **дезоксирибоза** входят в состав нуклеотидов — мономеров нуклеиновых кислот: РНК и ДНК. В дезоксирибозе около второго атома углерода отсутствует кислород, отсюда и название этого углевода («дезокси» означает «без кислорода»).

Из гексоз наиболее широко распространены глюкоза, фруктоза и галактоза. Их общая формула $C_6H_{12}O_6$. Гексозы также могут существовать как в открытой, так и в циклической форме.



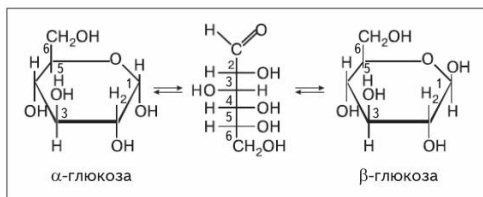
NB

Общая формула гексоз $C_6H_{12}O_6$.

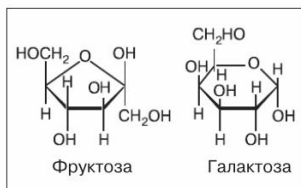
Глюкоза (виноградный сахар) в свободном состоянии встречается как в растениях, так и в животных организмах. Она входит в состав важнейших ди- и полисахаридов. Глюкоза — первичный и главный источник энергии для клеток. Она обязательно находится в крови человека. Снижение её содержания в крови влечёт за собой немедленное нарушение жизнедеятельности нервных и мышечных клеток, иногда сопровождаемое судорогами или обморочным состоянием. Уровень глюкозы в крови регулируется сложным взаимодействием работы нервной системы и желез внутренней секреции.

Глюкоза входит в состав цитоплазмы почти всех клеток организма, регулирует осмотическое давление¹. У животных и грибов глюкоза запасается в виде гликогена, у растений — в виде крахмала.

В живых организмах встречается преимущественно *D*-глюкоза. Циклические молекулы *D*-глюкозы могут существовать в двух вариантах — в виде α -глюкозы и β -глюкозы (они различаются положением OH-группы при первом углеродном атоме по отношению к плоскости цикла):



Фруктоза в большом количестве в свободном виде встречается в плодах, поэтому её часто называют плодовым сахаром. Особенно много фруктозы в мёде, сахарной свёкле, фруктах. Путь распада фруктозы в организме короче, чем глюкозы, что имеет значение при питании больного сахарным диабетом, когда глюкоза в отсутствие инсулина не может попасть из крови в клетки. Для поступления в клетки фруктозы инсулин не нужен.



Галактоза, пространственный изомер глюкозы, отличается от неё только расположением гидроксильной группы и водорода у четвёртого углеродного атома. Она входит в состав дисахарида лактозы (молочного сахара), а также некоторых полисахаридов. Галактоза в печени и других органах превращается в глюкозу.

ОЛИГОСАХАРИДЫ. Молекулы олигосахаридов состоят из нескольких (от 2 до 10)

¹ Осморегуляция — процесс, обеспечивающий относительное постоянство концентрации растворённых веществ во внутренней среде организма.

остатков моносахаридов. Из олигосахаридов наиболее часто встречаются в живых организмах дисахариды сахароза и лактоза.

Сахароза — хорошо знакомый нам тростниковый или свекловичный сахар; формула сахарозы $C_{12}H_{22}O_{11}$. Молекула сахарозы состоит из остатков глюкозы и фруктозы. Она чрезвычайно широко распространена в растениях (семена, ягоды, корни, клубни, плоды). Сахароза очень легко растворима в воде. Главные источники получения сахарозы (пищевого сахара) в пищевой промышленности — сахарная свёкла и сахарный тростник.

Лактоза — молочный сахар, имеет в составе молекулы остатки глюкозы и галактозы. Этот дисахарид входит в состав молока и является основным источником энергии для детёнышей млекопитающих.

Молекула **мальтозы** состоит из двух остатков глюкозы. Под действием фермента амилазы, содержащегося в слюне и вырабатываемого также поджелудочной железой, крахмал и гликоген расщепляются до мальтозы. В эпителиальных клетках тонкого кишечника под действием фермента мальтазы мальтоза гидролизует до глюкозы, которая с кровью разносится по всему организму.

NB

Большинство олигосахаридов, содержащих три и более моносахаридных остатка, встречаются не в свободной форме, а в виде небольших боковых цепей, присоединённых к полипептидам. Белки, содержащие ковалентно присоединённые углеводы, называют **гликопротеидами**, они входят в состав плазматической мембраны и часто выполняют рецепторные функции.

Массовая доля углеводного компонента в гликопротеидах составляет не более 40%.

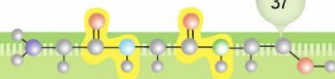
ПОЛИСАХАРИДЫ. Это высокомолекулярные углеводы, молекулы которых состоят из большого числа остатков моносахаридов. Их молекулярная масса составляет от нескольких тысяч до нескольких миллионов атомных единиц массы (дальтонов). Как и олигосахариды, полисахариды могут гидролизываться в конечном счёте до моносахаридов.

В функциональном отношении различают полисахариды резервного, структурного и защитного назначения. Типичные *резервные полисахариды* — крахмал и гликоген. К *структурным полисахаридам* относят целлюлозу (клетчатку) и хитин. В состав ткани хрящей входит гиалуроновая кислота, ковалентно связанная с белками. *Защитную функцию* у животных обеспечивает, например, гепарин. Он предотвращает свёртывание крови в кровеносных сосудах. Гиалуроновая кислота и гепарин — углеводные компоненты **протеогликанов**. В протеогликанах на долю полисахаридов приходится до 95 % от общей массы, на долю белков — до 5 %.

Крахмал представляет собой смесь двух полисахаридов: амилозы (10—20 %) и амилопектина (80—90 %).

Амилоза состоит из остатков глюкозы, соединённых в линейную цепь. Связь образуется между первым и четвёртым углеродными атомами соседних моносахаридов через кислородный мостик.

В составе амилозы обнаруживают от 50 до 5000 остатков α -глюкозы. Она способна растворяться в горячей воде и в присутствии иода окрашивается в синий цвет.



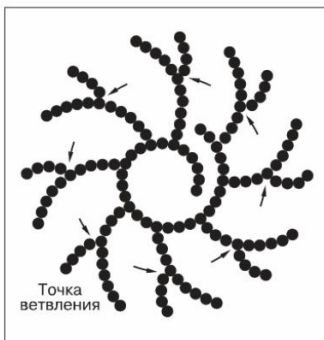
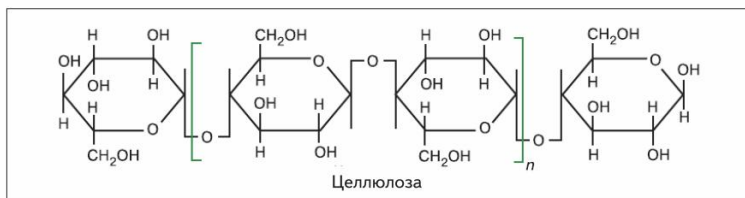


Рис. 12. Ветвящаяся молекула полисахарида амилопектина

Гликоген — полисахарид, содержащийся в клетках животных, а также в клетках грибов, в том числе дрожжей. Гликоген играет важную роль в обмене углеводов в животном организме. В значительных количествах накапливается в клетках печени, мышцах, сердце и других органах. Молекула гликогена состоит примерно из 50 000 остатков α -глюкозы; при расщеплении молекулы гликогена образующаяся глюкоза поступает в кровь. По структуре напоминает крахмал, но разветвлён сильнее (точки ветвления встречаются через каждые 8—12 остатков глюкозы). В отличие от крахмала, гликоген растворим при комнатной температуре.

Целлюлоза (клетчатка) — главный структурный полисахарид клеточных оболочек растений. В ней аккумулировано около 50 % всего углерода биосферы. Клетчатка нерастворима в воде, она лишь набухает в ней. По структуре это линейный полимер. Молекула целлюлозы представляет собой вытянутую цепочку, состоящую из 10 000—15 000 остатков β -глюкозы. Множество линейных молекул целлюлозы уложено параллельно; они связаны в пучки водородными связями. Этим определяется прочность растительных волокон. Некоторые бактерии вырабатывают ферменты, способные расщепить целлюлозу на множество молекул глюкозы. Жвачные животные культивируют такие бактерии в рубце желудка.



Амилопектин состоит как из линейных, так и из разветвлённых цепей. Ветвление молекулы возникает в результате образования связей между первым углеродным атомом одной молекулы глюкозы и шестым углеродным атомом другой. Точки ветвления располагаются через каждые 25—30 остатков глюкозы (рис. 12). В молекулу амилопектина входит до миллиона остатков глюкозы. Амилопектин окрашивается иодом в красно-фиолетовый цвет.

Крахмал — резервный полисахарид растений; он содержится в большом количестве в клетках клубней картофеля, плодов, семян в виде зёрнышек слоистого строения, нерастворимых в холодной воде. В горячей воде крахмал образует коллоидный раствор, называемый в быту крахмальным клейстером.

ка, что позволяет им питаться сеном и соломой. Фермент целлюлазу, расщепляющий связи между структурными звеньями целлюлозы, содержат все древесные грибы. Поэтому древесина может служить для этих грибов источником глюкозы.

Полисахариды можно подразделить на гомо- и гетерополисахариды. В состав *гомополисахаридов* входят остатки какого-то одного моносахарида. Например, крахмал, гликоген и целлюлоза построены только из остатков глюкозы. Соединённые друг с другом остатки аминсахара N-ацетилглюкозамина образуют молекулу линейного полисахарида хитина. Хитин входит в качестве структурного компонента в клеточные стенки грибов и составляет основу наружного скелета членистоногих. Дополнительную прочность хи тиновому панцирю раков и крабов придаёт наличие в нём карбоната кальция.

Гетерополисахариды представляют собой полимеры, построенные из остатков разных моносахаридов и их производных. Так, молекула *гепарина* — ингибитора свёртывания крови состоит из чередующихся остатков двух разных серосодержащих моносахаридов. Гепарин — составная часть протеогликана; он образуется главным образом клетками, выстилающими стенки артерий.

ФУНКЦИИ УГЛЕВОДОВ. С некоторыми функциями углеводов мы уже познакомились. Подчёркнём основные функции углеводов.

Энергетическая функция. Углеводы служат основным источником энергии для организма.

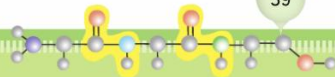
Структурная функция. Во всех без исключения клетках обнаружены углеводы и их производные. Они входят в состав оболочек клеток и субклеточных образований. В растениях и у членистоногих полисахариды выполняют опорную функцию.

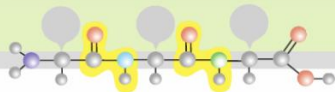
Функция запасаания питательных веществ. В клетке резервные (запасные) углеводы накапливаются в виде крахмала у растений и гликогена у животных и грибов. Они расходуются по мере возникновения потребности в энергии. В печени при полноценном питании может накапливаться до 10 % гликогена, а при голодании его содержание может снижаться до 0,2 % от массы печени.

Защитная функция. Вязкие секреты (слизи), выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными, в частности протеогликанами. Они предохраняют стенки полых органов (пищевод, кишечник, желудок, бронхи) от механических повреждений, проникновения вредных бактерий и вирусов.

Вопросы и упражнения

1. Опираясь на какие данные, можно сказать, что углеводы — самые распространённые органические вещества на Земле?
2. Почему в организмах растений содержание углеводов значительно выше, чем в организмах животных?
3. Сопоставьте защитную функцию углеводов и белков.
4. Исходя из текста параграфа, составьте в тетради схему «Классификация углеводов».
5. Найдите в тексте ошибочные высказывания и исправьте их. Запишите в тетради правильные варианты этих утверждений.





Крахмал является гомополимером α -глюкозы, а гликоген — β -глюкозы. И крахмал, и гликоген — разветвлённые полисахариды, состоящие из α -глюкозы, а мономером целлюлозы глюкоза не является. У растений запасующую функцию выполняют крахмал и целлюлоза; у грибов — гликоген и хитин. Дисахарид лактоза служит источником энергии для детёнышей млекопитающих. Некоторые взрослые люди не могут пить молоко из-за отсутствия фермента лактаздегидрогеназы, расщепляющего лактозу.

Лабораторный практикум

6. Хорошо известная вам качественная реакция на крахмал — так называемая иодкрахмальная реакция. Её используют очень широко, в частности для определения качества колбасных изделий. Недобросовестные производители могут добавлять в колбасу крахмал, так как он удерживает воду и увеличивает таким образом массу изделия. Для обнаружения крахмала в колбасе можно капнуть раствор иода на срез колбасы. А можно мелкие кусочки колбасы опустить в пробирку с водой, встряхнуть и через некоторое время добавить в пробирку несколько капель раствора иода. Если появится синее окрашивание, то в продукт был добавлен крахмал.

7. Выполните качественные реакции на углеводы («Практикум», задание II из работы 1 «Обнаружение белков, углеводов, липидов и витаминов в биологических объектах»).

§6

Липиды

- Масла • Животные жиры • Фосфолипиды • Холестерол • Воски
- Гликолипиды • Липопротеиды

СТРОЕНИЕ ЛИПИДОВ. Под термином **липиды** (от греч. *lipos* — жир) подразумевают жиры и жироподобные вещества. Липиды — органические соединения с различной структурой, но общими свойствами (классификация липидов по химическому строению приведена в таблице 2). Как правило, они нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях: эфире, бензине, хлороформе и др. Липиды очень широко представлены в живой природе и играют чрезвычайно важную роль в строении и функционировании клетки и организма в целом.

Таблица 2

Липиды

Жирные кислоты Жирные спирты	Глицеролсодержащие липиды: <ul style="list-style-type: none"> • нейтральные жиры • фосфолипиды 	Липиды, не содержащие глицерол: <ul style="list-style-type: none"> • сфинголипиды • воски • стероиды
---------------------------------	--	---

ЖИРЫ. Содержание жира в клетках составляет 5—15% от сухой массы. Существуют, однако, клетки, содержание жира в которых достигает почти 90% от сухой массы. Такие наполненные жиром клетки имеются в жировой ткани. По химической структуре жиры представляют собой сложные эфиры трёхатомного спирта *глицерола* (глицерина) и высших жирных кислот, где R_1 , R_2 , R_3 — углеводородные радикалы жирных кислот, чаще всего пальмитиновой $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$, стеариновой $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$ и олеиновой $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$.

Все жирные кислоты делят на две группы: *насыщенные*, т. е. не содержащие двойных связей, и *ненасыщенные*, или *непредельные*, содержащие двойные связи. Из приведённых выше формул видно, что к насыщенным кислотам принадлежат пальмитиновая и стеариновая кислоты, а к ненасыщенным — олеиновая. Свойства жиров определяются качественным составом жирных кислот и их количественным соотношением. **Растительные жиры**, или **масла**, богаты непредельными жирными кислотами, поэтому они являются легкоплавкими — жидкими при комнатной температуре. Например, оливковое масло содержит до 80% олеиновой кислоты. **Животные жиры** при комнатной температуре твёрдые, так как содержат главным образом насыщенные жирные кислоты. Например, говяжье сало содержит более 50% насыщенных пальмитиновой и стеариновой кислот.

ФОСФОЛИПИДЫ. Важнейшими жироподобными веществами являются **фосфолипиды**, в состав которых, помимо жирных кислот, входит остаток фосфорной кислоты. Фосфолипиды — основные компоненты мембран клеток.

На примере жиров и фосфолипидов можно выявить некоторые общие структурные особенности липидов, обуславливающие выполнение ими специфических биологических функций. Так, из формулы жира видно, что его молекула, с одной стороны, содержит остаток глицерола — вещества, растворимого в воде, а с другой стороны — остатки жирных кислот, углеводородные цепочки которых практически нерастворимы в воде. При нанесении капли жира на поверхность воды в сторону воды обращается гидрофильная глицероловая часть молекулы жира, а из воды «торчат» вверх гидрофобные цепочки жирных кислот. По тому же принципу построены и молекулы фосфолипидов, но, в отличие от жиров, гидрофильная часть молекулы у фосфолипидов (её называют головкой) гораздо более полярна (рис. 13). Это повышает сродство фосфолипидов к воде

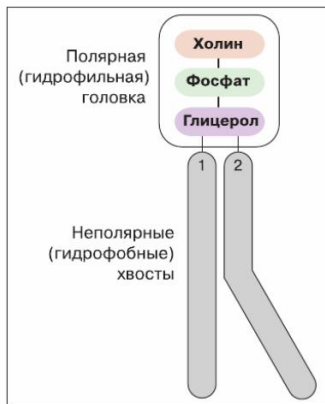
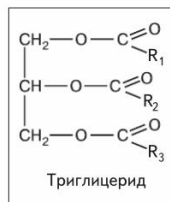


Рис. 13. Схема строения молекулы фосфолипиды фосфатидилхолина: 1 — насыщенная жирная кислота; 2 — ненасыщенная жирная кислота



и позволяет им образовывать в водной среде двойные слои молекул, в которых гидрофильные головки обращены в сторону воды, а гидрофобные хвосты обращены друг к другу и не контактируют с водой. Именно двойной слой фосфолипидов служит основой клеточных мембран. Он препятствует смешиванию содержимого клетки с окружающей средой (см. рис. 18).

ЛИПИДЫ, СВЯЗАННЫЕ С ВЕЩЕСТВАМИ ДРУГИХ КЛАССОВ. Большое значение в жизнедеятельности клетки и организма имеют и такие сложные соединения, как **гликолипиды**, состоящие из углеводов и липидов. Особенно их много в составе ткани мозга и нервных волокон.

Соединения различных белков с липидами — **липопротеиды** подразделяют на свободные, или растворимые в воде (липопротеиды плазмы крови, молока, транспортирующие гидрофобные липиды), и нерастворимые, выполняющие структурные функции (липопротеиды мембран клетки, миелиновой оболочки нервных волокон).

К липидам относится и **холестерол** (холестерин), участвующий в образовании клеточной мембраны. Он повышает устойчивость мембраны к изменению температуры, увеличивая её жёсткость.

ФУНКЦИИ ЛИПИДОВ. Структурная функция. Фосфолипиды являются основным структурным компонентом мембран всех клеток.

Энергетическая функция. Липиды обеспечивают 25—30% всей энергии, необходимой организму. При полном окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии, что примерно в 2 раза больше по сравнению с углеводами или белками.

Функция запасаания питательных веществ. Жиры являются своего рода энергетическими консервами. Жировыми депо могут быть и капли жира внутри клетки, и жировое тело у насекомых, и подкожная клетчатка, в которой сосредоточены жировые клетки — липоциты у человека.

Функция терморегуляции. Жиры плохо проводят тепло. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных огромные скопления. Например, у кита слой подкожного жира достигает 1 м. Это позволяет теплокровному животному жить в холодной воде полярного океана. Толстый слой подкожного жира моржей, тюленей, пингвинов не только депо жира, но и надёжно защищающий от холода «гидрокостюм».

У многих млекопитающих, в том числе у человека, существует специальная жировая ткань, играющая в основном роль терморегулятора, своеобразного биологического обогревателя. Эту ткань называют *бурым жиром*. Она имеет бурый цвет из-за находящихся в ней железосодержащих белков. В этой ткани производится тепловая энергия, имеющая для млекопитающих большое значение в условиях жизни при низких температурах.

Жиры выполняют ещё множество различных функций в клетке и организме. Жир — поставщик так называемой *эндогенной воды*: при окислении 100 г жира выделяется 107 мл воды. Благодаря такой воде существуют многие пустынные животные, например песчанки, тушканчики, с этим связано и накопление жира в горбах у верблюда. Слой жира защищает нежные органы от ударов и сотрясений (например, околопочечная капсула, жировая подушка около глаза).

Жироподобные соединения — **воски**, представляющие собой сложные эфиры жирных кислот и высокомолекулярных одноатомных спиртов, покрывают

тонким слоем листья растений, не давая им намокать во время обильных дождей. У водоплавающих птиц и некоторых животных воски выделяются специальными железами и служат смазкой для перьев и волосяного покрова, придавая им гидрофобные свойства.

Многие липиды служат предшественниками в биосинтезе гормонов. Например, производными холестерина являются так называемые стероидные гормоны¹, в частности половые гормоны человека и животных *эстрадиол* (женский) и *тестостерон* (мужской), а также синтезирующиеся в коре надпочечников *кортизол* и *альдостерон* (эти гормоны регулируют метаболизм глюкозы и выведение солей).

Из ненасыщенных жирных кислот с большим количеством двойных связей (они являются незаменимыми и должны быть получены с пищей) в клетках человека и животных синтезируются такие регуляторные вещества, как *простагландины*. Они обладают широким спектром биологической активности: регулируют сокращение гладкой мускулатуры внутренних органов, поддерживают тонус сосудов, регулируют функции различных отделов мозга, например центра терморегуляции. Повышение температуры при ряде заболеваний связано с усилением синтеза простагландинов и возбуждением центра терморегуляции. Некоторые противовоспалительные препараты (например, аспирин) тормозят синтез простагландинов и таким образом понижают температуру тела.

Вопросы и упражнения

1. В чём особенности строения и свойств молекул фосфолипидов и как эти особенности определяют их наиболее важные биологические функции?
2. Какую роль могли сыграть липиды в появлении клетки в процессе эволюции?
3. Сопоставьте регуляторную функцию липидов и белков.
4. Сопоставьте защитные функции липидов и углеводов.

Поиск, анализ и переработка информации

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Ожирение. Причины и следствия».

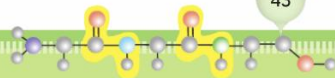
Планирование эксперимента

6. Лецитин, входящий в состав желтка куриного яйца, относится к фосфолипидам. Он не растворяется в воде и ацетоне, но растворяется в тёплом этиловом спирте. Исходя из этого, предположите, каким образом можно обнаружить лецитин в сыром желтке.

Лабораторный практикум

7. Выполните задание III «Обнаружение липидов» из работы 1 «Обнаружение белков, углеводов, липидов и витаминов в биологических объектах» («Практикум»).

¹ Стероидные гормоны (как и холестерол) — это производные полициклического углеводорода стерана, поэтому их называют стероидными.

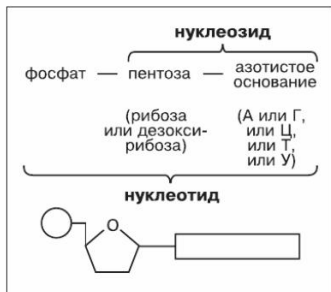


§7

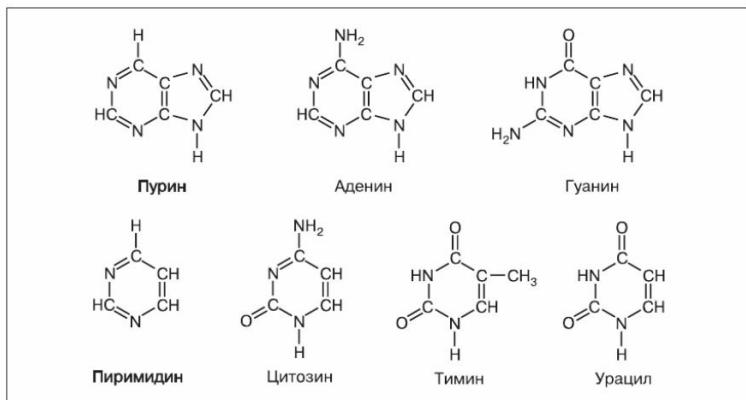
Нуклеиновые кислоты. АТФ

- ДНК • РНК • Азотистые основания • Нуклеозид • Нуклеотид
- Фосфодиэфирная связь • Принцип комплементарности • Правило Чаргаффа
- Рибозимы

Нуклеиновые кислоты — это биополимеры, обеспечивающие хранение, воспроизведение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах (см. § 15—19). В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов, различающиеся по составу, строению и функциям. Одна из них содержит углеводный компонент (моносахарид) дезоксирибозу (см. § 5) и названа **дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК)**. Другая содержит рибозу и названа **рибонуклеиновой кислотой (РНК)**.



КОМПОНЕНТЫ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ. При полном гидролизе молекулы нуклеиновых кислот расщепляются до гетероциклических азотсодержащих соединений (так называемых **азотистых оснований**), пятиуглеродного моносахарида (рибозы или дезоксирибозы) и фосфорной кислоты. При мягком гидролизе получают соединения, в которых моносахарид связан с азотистым основанием посредством атома азота. Подобные соединения получили название **нуклеозидов**.



Нуклеозиды, соединяясь с одной молекулой фосфорной кислоты, образуют более сложные вещества — **нуклеотиды**. Именно нуклеотиды служат мономерами ДНК и РНК.

NB

Нуклеиновые кислоты — это линейные нерегулярные полимеры нуклеотидов.

Из истории науки

Впервые нуклеиновые кислоты были описаны в 1868 г. швейцарским биохимиком Фридрихом Мишером (1844—1895). Из остатков клеток, содержащихся в гное, он выделил вещество, в состав которого входили азот и фосфор. Учёный назвал это вещество *нуклеином* (от лат. *nucleus* — ядро), полагая, что оно содержится лишь в ядрах клеток. Позднее небелковая часть этого вещества была названа *нуклеиновой кислотой*.

Каждый нуклеотид состоит из остатков азотистого основания (пуринового или пиримидинового), моносахарида (пентозы) и остатка фосфорной кислоты.

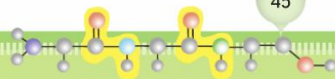
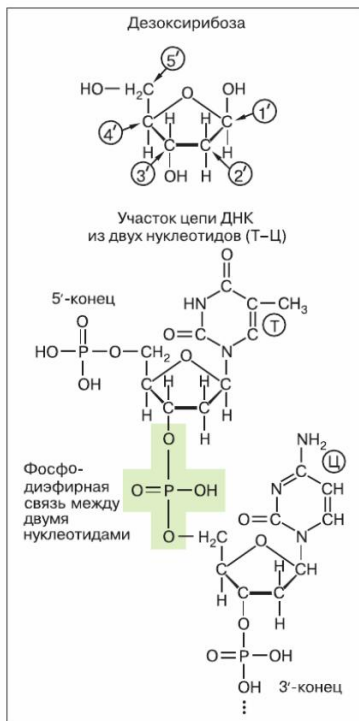
Пуриновые основания — производные пурина. Из них в состав нуклеиновых кислот входят *аденин* и *гуанин*.

Пиримидиновые основания, содержащиеся в нуклеиновых кислотах, — *цитозин* и *тимин* в ДНК, *цитозин* и *урацил* в РНК — это производные пиримидина.

Тимин отличается от урацила наличием метильной группы ($-\text{CH}_3$).

СТРОЕНИЕ МОЛЕКУЛЫ ДНК.
У всех живущих на Земле организмов ДНК представлена двухцепочечными спиральными молекулами. Исключение составляют одноцепочечные молекулы ДНК некоторых вирусов. У *фагов* — вирусов, поражающих бактериальные клетки, эти одноцепочечные ДНК всегда кольцевые.

Двухцепочечные ДНК бывают и кольцевые, и линейные. Бактерии содержат только кольцевые формы ДНК. У растений, грибов и животных имеются и линейные (в ядре клетки), и кольцевые (в хлоропластах и митохондриях) молекулы.



В состав молекулы ДНК входят десятки тысяч или миллионов *дезоксирибонуклеотидов*. Они связаны друг с другом через моносахарид и фосфорную кислоту: углеродный атом в 5'-положении остатка дезоксирибозы одного нуклеотида соединяется через фосфатную группу с углеродным атомом в 3'-положении соседнего нуклеотида. Такую связь называют **фосфодиэфирной связью** (см. рис. на с. 45).

NB

В молекулах нуклеиновых кислот цифрами со штрихами обозначают углеродные атомы в пятичленном моносахариде — рибозе или дезоксирибозе, цифрами без штрихов — углеродные атомы в азотистом основании.

Нуклеотиды расположены друг от друга на расстоянии 0,34 нм, а на один виток спирали их приходится 10. Диаметр молекулы ДНК составляет около 2 нм (рис. 14).

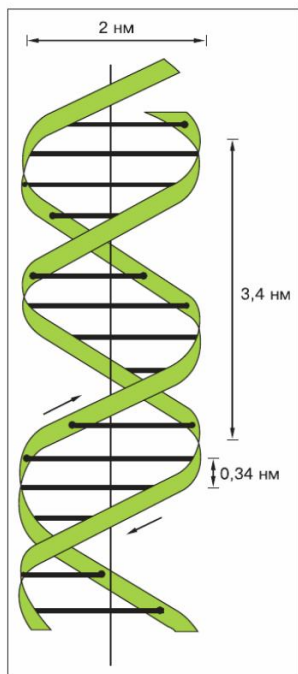


Рис. 14. Параметры двойной спирали ДНК

На периферии двухцепочечной молекулы ДНК находится сахарофосфатный остов, а в середине — пуриновые и пиримидиновые основания. Они ориентированы таким образом, что между основаниями противоположных цепей могут образовываться водородные связи. Пуриновое основание в одной цепи всегда связано водородными связями с противолежащим пиримидиновым основанием в другой цепи.

Такие пары оснований имеют одинаковый размер по всей длине молекулы. Не менее важно то, что *аденин может спариваться лишь с тимином, а гуанин только с цитозином*. При этом между аденином и тимином образуются две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три (рис. 15).

В каждой из цепей ДНК основания могут чередоваться всеми возможными способами. Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т–Ц–Г–Ц–А–Т), то благодаря специфичности спаривания (**принцип комплементарности**, т. е. дополнения) становится известной и последовательность оснований её партнёра — второй цепи (А–Г–Ц–Г–Т–А). Противолежащие последовательности и соответствующие полинуклеотидные цепи называют **комплементарными**. Хотя водородные связи, стабилизирующие пары оснований, относительно слабы, каждая молекула ДНК содержит так много пар, что в физиологических условиях (температура, рН) комплементарные цепи никогда самостоятельно не разделяются.

Напротив 5'-конца одной цепи находится 3'-конец комплементарной цепи. Такая ориентация цепей названа *антипараллельной* (см. рис. 15).

Число пуриновых оснований в ДНК всегда равно числу пиримидиновых, т. е. количество аденина равно количеству тимина, а количество гуанина — количеству цитозина. Эта закономерность получила название **правила Чаргаффа**.

ДНК является носителем наследственной, т. е. передаваемой от поколения к поколению, информации о признаках организма. Реализуется эта информация в виде молекул белков (а также других соединений, образующихся с помощью белков-ферментов).

Информация о строении этих молекул закодирована в участках ДНК, называемых *генами*. Во всех этапах реализации генетической информации (транскрипции и трансляции) принимают участие молекулы РНК (см. главу IV).

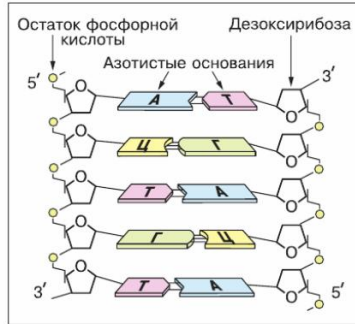


Рис. 15. Схема строения ДНК

Из истории науки

Модель Уотсона и Крика. В 1950 г. английский физик Морис Уилкинс (1916—2004) получил рентгенограмму ДНК. Она показала, что молекула ДНК имеет определённую вторичную структуру, расшифровка которой помогла бы понять механизм функционирования ДНК. Рентгенограммы, полученные на высокоочищенной ДНК, позволили Розалинде Франклин, коллеге Уилкинса, увидеть чёткий крестообразный рисунок — опознавательный знак двойной спирали (рис. 16). Из рентгеноструктурных данных, однако, было неясно, каким образом цепи удерживаются вместе в молекулах ДНК.

Картина полностью прояснилась в 1953 г., когда американский биолог Джеймс Уотсон (р. 1928) и английский физик Фрэнсис Крик (1916—2004), рассмотрев совокупность известных данных о строении ДНК, расшифровали её структуру и пришли к выводу, что молекула ДНК представляет собой двойную спираль. Уотсон и Крик предположили, что гены отличаются друг от друга чередованием пар нуклеотидов и наследственная информация закодирована в виде последовательности нуклеотидов. М. Уилкинс, Ф. Крик и Дж. Уотсон стали лауреатами Нобелевской премии по физиологии и медицине 1962 г. «за открытия, касающиеся молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живой материи».

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ МОЛЕКУЛ РНК. Молекула РНК также полимер, мономерами которого служат *рибонуклеотиды*. РНК представляет собой однопепчатую молекулу. Она построена таким же образом, как и одна из цепей ДНК. Нуклеотиды РНК очень похожи на нуклеотиды ДНК, хотя я и не тождественны им. Их тоже четыре, и они состоят из остатков азотистого основания,



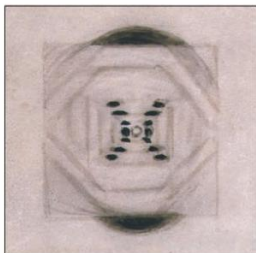


Рис. 16. Рентгеноструктурная фотография ДНК

В зависимости от выполняемых функций различают несколько видов РНК. В некоторых (не содержащих ДНК) вирусах функцию хранения генетической информации выполняет *геномная РНК* (гРНК). Геномную РНК содержат, например, вирус гриппа, вирус гепатита С, вирус иммунодефицита человека (ВИЧ). В некоторых вирусах растений гРНК состоит из двух комплементарных цепей.

Функция *матричных* (мРНК), или *информационных*, РНК (иРНК) состоит в переносе информации о первичной структуре белка от ДНК к месту синтеза белка в рибосомах (см. § 16). На долю мРНК приходится менее 1% от общего содержания РНК в клетке.

Более 90% от общего содержания РНК в клетке приходится на долю *рибосомных РНК* (рРНК). Они составляют структурную основу рибосом (см. § 17), принимают участие и в правильной установке мРНК относительно рибосом, и в самом процессе образования пептидной связи в синтезирующемся белке (проявляют каталитическую активность).

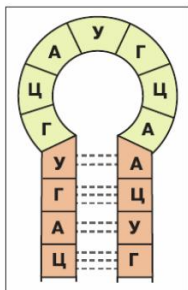


Рис. 17. Шпилька, образованная палиндромной последовательностью, с петлёй

пентозы и фосфорной кислоты. Три азотистых основания совершенно такие же, как в ДНК: А, Г и Ц. Однако вместо тимина (Т) у ДНК в РНК присутствует близкое по строению пиримидиновое основание — урацил (У). Основное различие между ДНК и РНК — это характер углевода: в нуклеотидах ДНК моносахарид — дезоксирибоза, а в РНК — рибоза. Фосфодиэфирная связь между нуклеотидами осуществляется, как и в ДНК, через моносахарид и остаток фосфорной кислоты.

В отличие от ДНК, содержание которой в клетках определённых организмов постоянно, содержание РНК в них колеблется. Оно заметно выше там, где происходит интенсивный синтез белка.

Транспортные РНК (тРНК) доставляют аминокислоты к месту синтеза белка (см. § 17); содержание тРНК в клетке составляет около 10%.

В конце XX в. были открыты РНК, участвующие в регуляции активности генов в ходе индивидуального развития, — так называемые *регуляторные РНК*. В настоящее время известно несколько видов регуляторных РНК, различающихся длиной молекулы, механизмом действия, локализацией в клетке и др. Они участвуют в регуляции всех этапов реализации генетической информации, начиная с образования матричных РНК и заканчивая определением времени включения и выключения генов в разных тканях и органах. Особые малые РНК защищают клетки растений (и других организмов, у которых нет иммунной системы) от вирусов. Учёные предполагают, что нет ни одного важного процесса в организмах, в управлении которыми не принимали бы участия регуляторные РНК.

Осуществлять такие разнообразные функции молекулам РНК помогает разнообразие их вторичных и третичных структур. Вторичную структуру в форме двойных спиралей имеют геномные РНК некоторых вирусов растений. Остальные виды РНК состоят из одной цепочки, которая может быть сложена в так называемые *шпильки*. Шпильки образуются за счёт того, что в разных местах молекулы существуют взаимно комплементарные антипараллельно направленные участки — так называемые *палиндромы*. В лингвистике палиндромами называют «зеркальные» слова или фразы, которые одинаково читаются как слева направо, так и справа налево, например:

ШАЛАШ
НЕ ГНИ ПАПИН ГЕН

Отличие палиндромов в нуклеиновых кислотах от имеющих в русском языке в том, что в «зеркале» отражаются не те нуклеотиды, которые стоят перед «зеркалом», а комплементарные им. Нуклеотиды палиндромных последовательностей соединяются друг с другом водородными связями. Участки цепи, где нет комплементарных последовательностей, образуют одноцепочечный участок — петлю (рис. 17).

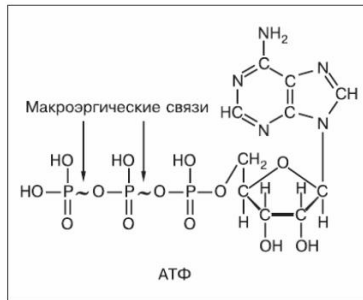
Некоторые виды РНК (все тРНК и рРНК) образуют и третичную структуру. Сложную третичную структуру имеют также РНК, обладающие каталитической активностью. Такие РНК, названные **рибозимами** (от слов **рибонуклеиновая кислота** и **энзим**), по-видимому, возникли на заре существования жизни. Теперь каталитическую функцию выполняют в основном белки. Но и сейчас некоторые важные процессы обеспечиваются рибозимами. Например, рибозимом является одна из рРНК, катализирующая образование пептидной связи в ходе синтеза белка.

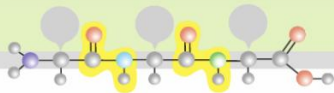
АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНАЯ КИСЛОТА. В состав всех РНК входит аденозинмонофосфорная кислота (АМФ). Как любой нуклеотид, АМФ состоит из остатков азотистого основания (аденина), пентозы (рибозы) и фосфорной кислоты (H_3PO_4). При присоединении ещё двух молекул фосфорной кислоты АМФ превращается в **аденозинтрифосфорную кислоту** — **АТФ**. Этот нуклеозидтрифосфат играет ключевую роль в энергетике клетки.

Под действием фермента АТФазы остатки фосфорной кислоты могут отщепляться от молекулы АТФ. При отщеплении одной молекулы фосфорной кислоты АТФ превращается в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту), а если отщепляются две молекулы фосфорной кислоты, АТФ превращается в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту):



Реакция отщепления одной молекулы фосфорной кислоты сопровожда-





ется высвобождением энергии (около 30 кДж/моль). Для того чтобы подчеркнуть высокую энергетическую «стоимость» фосфорно-кислородных связей в АТФ, их принято обозначать знаком «~» и называть **макроэргическими связями**. В молекуле АТФ имеются две макроэргические связи.

В реакциях АТФ, как правило, теряет одну молекулу фосфорной кислоты и превращается в АДФ. А далее АДФ может присоединить остаток фосфорной кислоты с поглощением 30 кДж/моль, восстановив запас энергии. Синтез АТФ происходит в митохондриях и хлоропластах.

Вопросы и упражнения

1. Почему в составе ДНК имеет место строгое соотношение количеств азотистых оснований?
2. На чём основана огромная информационная ёмкость ДНК? (Например, в ДНК млекопитающих содержится 4—6 млрд бит информации, что соответствует библиотеке в 1,5—2 тыс. томов.) Как эта функция отражена в строении?

Задачи

3. Известно, что содержание аденина в ДНК некоего вида животных равно 15%. Определите процентное содержание остальных азотистых оснований.
4. При определении нуклеотидного состава носителя генетической информации одного из вирусов обнаружили, что в него входит 18% цитозина и 12% тимина. Что можно сказать о строении этой нуклеиновой кислоты?
5. Обнаружено, что в геноме неизвестного вируса содержится 28% урацила и 13% гуанина. Что можно сказать о строении генома этого вируса?

Лабораторный практикум

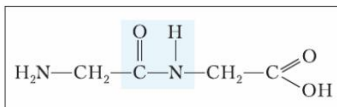
6. Выполните работу 2 «Выделение дезоксирибонуклеопротеида из ткани печени. Качественная реакция на ДНК» («Практикум»).



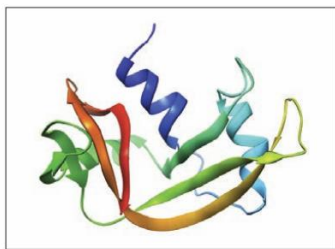
ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

1. Жизнь на Земле зародилась в воде, в водной среде протекают все внутриклеточные процессы. Объясните, какие свойства воды обусловили её незаменимость для живых организмов.
2. Один искусственно синтезированный олигопептид состоит из 20 остатков лизина, а другой — из 20 остатков метионина. Какой олигопептид будет лучше растворим при $\text{pH} = 7,0$? Ответ обоснуйте.
3. Один искусственно синтезированный олигопептид состоит из 20 остатков глицина, а другой — из 20 остатков глутаминовой кислоты. Какой олигопептид будет лучше растворим при $\text{pH} = 7,0$? Ответ обоснуйте.
4. Ферменты слюны активны в ротовой полости, но теряют свою активность в желудке. Объясните, с чем это связано.
5. Пепсин — фермент, расщепляющий белки в кислой среде желудка. Объясните, почему при попадании в двенадцатиперстную кишку он теряет свою активность.

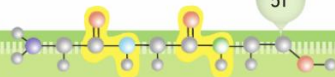
6. Нормальной температурой тела для человека считается 36,6—36,9 °С. Почему опасно повышение температуры тела свыше 40 °С? Ответ обоснуйте.
7. Назовите химическую связь, обозначенную на рисунке голубым фоном. Для каких биополимеров характерны такие связи?

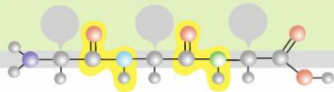


8. Какую функцию выполняют липиды в клеточных мембранах? Укажите, какие липиды обеспечивают пластичность мембраны, а какой липид — её жёсткость.
9. Назовите структуру белковой молекулы, изображённую на рисунке. Какие взаимодействия и химические связи участвуют в поддержании этой структуры? Назовите не менее трёх.



10. Подавляющее большинство всех природных белков состоит только из *L*-аминокислот. Однако некоторые белковые токсины и антибиотики включают в себя *D*-аминокислоты. Объясните, почему *D*-аминокислоты входят в состав именно таких белков.
11. В одной молекуле ДНК нуклеотиды с тиминим (Т) составляют 24% от общего числа нуклеотидов. Определите количество (в%) нуклеотидов с гуанином (Г), аденином (А), цитозиним (Ц) в этой молекуле.
12. Молекула мРНК является копией участка одной из цепей ДНК. Чем строение молекулы ДНК отличается от строения молекулы мРНК?
13. Полисахариды крахмал, гликоген и целлюлоза состоят из одного и того же мономера, но по-разному ведут себя в воде. В чём заключаются эти различия? Предложите гипотезу, объясняющую, чем это может быть обусловлено.
14. В результате мутации в одном из белков термофильной бактерии, живущей в гидротермальном источнике, произошла замена аминокислоты цистеина на аминокислоту тирозин. Объясните, к каким последствиям это может привести.
15. Некоторые ионы металлов приводят к необратимой денатурации белков. Объясните, на какие связи, обуславливающие третичную структуру белка, действуют эти ионы.





ГЛАВА II. клеточные структуры и их функции

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить строение и функции:

- липидов;
- олиго- и полисахаридов;
- белков;
- нуклеиновых кислот.

Изучив эту главу, вы сможете:

- понимать организацию биологической мембраны и различать виды транспорта веществ через неё;
- характеризовать процессы эндо- и экзоцитоза;
- устанавливать связь между строением и функциями мембранных и немембранных оргanelл клетки.

§ 8

Биологические мембраны. Функции плазмалеммы

- Плазмалемма • Цитоплазма • Цитозоль • Текучесть мембран • Мембранный транспорт: диффузия, облегчённый транспорт, активный транспорт
- Клеточный гомеостаз • Белки-переносчики • Каналообразующие белки
- Экзоцитоз • Эндоцитоз • Нейромедиаторы • цАМФ • Клеточная стенка
- Муреин

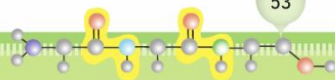
Обязательным компонентом любой клетки является плазматическая мембрана, или **плазмалемма** (от греч. *lemma* — оболочка), отделяющая её от внешней среды. Всё содержимое клетки, за исключением ядра, носит название **цитоплазмы**. Она включает вязкую жидкость — **цитозоль** (или *гялоплазму*), мембранные и немембранные компоненты.

К **мембранным компонентам** клетки относят такие органеллы, как плазмалемма, ядро, органеллы, составляющие вакуолярную (эндомембранную) систему (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, вакуоли), а также митохондрии и пластиды. К **немембранным компонентам** относят хромосомы, рибосомы, клеточный центр и центриоли, реснички и жгутики, микрофиламенты, микротрубочки, промежуточные филаменты, а также клеточные включения — временные образования в форме капель, гра- нул или кристаллов.

СТРОЕНИЕ МЕМБРАН. Для того чтобы понять функционирование каждой мембранной органеллы, необходимо познакомиться с принципиальным строением биологической мембраны. В её основе лежит двойной слой липидов. В наибольшем количестве в мембранах присутствуют **фосфолипиды**. Это водонерастворимые органические молекулы, имеющие полярные головки и длинные неполярные углеводородные хвосты, представленные цепями жирных кислот. В их головках содержится отрицательно заряженный остаток фосфорной кислоты.

В зависимости от соотношения в фосфолипидах насыщенных и ненасыщенных жирных кислот изменяется состояние мембраны. Животные клетки имеют «жидкие» мембраны (консистенция оливкового масла), обладающие высокой **текучестью**, т. е. способностью молекул фосфолипидов к постоянному перемещению в слое. В них преобладают ненасыщенные жирные кислоты. Насыщенные жирные кислоты снижают текучесть, как и понижение температуры, и делают мембрану твёрже. Растения и бактерии способны при изменении температуры окружающей среды менять состав жирных кислот таким образом, чтобы физиологическое состояние мембраны оставалось жидким. Земноводные при понижении температуры впадают в анабиоз, пресмыкающиеся становятся вялыми. Млекопитающие и птицы, также неспособные менять состав фосфолипидов, поддерживают жидкое состояние мембраны благодаря теплокровности. Холестерин, встраиваясь между хвостами фосфолипидов, снижает текучесть мембраны и выступает в качестве регулятора при изменении температуры тела.

Мембранные белки, находящиеся в окружении быстро перемещающихся липидов, также постоянно находятся в движении. Некоторые из белков плазма



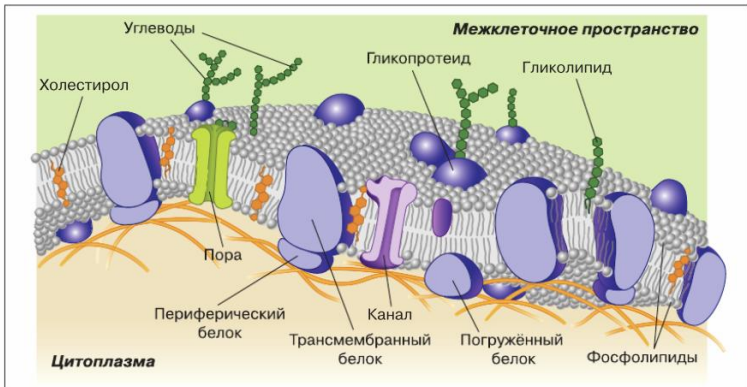


Рис. 18. Схема строения плазматической мембраны

леммы прикреплены к белковой сети, расположенной в цитозоле, и остаются в пределах локальных участков мембраны.

В двойном слое хвосты липидных молекул обращены друг к другу, а полярные головки остаются снаружи, образуя гидрофильные поверхности. К заряженным головкам благодаря *электростатическим взаимодействиям* присоединяются белки, называемые **периферическими мембранными белками**. Другие белковые молекулы могут быть погружены в слой липидов за счёт *гидрофобного взаимодействия* с их неполярными хвостами. Такие белки очень прочно связаны с цитоплазматической мембраной (интегрированы в неё); их называют **интегральными**. Интегральные белки могут быть погружены в мембрану на разную глубину, а могут пронизывать её насквозь (рис. 18); к некоторым из них присоединены периферические белки.

Многие **погружённые белки** мембран — ферменты. В плоскости мембраны они располагаются в определённом порядке, таким образом, чтобы продукт реакции, катализируемой первым ферментом, переходил ко второму и т. д., как по конвейеру, до конечного продукта биохимической цепи реакций. Периферические белки не позволяют молекулам ферментов изменить своё расположение в мембране. **Трансмембранные**, или **пронизывающие**, белки обеспечивают переход через мембрану воды, ионов и мелких полярных молекул.

МЕМБРАННЫЙ ТРАНСПОРТ. Все биологические мембраны обладают свойством *избирательной проницаемости*. Одни вещества они пропускают, для других служат барьером. Избирательная проницаемость плазмалеммы обеспечивает относительное постоянство состава внутренней среды клетки — **клеточный гомеостаз** (от греч. *homoios* — подобный и *stasis* — состояние).

Транспорт через любую биологическую мембрану осуществляется разными путями (рис. 19). Он может происходить как по *градиенту концентрации*, т. е. от большей концентрации веществ к меньшей, так и против него. Транспорт в вещества в сторону меньшей концентрации носит название *диффузии*.

Неполярные молекулы, такие, как O_2 , CO_2 , стероидные гормоны легко диффундируют через двойной слой липидов, непроницаемый для полярных и заряженных молекул. Для транспорта основного количества полярных молекул (H_2O , глицерол, мочевина), крупных незаряженных молекул и особенно ионов требуются **транспортные белки** — белки-переносчики (транспортёры) и каналобразующие белки. Это трансмембранные интегральные белки, обладающие строгой избирательностью.

Каналообразующие белки (каналы) переносят вещества по градиенту концентрации, и клетка контролирует их открывание и закрывание.

Так транспортируются вода (через трансмембранные белки аквапорины) и ионы.

Некоторые **белки-переносчики**, такие, как *пермеазы*, также перемещает вещества по градиенту концентрации: избирательно связываясь с молекулой на одной стороне мембраны, они меняют свою конформацию таким образом, что переносимое вещество оказывается на другой стороне мембраны. Так транспортируются крупные ионы, аминокислоты и моносахариды. Перенос веществ через мембрану по градиенту концентрации с помощью каналов и белков-переносчиков называют **облегчённым** или **пассивным транспортом** (рис. 20).

Перенос вещества против градиента концентрации идёт с затратой энергии; его называют **активным транспортом**. Его осуществляют белки-переносчики, называемые *насосами*. В настоящее время хорошо изучен активный транспорт ионов через так называемый натрий-калиевый насос.

Натрий-калиевый насос представляет собой трансмембранный белок-фермент, который расщепляет АТФ, — Na^+/K^+ -зависимую АТФазу. Этот фермент обеспечивает поддержание постоянных концентраций ионов Na^+ и K^+ в цитозоле животных клеток. Он активируется при повышении концентрации ионов натрия внутри клетки или ионов калия в наружной среде. Во время его работы

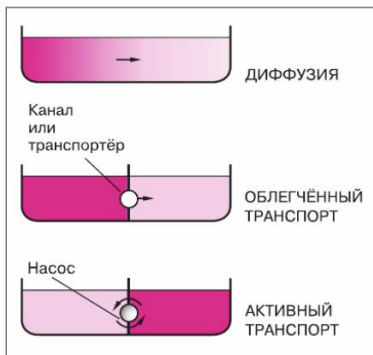


Рис. 19. Типы молекулярного транспорта

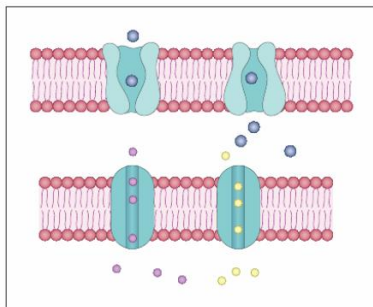
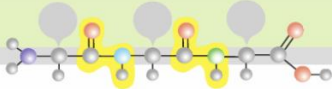


Рис. 20. Пассивный транспорт веществ через плазмалемму: с помощью белков-переносчиков (вверху); с помощью каналобразующих белков (внизу). Градиент переносимого веществ направлен снизу вверх



происходит перенос трёх катионов Na^+ из клетки на каждые два катиона K^+ в клетку против градиента концентрации. Эта работа сопровождается накоплением на мембране разности электрических потенциалов. При этом расщепляется АТФ, выделяя энергию.

Разберём цикл работы Na^+/K^+ -зависимой АТФазы. Начнём с того момента, когда определённая конформация АТФазы, соединённой с молекулой АТФ, способствует связыванию ферментом трёх ионов Na^+ из цитозоля. Затем происходит гидролиз АТФ (от неё отщепляется АДФ), что приводит к изменению конформации АТФазы, и канал, в который входили ионы Na^+ со стороны цитозоля, закрывается, но открывается канал на внешнюю сторону плазмалеммы. Ионы Na^+ покидают АТФазу, их место занимают два иона K^+ , и канал с внешней стороны плазмалеммы закрывается. К АТФазе присоединяется молекула АТФ — канал в цитозоль открывается — ионы K^+ выходят в цитозоль, и их место занимают ионы Na^+ .

NB

Более 30% всех молекул АТФ расходуется животной клеткой на перекачивание натрия и калия. От разности потенциалов на двух сторонах плазмалеммы зависит нормальное функционирование клетки и организма в целом.

Натрий-калиевый насос — пример *первичного активного транспорта*. Движущей силой *вторичного активного транспорта* служит созданный первичным электрохимический градиент ионов Na^+ , которые устремляются в клетку по своим переносчикам. Энергия градиента Na^+ обеспечивает *вторичный активный транспорт* вещества или иона, который перемещается вместе с Na^+ через тот же переносчик либо в одном с ним направлении (совместный транспорт, или *симпорт*), либо в противоположном (*антипорт*). Симпортом с Na^+ входит в клетки кишечного эпителия глюкоза из кишечного тракта, антипортом с ионами Na^+ выводятся из клетки ионы Ca^{2+} .

ЭНДОЦИТОЗ И ЭКЗОЦИТОЗ. Крупные молекулы биополимеров транспортируются внутрь клетки в результате **эндоцитоза**. Эндоцитоз по дразделяют на фагоцитоз и пиноцитоз. Эти процессы связаны с деятельностью плазмалеммы.

Фагоцитоз (от греч. *phagos* — пожирать и *kytos* — клетка) — захват и поглощение клеткой крупных частиц (иногда даже целых клеток и их частей). Это явление впервые описал в 1883 г. выдающийся русский учёный Илья Ильич Мечников. Фагоцитоз распространён очень широко. Он играет чрезвычайно важную роль во внутриклеточном пищеварении у простейших и низших беспозвоночных. У высших животных и человека фагоциты имеют на плазмалемме множество рецепторов, которые служат для распознавания чужеродных веществ, бактерий и вирусов. Взаимодействие рецепторов с этими агентами запускает процесс фагоцитоза и их уничтожения (рис. 21) (см. § 30).

Пиноцитоз (от греч. *pino* — пить) — процесс захвата и поглощения капелек жидкости с растворёнными в ней веществами. Фагоцитоз и пиноцитоз протекают очень сходно, поэтому эти понятия отражают в основном различие в составе объёмов поглощённых веществ. Общее для них то, что поглощаемые вещества на поверхности клетки окружаются мембраной, образуя вакуоль (фагоцитозный или пиноцитозный пузырьёк), которая перемещается внутрь клетки.

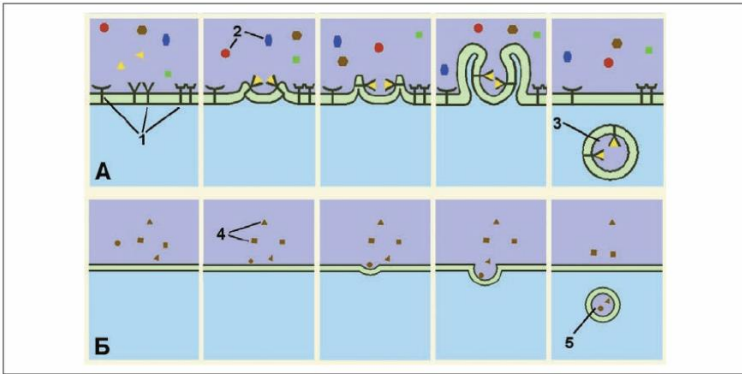


Рис. 21. Захват клеткой твёрдых частиц (А) и жидкости (Б):

1 — рецепторы на мембране клетки; 2 — твёрдые частицы; 3 — фагоцитозная вакуоль; 4 — растворённые молекулы; 5 — пиноцитозный пузырёк

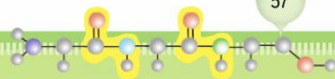
NB

Фагоцитоз и пиноцитоз связаны с затратой энергии; прекращение синтеза АТФ клеткой полностью их тормозит.

Плазматическая мембрана принимает участие и в выведении веществ из клетки, это происходит в процессе **экзоцитоза**. Так выводятся гормоны, полисахариды, белки, гликопротеиды, протеогликаны и другие соединения, производимые клеткой на экспорт. Они заключаются в пузырьки, ограниченные мембраной, и подходят к плазмалемме. Обе мембраны сливаются, и содержимое пузырька выводится в среду, окружающую клетку. Экзоцитоз также нуждается в энергии АТФ.

Экзоцитозом осуществляется и выход в синаптическую щель между нервными клетками **нейромедиаторов**. Эти мелкие молекулы (пептиды, производные аминокислот и др.), хранящиеся в мембранных пузырьках, высвобождаются при изменении электрического потенциала нервной клетки (при поступлении в неё нервного импульса). Быстро диффундируя через щель, молекулы нейромедиаторов связываются с рецепторами соседней клетки и открывают каналы для поступления в неё ионов Na^+ . Это приводит к изменению мембранного потенциала и возникновению электрического сигнала. Одни из важнейших нейромедиаторов — норадреналин и ацетилхолин (см. § 29).

РЕЦЕПТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ПЛАЗМАЛЕММЫ. Эта функция связана с локализацией на плазматической мембране различных **белков-рецепторов**, связанных со специфическим узнаванием химических или физических факторов (см. § 4). Многие пронизывающие белки представляют собой гликопротеиды — с наружной стороны клетки их молекулы содержат ковалентно присоединённые олиго- или полисахаридные цепочки. Часть таких гликопротеидов, покрывающих клетку «лесом» молекулярных антенн, играет роль рецепторов гормонов.



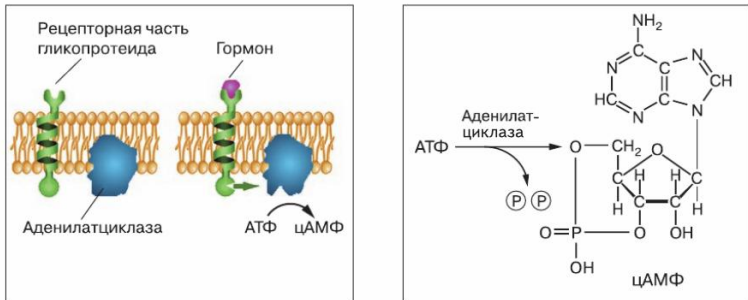


Рис. 22. Схема работы аденилатциклазной системы

Когда определённый гормон связывается со «своим» рецептором, он изменяет его конформацию, что приводит к запуску клеточного ответа. Так, в плазмалемму клетки, имеющей рецепторы к инсулину, под действием этого гормона встраивается переносчик глюкозы, и глюкоза попадает внутрь по механизму облегчённого транспорта.

Клеточная поверхность обладает большим набором рецепторов, делающих возможными специфические реакции с различными агентами.

NB

Роль клеточных рецепторов заключается в приёме и передаче сигналов внутрь клетки.

АДЕНИЛАТЦИКЛАЗНАЯ СИСТЕМА. В настоящее время хорошо изучен механизм передачи сигнала клеткам с помощью некоторых гормонов. Попробуем разобраться в этом процессе на примере действия на рецепторы гормона стресса *адреналина* (рис. 22). Адреналиновый рецептор представляет собой гликопротеид, пронизывающий плазмалемму. В момент связывания гормона с рецепторной частью этой сложной молекулы происходит активация фермента *аденилатциклазы*, представляющего собой погружённый в плазмалемму белок. Его активный центр находится на внутренней стороне мембраны. Функция этого фермента заключается в том, что он катализирует образование **циклической аденозинмонофосфорной кислоты (цАМФ)**, которая, в свою очередь, может регулировать скорость различных внутриклеточных процессов, вызывая активацию или подавление (ингибирование) тех или иных ферментов клеточного метаболизма (обмена веществ).

Рецептор не только передаёт сигнал внутрь клетки, но и многократно усиливает его. Взаимодействая с одной молекулой гормона достаточно, чтобы в клетке синтезировались сотни молекул цАМФ. В мышечных клетках усиливается расщепление гликогена и подавляется обратная реакция — его синтез. В результате резко увеличивается количество глюкозы, что необходимо для быстрой выработки энергии в ответ на стресс. При этом учащается сердцебиение и увеличивается поглощение кислорода, необходимого для окисления глюкозы.

Олиго- и полисахаридные цепочки, ковалентно связанные с белками (гликопротеиды) и липидами (гликолипиды), образуют *глико калекс* — надмембранный комплекс бактериальных и животных клеток. В тех тканях, где клетки плотно прилегают друг к другу, например в эпителии или в мышцах, формируются межклеточные контакты. Так, *десмосомы* представляют собой площадки диаметром 0,5 мкм на границе соседних клеток, «прошитые» трансмембранными белками (кератиновыми филаментами в эпителиальных клетках) (см. рис. 29).

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА. У растений и грибов, в отличие от животных, почти все клетки имеют клеточную стенку, лежащую снаружи от плазмалеммы (рис. 23). Главный компонент клеточных стенок растений — целлюлоза. Жёсткий каркас растения, составленный из клеточных стенок, во многих местах пронизан каналами — *плазмодесмами*, по которым цитоплазма одной клетки соединяется с цитоплазмой соседних клеток. У грибов клеточные стенки образованы линейным полисахаридом хитином.

Большинство бактериальных клеток тоже окружены плотной клеточной стенкой из *муреина*, в состав которого входят длинные, параллельно расположенные гетерополисахаридные цепи, связанные между собой поперечными сшивками из коротких полипептидов, — так называемые *пептидогликаны*.

Все представители другого царства прокариот — археи, отличающиеся от истинных бактерий (эубактерий) по ряду молекулярно-генетических свойств, имеют клеточную стенку, но разной структуры. Метаногенные археи, живущие в кишечнике жвачных животных, строят клеточную стенку из аналогичного пептидогликану полимера — *псевдопептидогликана*. У ряда архей клеточная стенка состоит из толстого слоя сульфатированных полисахаридов, у других — из поверхностных белков.

Вопросы и упражнения

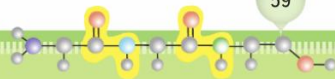
1. Составьте в тетради таблицу «Функции плазмалеммы».
2. В чём может выражаться участие мембран в передаче информации между клетками?
3. Как может помочь медицине знание строения биологической мембраны, механизмов её функционирования, понимание её роли в клетке и организме? Какие вы видите перспективы развития мембранологии? Что она может дать для практической деятельности человека?

Планируем эксперимент

4. Подумайте над тем, как создать относительно простые и поддающиеся контролю модельные системы, которые позволяют имитировать и исследовать реальные свойства мембран.

Лабораторный практикум

5. Познакомьтесь со свойствами биологических мембран, выполнив работу 7 «Физиологические свойства клеточной мембраны» («Практикум»).



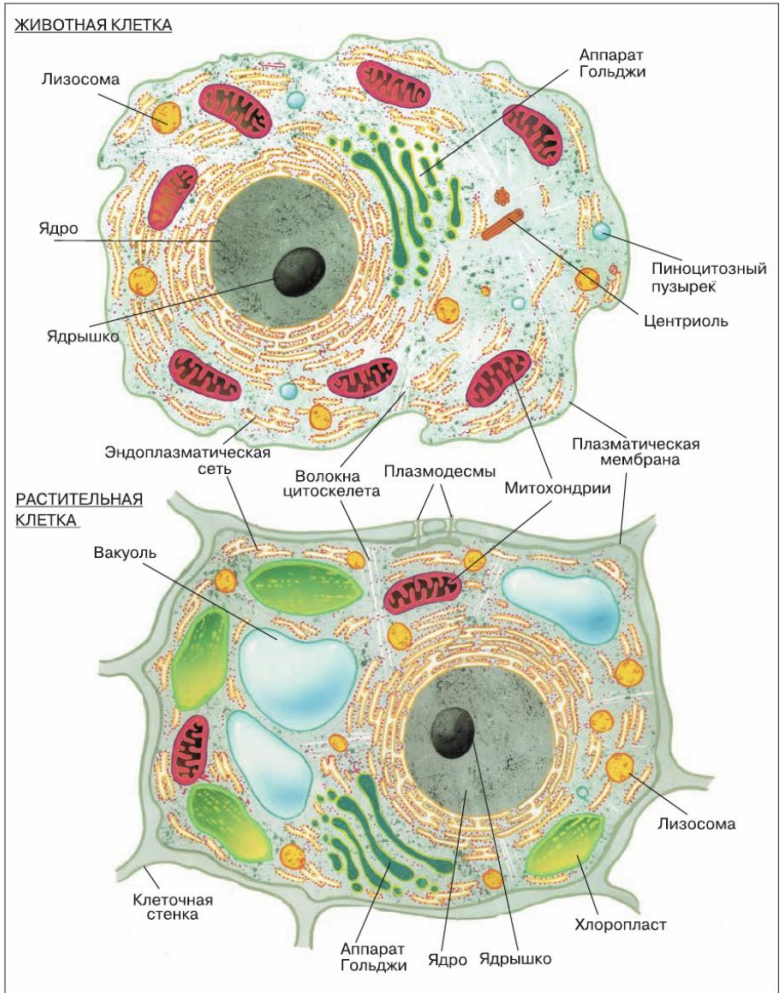


Рис. 23. Строение животной и растительной клеток

§ 9

Мембранные органеллы клетки

- Ядро • Гистоны • Ядерный матрикс • Кариоплазма • Вакуолярная система клетки • Эндоплазматическая сеть • Аппарат Гольджи • Лизосомы
- Пероксисомы • Вакуоли • Тургор • Митохондрии • Пластиды
- Теория симбиогенеза

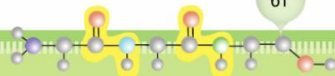
Мембранные органеллы клетки представляют собой отдельные или связанные друг с другом отсеки, содержимое которых отграничено мембраной от цитозоля.

ЯДРО. Самая крупная органелла эукариотической клетки — **ядро**; обычно оно имеет диаметр от 3 до 10 мкм. В ядре находятся молекулы ДНК, в которых хранится информация о признаках клетки и организма в целом. ДНК образуют комплексы с **гистонами** — белками, содержащими большое количество лизина и аргинина (аминокислот с положительно заряженными радикалами), и с негистоновыми белками. Такие комплексы — **хромосомы** — видны в световой микроскоп в период деления клетки. В неделящейся клетке хромосомы не видны. (Подробно о хромосомах вы читаете в § 19.)

Негистоновые белки, взаимодействующие с ДНК, могут в то же время соединяться друг с другом. В результате в ядре образуется сложная белковая сеть, которая перестраивается при изменении функции ядра: одни белки исчезают, другие появляются.

Кроме ферментов и регуляторных белков, в эту сеть включены структурные белки, родственные промежуточным филаментам цитоплазмы (см. § 10). Большая их часть образует плотный слой под внутренней мембраной ядерной оболочки, а меньшая участвует в создании непрерывной сети внутри ядра. В зависимости от получаемых сигналов белки, входящие в сеть, соединяются или разъединяются. Внутряядерную белковую сеть вместе с подмембранным плотным слоем называют **ядерным матриксом**.

Содержимое ядра отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой, состоящей из двух близко расположенных друг к другу мембран. Каждая мембрана имеет толщину 8 нм, расстояние между ними около 30 нм. Через определённые интервалы обе мембраны сливаются друг с другом, образуя каналы диаметром 70 нм — **ядерные поры** (рис. 24). Число пор непостоянно, оно зависит от размеров ядра и его функциональной активности. Например, в крупных ядрах половых клеток может быть до 10^6 пор. Через поры происходит обмен различными веществами между ядром и цитоплазмой. Из ядра выходят молекулы мРНК и тРНК, участвующие в синтезе различных белков. В ядро поступают белки, взаимодействующие с молекулами ДНК. В ядре собираются субчастицы рибосом из рибосомных РНК, образующихся в ядре, и рибосомных белков, синтезирующихся в цитоплазме. Место сборки субчастиц рибосом под микроскопом выглядит как округлое тельце диаметром около 1 мкм. Его называют **ядрышкой**. В ядре может быть одно или несколько ядрышек. В электронный микроскоп в ядре можно увидеть большое количество гранул — это транзитные субчастицы рибосом, идущие из ядра в цитоплазму.



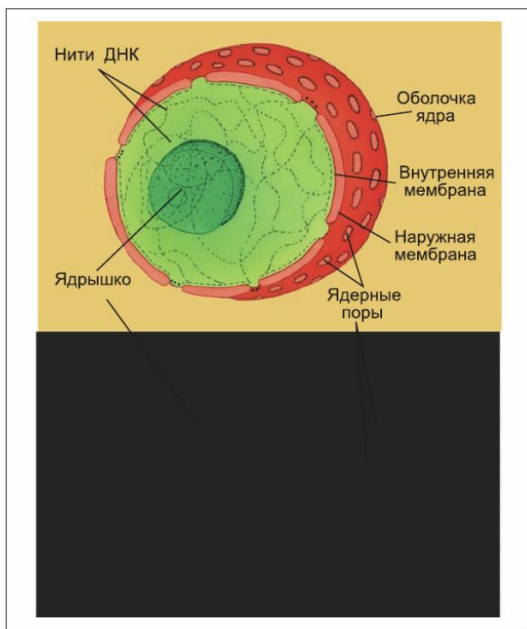


Рис. 24. Схема строения (вверху) и электронные микрофотографии ядра (с ядрышком) и ядерной оболочки, в которой видны поры

Ядерный сок, или **кариоплазма** (от греч. *karyon* — орех, ядро ореха), в виде бесструктурной массы окружает хромосомы. Вязкость кариоплазмы примерно такая же, как и гиалоплазмы, а кислотность выше. В ядерном соке содержатся различные белки и РНК. Некоторые такие белки представляют собой рецепторы, которые после связывания с лигандами (например, стероидными гормонами) меняют конформацию и начинают выполнять функцию транскрипционных факторов, регулирующих активность генов.

ВАКУОЛЯРНАЯ СИСТЕМА. Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — это система соединённых между собой канальцев и полостей различной формы и величины. Она образует непрерывную структуру с наружной ядерной мембраной, а полость ЭПС — единое пространство с межмембранным пространством ядра.

Так называемая *шероховатая* ЭПС выглядит как система полостей, наружная сторона которых покрыта рибосомами (рис. 25). Рибосомы — это немембранные органеллы, имеющие диаметр 20 нм. На рибосомах осуществляется синтез белков (см. § 17). Белки, синтезированные на связанных с ЭПС рибосомах, про-

ходят через мембрану внутрь полостей, от которых отпочковываются мелкие (20—30 нм) пузырьки, так называемые *транспортные везикулы*, доставляющие эти белки в аппарат Гольджи. Часть ЭПС, не содержащую прикрепленные рибосомы, называют *гладкой эндоплазматической сетью*. В мембранах гладкой ЭПС находятся ферменты синтеза и расщепления углеводов и липидов. Таким образом, ЭПС представляет собой структурно-функциональную систему, осуществляющую обмен и перемещение веществ внутри клетки.

Часть образуемых в клетке белков и углеводов поступает в органеллу, называемую **аппаратом (комплексом) Гольджи**. Аппарат Гольджи состоит из уплотнённых цистерн, уложенных в стопку, где происходит сортировка и упаковка поступивших макромолекул (рис. 26). Вещества, необходимые самой клетке, накапливаются в мелких мембранных пузырьках (50 нм), отпочковывающихся от полостей аппарата Гольджи, и разносятся по цитоплазме. Так, в аппарате Гольд-

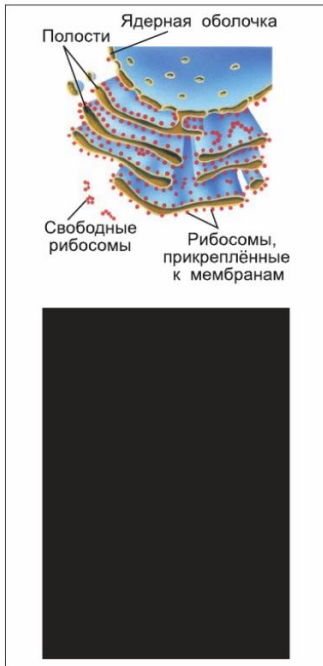


Рис. 25. Схема строения (вверху) и электронная микрофотография эндоплазматической сети

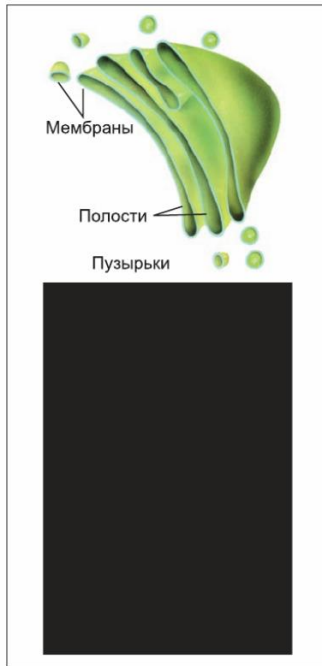
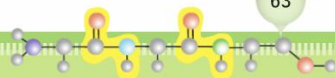


Рис. 26. Схема строения (вверху) и микрофотография аппарата Гольджи



жи синтезируются все полисахариды, необходимые для построения клеточной стенки растений и грибов, кроме целлюлозы. Здесь они упаковываются в мембранные пузырьки, которые доставляются к плазмалемме и опорожняются наружу при слиянии с ней. Вещества, произведённые клеткой «на экспорт», получают в аппарате Гольджи «удостоверение» в виде присоединённых к ним олиго- и полисахаридов и выводятся из клетки с помощью секреторных везикул. Наиболее крупные (до 10 мкм) комплексы Гольджи обнаружены в клетках жёлёз внутренней секреции. Здесь образуются гормоны, которые попадают в кровь путём экзоцитоза и разносятся ко всем клеткам тела. «Удостоверение», полученное в аппарате Гольджи, позволяет гормону дойти до адресата, а не быть уничтоженным за «контрабанду».

Ещё одна функция аппарата Гольджи — образование **лизосом**. Лизосомы — это мембранные пузырьки диаметром 0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты, способные расщеплять белки, углеводы, жиры и нуклеиновые кислоты. Все эти ферменты модифицируются путём присоединения к ним моносахарида маннозы при сортировке в полостях аппарата Гольджи. Это защищает их от дальнейших химических превращений и способствует концентрированию меченых таким образом белков в пузырьках, отделяемых от полостей. От самопереваривания лизосомы «спасаются» тем, что во внутреннем объёме значение pH неоптимальное для работы гидролитических ферментов.

Ферменты лизосом участвуют в расщеплении «старых» частей клетки, целых клеток и отдельных органов. Например, хвост головастика «растворяется» благодаря действию лизосом. Лизосомы участвуют и в фагоцитозе: образующийся фагоцитарный пузырёк сливается с лизосомой и гидролитические ферменты переваривают содержимое образующейся при таком слиянии *фагосомы*.

Окислительные реакции с участием кислорода протекают в мельчайших из мембранных органелл — **пероксисомах** (0,25—0,4 мкм). Они производят пероксид водорода, который используют для окисления ядовитых молекул, таких как фенолы, формальдегид, этанол. Избыток пероксида превращается в воду и молекулярный кислород с помощью фермента *каталазы*. Пероксисомы образуются при отщеплении мелких везикул от гладкой ЭПС, которые растут, наполняясь ферментами, синтезируемыми на свободных рибосомах в цитозоле.

Ядерная мембрана растёт за счёт перетекания мембраны ЭПС. Плазмалемма и мембраны аппарата Гольджи, лизосом, секреторных пузырьков растут за счёт мембран транспортных везикул.

Пиноцитозные пузырьки доставляют капли жидкости к **вакуолям** — мембранным органеллам, которые служат резервуарами воды и растворённых в ней соединений (см. рис. 23). В некоторых зрелых растительных и грибных клетках на долю вакуолей приходится до 90 % объёма. Они поставляют молекулы воды, необходимые для фотосинтеза в качестве строительного материала и для поддержания *тургорного давления*. **Тургор** (от лат. *turgor* — вздутие, наполнение) — напряжённое состояние клеточной оболочки, создаваемое гидростатическим давлением внутриклеточной жидкости. У растений это показатель насыщенности влагой. В животных клетках, не имеющих прочных клеточных стенок, тургор невысок, но благодаря ему ткани обладают упругостью. Животные клетки могут иметь временные вакуоли, занимающие не более 5 % их объёма.

Все одномембранные органеллы образуют единую **вакуолярную систему** клетки, отдельные компоненты которой могут переходить друг в друга при перестройке и изменении функций мембран.

МИТОХОНДРИИ. Эукариотические клетки содержат «энергетические станции» — **митохондрии**. Эти палочковидные, нитевидные или шаровидные органеллы диаметром около 1 мкм и длиной около 7 мкм имеют наружную гладкую мембрану и внутреннюю мембрану, образующую многочисленные складки — *кristы* (рис. 27). В кристы встроены ферменты, участвующие в преобразовании энергии питательных веществ, поступающих в клетку извне, в энергию молекул АТФ. АТФ — «универсальная валюта», которой клетки расплачиваются за все свои энергетические расходы. Складчатость внутренней мембраны увеличивает поверхность, на которой размещаются ферменты, синтезирующие АТФ. Количество крист в митохондрии и количество самих митохондрий в клетке тем больше, чем больше энергии тратит данная клетка. В летательных мышцах насекомых каждая клетка содержит несколько тысяч митохондрий. Меняется их количество и в процессе индивидуального развития (онтогенеза): в молодых эмбриональных клетках они более многочисленны, чем в клетках стареющих.

Внутреннее пространство митохондрий заполнено гомогенным раствором, называемым *матриксом*. Матрикс имеет более плотную консистенцию, чем окружающая митохондрию гиалоплазма. В матриксе находятся кольцевые молекулы ДНК, различные РНК, а также митохондриальные рибосомы, на которых синтезируются некоторые митохондриальные белки. Большая часть белков митохондрий синтезируется на свободных рибосомах в цитозоле и поступает в энергетические органеллы в готовом виде.

ПЛАСТИДЫ. В растительных клетках обязательно присутствуют **пластиды**. Эти мембранные органеллы в зависимости от окраски можно разделить на лейко-, хромо- и хлоропласты.

Бесцветные **лейкопласты** находятся в клетках неосвещённых частей растения. Их функция — синтез, хранение и гидролиз запасных веществ. В зависимости от запасаемого вещества выделяют *амилопласты* (накапливают крахмал, например в клетках клубней картофеля), *элайопласты* (запасают жиры в семенах) и *протеинопласты* (накапливают белки, например в семенах бобовых).

Хромопласты — цветные (не зелёные) пластиды, располагающиеся в клетках различных частей растения: в цветках, плодах, стеблях, листьях. Именно



Рис. 27. Электронная микрофотография (вверху) и схема строения митохондрии

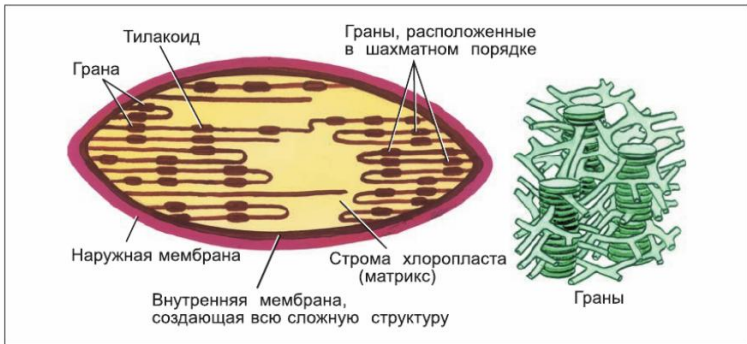


Рис. 28. Схема строения хлоропласта (слева) и его внутренняя структура

хромопласты обеспечивают жёлтую, красную, оранжевую окраску этих частей и создают зрительную приманку для животных, способствуя тем самым опылению цветков и распространению семян.

Зелёные **хлоропласты** способны переходить в хромопласты, поэтому осенью листья желтеют или краснеют, зелёные помидоры краснеют при созревании.

Основная функция хлоропластов — фотосинтез, т. е. синтез органических соединений за счёт энергии солнечного света, преобразованной в энергию молекул АТФ. Хлоропласты высших растений имеют размеры 5–10 мкм и по форме напоминают двояковыпуклую линзу. Под наружной гладкой мембраной располагается складчатая внутренняя мембрана. Между складками можно видеть пузырьки — *тилакоиды*, уложенные в стопку — *грану*. В каждом хлоропласте около 50 гран, расположенных в шахматном порядке (рис. 28). Такое расположение обеспечивает максимальную освещённость каждой граны.

В мембраны, формирующие тилакоиды, встроены пигменты, улавливающие солнечный свет, и ферменты, синтезирующие АТФ. В *строме* (внутри) хлоропластов находятся ферменты, синтезирующие органические соединения с использованием энергии АТФ. В клетке листа высших растений содержится около 40 хлоропластов.

ТЕОРИЯ СИМБИОГЕНЕЗА. Как митохондрии, так и хлоропласты содержат собственную ДНК и рибосомы. Они способны к автономному размножению, не зависящему от времени деления клетки. Размеры и форма митохондрий и хлоропластов, наличие в их матриксе кольцевых двухцепочечных ДНК и собственных рибосом указывают на сходство этих органелл с бактериальными клетками.

Согласно общепринятой в настоящее время теории **симбиогенеза** — симбиотического¹ происхождения эукариотической клетки, предки современных

¹ *Симбиоз* (от греч. *symbiosis* — совместная жизнь) — различные формы совместного существования организмов разных видов, составляющих симбионтную систему.

митохондрий и хлоропластов были когда-то самостоятельными прокариотическими организмами. Современная теория возникновения эукариотических клеток предполагает, что один из древнейших организмов — архей (анаэроб) умел образовывать мощные выросты для увеличения поверхности и обмена питательными веществами с разными бактериями. При повышении количества кислорода одним из таких «партнёров» оказалась аэробная бактерия, которая в конце концов была полностью охвачена выростами, но выбралась в цитоплазму архей, став внутриклеточным симбионтом — митохондрией, а оставшиеся полости превратились в эндоплазматический ретикулум и ядерную мембрану. Это событие было уникальным и дало начало всем эукариотам. В дальнейшем эукариотическая клетка приобрела способность к фагоцитозу и неоднократно поглощала фотосинтетических эндосимбионтов. При этом первичный эндосимбиоз с цианобактериями привёл к возникновению *первичных пластид* с двумя мембранами, характерными в том числе для всех наземных растений. Также существуют группы водорослей, которые имеют *вторичные пластиды* (когда эукариот захватывает другого эукариота с цианобактерией внутри) и даже *третичные пластиды* (когда один эукариот захватывает второго эукариота, внутри которого живёт третий эукариот, а уж внутри того — цианобактерия).

Один из основателей теории симбиогенеза, согласно которой более сложные клетки возникли в результате симбиоза менее сложных, — русский учёный К. С. М е р е ж к о в с к и й (1855—1921). До 1960-х гг. это считалось маловероятным, однако с 1967 г. американская исследовательница Линн М а р г у л и с активно развивает эту теорию, а в 1980-х годах она была подтверждена геномными данными.

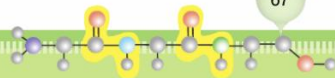
Вопросы и упражнения

1. В клетках каких органов в наибольшей степени развит аппарат Гольджи? Как это связано с их функциями?
2. Как вы думаете, почему лизосомы сами себя не переваривают, хотя содержат полный набор гидролитических ферментов?
3. Как вы думаете, почему молекулы ДНК содержатся только в двухмембранных органеллах?
4. Найдите ошибочные высказывания и исправьте их. Запишите в тетради правильные варианты этих утверждений.

Лизосомы и пероксисомы отпочковываются от полостей комплекса Гольджи. Мембрана лизосом более прочная, чем у других одномембранных органелл. В животных клетках содержатся митохондрии, а в растительных вместо них хлоропласты. В клетках грибов есть и митохондрии, и пластиды. Хлоропласты содержатся только в растительных клетках.

Лабораторный практикум

5. Определите наличие в тканях животных или растений фермента каталазы, катализирующего разложение пероксида водорода (токсичного побочного продукта метаболизма). Как это сделать, рассказано в «Практикуме» (работа 3, опыт 4).



§ 10

Немембранные органеллы клетки

- Цитоскелет • Микрофиламенты • Промежуточные филаменты
- Микротрубочки • Реснички • Жгутики • Клеточный центр • Рибосомы
- Клеточные включения

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА КЛЕТКИ. Клетки способны не только передвигаться с места на место, но и изменять свою форму и расположение органелл. Это осуществляется благодаря развитой сети белковых нитей — *филаментов* (от греч. *filum* — нить) и микротрубочек, образующих в цитоплазме опорно-двигательную систему, называемую **цитоскелетом**.

Нельзя представлять себе цитоплазму как бесформенную гелеобразную массу, в которой взвешены ядро и другие мембранные органеллы. Цитоскелет заполняет всё пространство между ядерной оболочкой и плазмалеммой, он определяет форму клетки и участвует в выполнении тех её функций, которые связаны с движением, в делении и перемещении самой клетки, во внутриклеточном транспорте органелл и отдельных соединений. Цитоскелет включает микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки и состоящие из них центриоли, реснички и жгутики с базальными тельцами. Опорная функция принадлежит промежуточным филаментам, а микрофиламенты и микротрубочки в основном используются для перемещения клеточных структур.

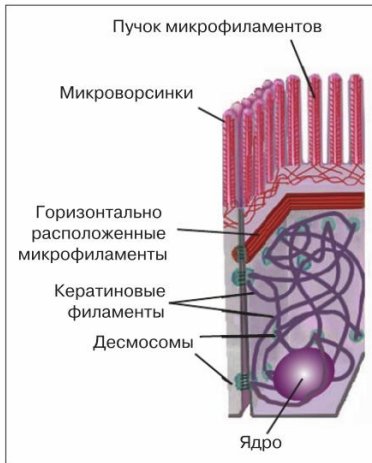


Рис. 29. Схема строения клеток кишечного эпителия

Микрофиламенты — это нити диаметром 6 нм, состоящие из глобулярных молекул белка *актина*, которые в присутствии АТФ соединяются друг с другом в длинные цепи. Эти цепи могут удлиняться и укорачиваться с обоих концов, что имеет значение при внутриклеточном движении цитоплазмы. Сеть микрофиламентов располагается непосредственно под плазмалеммой многих животных клеток. Так, в эритроцитах она прикрепляется к пронизывающим мембрану белкам и определяет не только специфическую форму этих клеток, но и гибкость, позволяющую им проходить по самым узким капиллярам.

Клетки кишечного эпителия имеют около 1000 **микроворсинок**, увеличивающих всасывающую поверхность кишечника. Эти выросты цитоплазмы, ограниченные плазмалеммой, имеют форму цилиндра диа-

метром 100 нм с закруглённой вершиной (рис. 29). В каждой микроворсинке имеется пучок микрофиламентов, связанных как с трансмембранными белками, так и с подстилающей плазмалеммой сетью микрофиламентов. Пучок микрофиламентов выполняет функцию арматурного стержня, придающего устойчивость микроворсинке, и обеспечивает сокращение микроворсинки в процессе всасывания.

Микротрубочки — это полые белковые цилиндры с внешним диаметром 25 нм. Микротрубочки удлиняются только с одного конца вследствие полимеризации глобулярного белка *тубулина* (называемого плюс-концом). От противоположного минус-конца тубулин отщепляется.

Промежуточные филаменты — это нитевидные образования, содержащиеся как в цитоплазме, так и в ядре большинства животных клеток. Чаще всего они состоят из *кератинов* и имеют диаметр около 10 нм — меньше, чем у микротрубочек, но больше, чем у актиновых микрофиламентов. В составе цитоскелета они отвечают за механическую прочность клетки, а также участвуют в образовании *десмосом* — межклеточных контактов, обеспечивающих структурную целостность слоёв клеток.

В клетках растений промежуточных филаментов нет, и за прочность отвечают клеточные стенки.

Реснички и жгутики — это выступающие из клетки органеллы, имеющие диаметр около 0,25 мкм и содержащие в середине пучок параллельно расположенных микротрубочек. И реснички, и жгутики являются выростами цитоплазмы, окружёнными снаружи плазмалеммой. Главная функция этих органелл состоит в передвижении самих клеток или в продвижении вдоль клеток окружающей их жидкости и частиц. Реснички и жгутики имеются на поверхности многих клеток и встречаются у большинства животных, многих простейших и некоторых растений и грибов. У человека клетки эпителия бронхов имеют множество ресничек (до 10^9 на 1 см^2), которые заставляют слой слизи с частицами пыли и остатками отмерших клеток постоянно двигаться вверх. Клетки яйцевода покрыты ресничками, с помощью которых по нему продвигаются яйцеклетки.

Жгутики отличаются от ресничек лишь длиной. Так, сперматозоиды млекопитающих имеют по одному жгутику длиной до 100 мкм. Обычно реснички короче жгутиков более чем в 10 раз. Тысячи ресничек одной клетки движутся скоординированно, образуя на поверхности плазмалеммы бегущие волны (рис. 30).

В ресничках и жгутиках микротрубочки располагаются по системе 9 + 2: девять двойных микротрубочек (дублетов) образуют стенку цилиндра, в центре

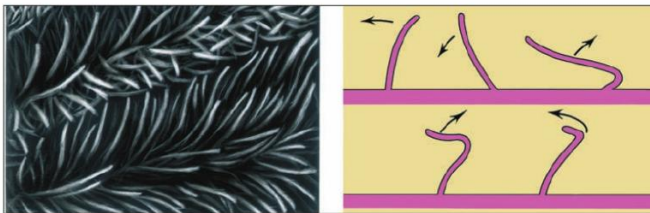


Рис. 30. Движение ресничек на поверхности эукариотической клетки: *слева* — микрофотография ресничек; *справа* — схема движения отдельной реснички

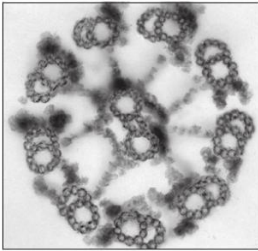


Рис. 31. Поперечный срез жгутика одноклеточной зелёной водоросли

которого находятся две одиночные микротрубочки (рис. 31). Дублеты способны скользить друг относительно друга, что заставляет ресничку или жгутик изгибаться. Эти органеллы «заякорены» в цитоплазме *базальными тельцами*. Так называют внутриклеточные структуры, лежащие в основании ресничек и жгутиков и служащие для них опорой. Каждое базальное тельце представляет собой цилиндр, образованный девятью тройками микротрубочек. В центре базального тельца микротрубочек нет (рис. 32).



Рис. 32. Строение базального тельца: *вверху* — электронная микрофотография поперечного среза базального тельца; *внизу* — схема связи базальных тельц с микротрубочками ресничек или жгутиков

Жгутики прокариот (бактерий и архей) отличаются по строению и происхождению от жгутиков эукариот.

Клеточный центр — это центр формирования

микротрубочек во время клеточного деления. В клетках животных, некоторых грибов и простейших в середине клеточного центра находятся **центриоли** (рис. 33). Центриоль представляет собой два цилиндра, расположенные под прямым углом друг к другу. Каждый цилиндр (длиной 0,3 мкм и диаметром 0,1 мкм) состоит из девяти троек микротрубочек. Клеточный центр играет ключевую роль в организации цитоскелета: многочисленные цитоплазматические микротрубочки расходятся во все стороны именно из этой области. Они определяют геометрию клетки, действуя как своего рода рельсы, ориентирующие перемещение различных органелл. Из микротрубочек формируются центриоли, реснички, жгутики и базальные тельца.

Перед делением клетки возле каждой центриоли образуется дочерняя центриоль. От центриолей, расходящихся к полюсам клетки, протягиваются микротрубочки. Они формируют *митотическое веретено*, которое обеспечивает равное распределение хромосом между дочерними клетками (см. § 31). Только часть нитей митотического веретена прикрепляется к хромосомам (рис. 34).

Моторные белки. Многоядерные клетки поперечнополосатых мышц и одноядерные клетки сердечной мышцы содержат *миофибриллы*, состоящие из белковых цепей: тонкие миофибриллы — из *актина*, толстые — из *миозина* и эластичные — из *титина* (самого большого из белков человека — 38 138 аминокислот). Актиновые микрофиламенты и молекулы миозина скользят друг по другу, сокращая длину мышеч-

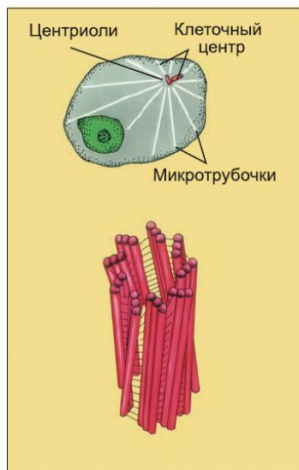


Рис. 33. Схема строения клеточного центра (вверху) и центриоли (внизу)

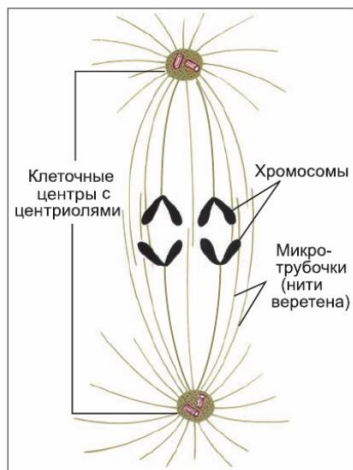


Рис. 34. Схема строения митотического веретена в клетке животного

ного волокна. При этом химическая энергия, запасённая в виде молекул АТФ, преобразуется в механическую. *Титин*, называемый молекулярной пружиной, отвечает за пассивную эластичность мышц.

Хотя в одноядерных клетках гладких мышц миофибриллы отсутствуют, они содержат большое количество сократительных белков — актина и миозина. Гладкомышечные клетки находятся в стенках полых органов (желудка, кишечника), кровеносных сосудов. В коже они заставляют вставать волосы дыбом от холода или страха.

Во всех немышечных клетках моторные белки *динеин* и *кинезин* осуществляют внутриклеточный транспорт также за счёт гидролиза АТФ. В отличие от миозина, двигающегося вдоль актиновых микрофиламентов, эти белки «шагают», переставляя «ноги» по микротрубочкам, построенным из тубулина (рис. 35). Каждый из них может переносить груз только в одном направлении: динеин движется от плюс-конца микротрубочки к её минус-концу, а кинезин — в противоположном направлении. Они транспортируют, например, пузырьки с заключёнными в них белками, синтезированными рибосомами на мембранах ЭПС, к аппарату Гольджи и даже

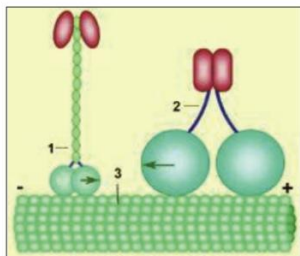


Рис. 35. «Шагающие» белки: 1 — кинезин; 2 — динеин; 3 — микротрубочка



Рис. 36. Схема строения рибосомы бактерии *E. coli*

такие крупные по сравнению с ними органеллы, как митохондрии.

Рибосомы — немембранные органеллы, на которых происходит синтез белка. Они представляют собой сферические структуры диаметром около 20 нм. Эти самые мелкие клеточные органеллы устроены чрезвычайно сложно. Ни одна из более чем 50 молекул, входящих в состав рибосомы, не повторяется, занимая строго определённое место в ажурной конструкции этой органеллы. Все рРНК имеют вторичную структуру в виде многочисленных шпикл и третичную структуру, поддерживаемую рибосомными белками. Особая конформация рРНК позволяет им проявлять каталитическую активность, т. е. являться рибозимами.

Лучше других изучены рибосомы бактерии кишечной палочки (*Escherichia coli*, сокращённо *E. coli*). Каждая рибосома состоит из большой и малой субчастиц (рис. 36). Они названы соответственно 50S- и 30S-субчастицами.

S — коэффициент седиментации (от лат. *sedimentum* — осадок), зависящий от молекулярной массы и конформации частицы, осаждаемой при центрифугировании. Коэффициент седиментации бактериальной рибосомы равен 70S (нельзя механически складывать 30S и 50S, так как конформация ассоциированной рибосомы отличается от конформации каждой субчастицы).

30S-субчастица содержит 21 молекулу белка и одну молекулу 16S рибосомной РНК. В состав 50S-субчастицы входят 34 молекулы белка и две молекулы рибосомных РНК (23S и 5S).

В цитоплазме эукариотических клеток находятся рибосомы с коэффициентом седиментации 80S. Они состоят из двух субчастиц — большой 60S и малой 40S, каждая из которых содержит большее количество разных белков, чем соответствующие субчастицы бактериальных рибосом.

В митохондриях и хлоропластах тоже содержатся рибосомы. Они больше похожи на 70S бактериальные рибосомы, чем на 80S цитоплазматические рибосомы эукариот. Между процессами синтеза белка в бактериях, митохондриях и хлоропластах имеется много общего.

КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ. Помимо мембранных и немембранных органелл, в клетках могут содержаться **клеточные включения** — непо стоянные образования, то возникающие, то исчезающие в процессе жизнедеятельности клетки. Основное место локализации включений — цитоплазма, но иногда они встречаются и в ядре.

По характеру все включения — это продукты клеточного метаболизма. Они накапливаются главным образом в форме гранул, капель и кристаллов. Химиче-

ский состав включений очень разнообразен. Липиды обычно откладываются в клетке в виде мелких капель. Часто значительное количество жировых включений откладывается в результате патологических процессов, например при жировом перерождении печени.

Включения по липидам имеют чаще всего форму гранул разнообразных размеров. Так, в пластидах образуются крахмальные зёрна, в которых запасаются синтезированные в процессе фотосинтеза молекулы глюкозы.

Белковые включения встречаются реже, чем жировые и углеводные. Белковыми гранулами в форме пластинок, шариков, дисков и палочек богата цитоплазма яйцеклеток. Белковые включения встречаются в цитоплазме клеток простейших, в клетках печени животных.

К клеточным включениям относят некоторые пигменты, например каротиноиды, придающие окраску плодам. Чёрный пигмент меланин в клетках покровных тканей животных поглощает ультрафиолетовые лучи и тем самым защищает ткани глубоких слоёв кожи от повреждения.

Вопросы и упражнения

1. В чём отличие рибосом эукариотических клеток от рибосом клеток бактерий?
2. Какие органеллы могут принимать участие в движении клеток?
3. Обобщите материал § 8—10 в виде схемы или таблицы «Клеточные структуры и их функции».

Поиск, анализ и переработка информации

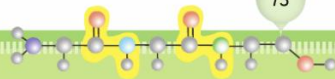
4. Используя Интернет или дополнительную литературу, подготовьте сообщение на тему «Миофибриллы и мышечное сокращение».
5. Найдите в Интернете информацию о строении и механизме работы бактериальных жгутиков и жгутиков животных. Составьте развёрнутый план сообщения на эту тему. Сформулируйте вывод.

Лабораторный практикум

6. На электронно-микроскопических фотографиях изучите строение клеточных органелл; измерьте размеры клеточных структур с помощью масштабной линейки («Практикум», работа 6).

ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

1. Эритроциты разрушаются, если их поместить в дистиллированную воду. Чем это объясняется?
2. Для сохранения клеток эпителиальной ткани их поместили в стерильную дистиллированную воду, однако через некоторое время все клетки разрушились. Объясните почему.
3. Общая масса митохондрий по отношению к массе клеток различных органов крысы составляет: в поджелудочной железе — 7,9 %, в печени — 18,4 %, в сердце — 35,8 %. Объясните, почему в клетках этих органов содержание митохондрий различается.



4. Аппарат Гольджи особенно хорошо развит в клетках желез внутренней секреции (надпочечников, слюнных желез, поджелудочной железы). Объясните этот факт, используя знания о функциях данной органеллы.
5. Согласно теории симбиогенеза предки современных митохондрий были когда-то самостоятельными прокариотическими организмами. Какие черты сходства митохондрий с прокариотами позволили выдвинуть симбиотическую теорию происхождения эукариотической клетки?
6. Почему митохондрии, хлоропласты и другие органоиды клетки нельзя считать структурно-функциональной единицей живого? Ответ обоснуйте.
7. Какими путями вещества поступают в клетку? Каков механизм их поступления?
8. Найдите три ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.
- 1) Все живые организмы — животные, растения, грибы, бактерии, вирусы — состоят из клеток.
 - 2) Любые клетки имеют плазматическую мембрану.
 - 3) Снаружи мембраны у клеток живых организмов имеется жёсткая клеточная стенка.
 - 4) Во всех клетках имеется ядро.
 - 5) В клеточном ядре находится генетический материал клетки — молекулы ДНК.
9. У пациента был обнаружен редкий дефект иммунной системы: его лейкоциты способны поглощать бактерии путём фагоцитоза, но не способны их переваривать. Какая органелла не функционирует в лейкоцитах этого больного? Ответ обоснуйте.
10. Найдите три ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.
- 1) У прокариот, в отличие от эукариот, не бывает клеточной стенки.
 - 2) В клетках грибов нет пластид.
 - 3) Жгутики прокариот и эукариот имеют одинаковое строение.
 - 4) Клеточные стенки грибов построены из хитина.
 - 5) В клетках грибов нет ни митохондрий, ни лизосом.
11. Перечислите все органеллы эукариотической клетки, ограниченные двумя мембранами. Какие молекулы ДНК в них содержатся?
12. Часть белков в клетке синтезируется на рибосомах эндоплазматической сети, а часть — на свободных рибосомах цитоплазмы. Как выяснилось, ЭПС — место сборки собственных белков, белков аппарата Гольджи, лизосом, а также секреторных белков и белков наружной мембраны. В цитоплазме же синтезируются белки цитоплазмы и ядра, а также митохондрий и хлоропластов, закодированные в ядерном геноме.
- Используя приведённые данные, установите соответствие между белком и рибосомами, на которых он синтезируется. Ответ обоснуйте.

БЕЛОК

- 1) актин
- 2) интерферон
- 3) гормон роста
- 4) иммуноглобулин
- 5) рецептор инсулина

РИБСОМЫ

- A. Рибосомы цитозоля
- B. Рибосомы ЭПС

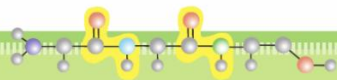
ГЛАВА III. обеспечение клеток и организмов энергией

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить:

- что означают понятия «окисление» и «восстановление»;
- что такое разность потенциалов;
- какое строение имеют молекулы АТФ;
- строение молекул моно-, олиго- и полисахаридов;
- строение митохондрий и хлоропластов.

Изучив эту главу, вы сможете:

- обосновывать принципы разделения организмов на авто- и гетеротрофов;
- характеризовать процессы обмена веществ в клетке и организме, их ферментативный характер;
- обосновывать взаимосвязь между пластическим и энергетическим обменами;
- сравнивать процессы пластического и энергетического обменов, происходящих в клетках живых организмов;
- объяснять особенности процессов биологического окисления;
- характеризовать фазы фотосинтеза;
- характеризовать роль клеточных органелл в процессах метаболизма.



§ 11

Метаболизм. Автотрофы и гетеротрофы

Метаболизм • Катаболизм • Анаболизм • Автотрофы • Хемосинтез
• Фотосинтез • Гетеротрофы • Аэробы • Анаэробы

МЕТАБОЛИЗМ. Любой живой организм, как и отдельная клетка, является открытой системой, т. е. обменивается с окружающей средой и веществом, и энергией. Вся совокупность химических реакций обмена веществ, протекающих в организме, называют **метаболизмом** (от греч. *metabole* — превращение). Метаболизм состоит из взаимосвязанных реакций пластического обмена (анаболизма) и энергетического обмена (катаболизма¹).

Анаболизм (от греч. *anabole* — подъём) — это синтез макромолекул, требующий большого количества энергии.

Катаболизм (от греч. *katabole* — разрушение) — это расщепление высокомолекулярных соединений (белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, липидов) до более простых молекул и окисление их с выделением энергии. Для этого обычно нужен кислород, но анаэробные бактерии и археи используют другие неорганические соединения.

Количество энергии, высвобождаемой в катаболических реакциях, велико. Если бы вся эта энергия сразу выделялась в виде тепла, клетка не выдержала бы такого перепада температур. Поэтому клетки должны преобразовывать освобождаемую в катаболических реакциях энергию в какую-либо химическую энергию, прежде чем она рассеется в виде тепла. У всех живых организмов это преобразование энергии осуществляется путём сопряжения процессов окисления с синтезом *АТФ* — универсального биологического аккумулятора (см. § 7).

Энергия *АТФ*, в свою очередь, может использоваться клеткой для проведения анаболических реакций, транспорта ионов, сокращения мышц, работы нервных клеток, секреции гормонов и множества иных видов деятельности.

В биологических системах термодинамически невыгодные реакции могут протекать лишь за счёт энергии термодинамически выгодных. Такие реакции называют энергетически сопряжёнными. Многие из этих реакций происходят при участии аденозинтрифосфата (*АТФ*), играющего роль сопрягающего фактора.

Некоторые биосинтетические реакции в организме могут протекать при участии других нуклеозидтрифосфатов, аналогов *АТФ*: гуанозинтрифосфата (*ГТФ*), уридинтрифосфата (*УТФ*) и цитидинтрифосфата (*ЦТФ*). Но все эти активированные нуклеотиды, в свою очередь, образуются при использовании свободной энергии концевой фосфатной группы *АТФ*.

Изучением превращений энергии, сопровождающих химические реакции в живых системах, занимается **биоэнергетика**.

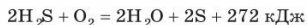
¹ Катаболизм называют также *диссимилацией*, а анаболизм — *ассимиляцией*.

АВТОТРОФЫ И ГЕТЕРОТРОФЫ. В зависимости от того, в каком виде поступают в клетки необходимые для биосинтеза химические элементы, в первую очередь углерод, все организмы можно разделить на автотрофные и гетеротрофные. **Автотрофы** используют в качестве источника углерода неорганические соединения — CO_2 . **Гетеротрофы** не способны синтезировать органические вещества из неорганических, они потребляют органику, созданную автотрофами — **хемосинтетиками** и **фотосинтетиками**.

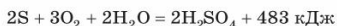
ХЕМОСИНТЕЗ. Этот автотрофный процесс осуществляют некоторые бактерии и археи. В качестве источника углерода для построения органических веществ хемосинтетиками могут использовать углекислый газ, а в качестве источника энергии — реакции окисления различных неорганических соединений: водорода, сероводорода, аммиака, оксида железа(II) и др. Энергия, получаемая при их окислении, запасается в макроэргических связях молекул АТФ. Хемосинтез открыл в 1889—1890 гг. знаменитый русский микробиолог С. Н. Виноградский.

Рассмотрим некоторые примеры хемосинтетиков.

В водоёмах, вода которых содержит сероводород, живут бактерии, получающие энергию, необходимую для синтеза органических соединений из углекислого газа, окисляя сероводород:

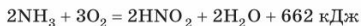


Выделяющаяся в результате свободная сера накапливается в их клетках в виде множества крупинок. При недостатке сероводорода эти бактерии производят дальнейшее окисление находящейся в них свободной серы до серной кислоты:



Серные бактерии, образуя серную кислоту, способствуют разрушению горных пород, каменных и металлических сооружений. Колоссальное количество серных бактерий имеется в Чёрном море, где на глубине около 200 м (а в некоторых местах почти у поверхности) вода насыщена сероводородом.

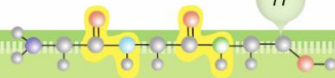
Чрезвычайно широко распространены в почве и в различных водоёмах нитрифицирующие бактерии. Они добывают энергию путём окисления аммиака NH_3 и азотистой кислоты HNO_2 , поэтому играют очень важную роль в круговороте азота в природе. Аммиак, образующийся при гниении белков в почве или в водоёмах, окисляется нитрифицирующими бактериями. Этот процесс описывает уравнение



Энергия, выделяющаяся при этом, используется для синтеза органических соединений путём восстановления углекислого газа. Дальнейшее окисление образовавшейся азотистой кислоты до азотной кислоты осуществляет другая группа нитрифицирующих микроорганизмов:



Процесс нитрификации происходит в почве в огромных масштабах и служит источником нитратов, необходимых для роста растений. Жизнедеятель-



ность бактерий представляет собой один из важнейших факторов плодородия почв.

Широко распространены в почве также водородные бактерии, окисляющие водород:



Водород постоянно образуется при анаэробном (бескислородном) разложении различных органических остатков микроорганизмами почвы.

Хемосинтезирующие бактерии, окисляющие соединения железа и марганца, чрезвычайно широко распространены как в пресных, так и в морских водоёмах. В. И. Вернадский — основатель биогеохимии — установил, что залежи железных и марганцевых руд являются результатом жизнедеятельности этих бактерий в древние геологические периоды.

Много хемосинтетиков среди представителей другой группы прокариот — архей. Это нитрифицирующие археи, метаногены, окисляющие водород с помощью углекислого газа, экстремофилы, живущие в горячих источниках, щелочных, солёных и кислотных озёрах.

ФОТОСИНТЕЗ. Основным источником энергии для всех живых существ, населяющих нашу планету, служит энергия солнечного света, которую аккумулируют непосредственно только зелёные растения, водоросли, цианобактерии и редкие простейшие.

NB

Клетки фотосинтетиков за счёт энергии солнечного света, запасаемой в макроэргических связях молекул АТФ, способны синтезировать органические соединения: углеводы, жиры, аминокислоты и др., используя в качестве источника углерода углекислый газ CO_2 .

Такой биосинтез, происходящий благодаря энергии света, называют **фотосинтезом**.

Зелёный цвет фотосинтезирующих клеток зависит от наличия в них хлорофилла — пигмента, поглощающего свет в красной и синей частях спектра и пропускающего лучи, которые дают при смешивании зелёный цвет. Имеются и иные светопоглощающие пигменты, которые придают некоторым водорослям и бактериям бурый, красный или пурпурный цвет.

Основными исходными материалами для фотосинтеза служат углекислый газ атмосферы и вода. Образующиеся при этом моносахариды могут полимеризоваться, а могут служить основой для синтеза других классов органических веществ. В качестве источников азота, серы, фосфора, необходимых для синтеза белков и нуклеиновых кислот, растения используют неорганические соединения этих элементов, находящиеся в почве и водоёмах. Источником азота служит также атмосферный азот, который способны фиксировать бактерии, живущие в корневых клубеньках растений. Газообразный азот под действием фермента нитрогеназы переходит при этом в состав аммиака NH_3 и далее входит в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и других соединений.

Органические вещества, которые образуются в фотосинтезирующих клетках, используются всеми живыми существами нашей планеты, которые не спо-

способны к фотосинтезу. В число этих существ входит большинство бактерий, все грибы, все животные, живущие благодаря трансформированной растениями энергии Солнца. Исключение составляют прокариоты-хемосинтетрики, способные синтезировать органические вещества из неорганических за счёт энергии, выделяющейся при окислении неорганических соединений.

Фотосинтезирующие клетки, поглощая углекислый газ из атмосферы, выделяют в неё кислород как побочный продукт фотосинтеза. До появления на Земле фотосинтетиков атмосфера планеты была лишена кислорода и жизнь развивалась в **анаэробных** (бескислородных) условиях.

С появлением фотосинтезирующих организмов атмосфера стала насыщаться кислородом. Постепенное наполнение атмосферы кислородом привело к появлению клеток с энергетическим аппаратом нового типа. Это были клетки, получавшие энергию вследствие окисления органических соединений, главным образом углеводов и жиров, при участии атмосферного кислорода в качестве окислителя. В результате этого наступил следующий важный этап в развитии жизни на Земле — этап *кислородной*, или *аэробной*, жизни. Организмы, способные жить и развиваться только при наличии в среде свободного кислорода, называются **аэробными организмами** или **аэробами** (от греч. *aer* — воздух и *bios* — жизнь).

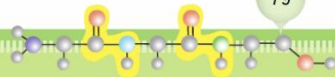
Первые организмы, способные использовать энергию солнечного света, возникли, очевидно, около 3 млрд лет назад. Это были цианобактерии. Окаменелые остатки таких организмов были найдены в слоях сланцев, относящихся к тому периоду в истории Земли, который называют архейской эрой. Потребовалось ещё около миллиарда лет для насыщения атмосферы Земли кислородом и возникновения аэробных клеток.

Очевидно, что планетарная роль растений и иных фотосинтезирующих организмов исключительно велика: 1) они трансформируют энергию солнечного света в энергию химических связей органических соединений, которая используется всеми остальными живыми существами нашей планеты; 2) они насыщают атмосферу Земли кислородом, который служит для окисления аэробными клетками органических веществ и извлечения таким образом запасённой в них химической энергии; 3) наконец, определённые виды цианобактерий, а также растений в симбиозе с азотфиксирующими бактериями вводят газообразный азот атмосферы в состав молекул аммиака, его солей и органических азотсодержащих соединений.

Роль фотосинтезирующих организмов в планетарной жизни трудно переоценить. Сохранение и расширение зелёного покрова Земли имеет решающее значение для всех живых существ, населяющих нашу планету. Естественно, что эта задача ложится на человека, на нас с вами, также несущих ответственность за сохранение жизни на Земле.

Вопросы и упражнения

1. Что такое катаболизм и анаболизм? Приведите примеры анаболических и катаболических реакций.
2. Приведите примеры аэробных и анаэробных организмов.
3. В чём заключается планетарная роль фотосинтетиков?



§ 12

Фотосинтез. Световая фаза

- Хлоропласты • Тилакоиды • Хлорофилл • НАДФ • Фотосистема I
- Фотосистема II • АТФ-синтаза • Фотолит воды • Окисленный фотосинтез
- Аноксигенный фотосинтез

АККУМУЛЯТОРЫ ЭНЕРГИИ. В фотосинтезирующих клетках образуются АТФ и некоторые другие молекулы, играющие роль своеобразных аккумуляторов световой энергии. Возбуждённый светом электрон хлорофилла отдаёт энергию, идущую на фосфорилирование АДФ, в результате которого образуется АТФ.

Аккумулятором энергии, помимо АТФ, служит сложное органическое соединение — никотинамидендинуклеотидфосфат, сокращённо **НАДФ⁺** (так обозначают его окисленную форму). Это соединение захватывает возбуждённые светом электроны и ион водорода (протон) и восстанавливается в результате этого до **НАДФ·Н**. (НАДФ⁺ и НАДФ·Н читаются соответственно как [НАДЭФ] и [НАДЭФ-АШ], последняя буква здесь — символ атома водорода.) На рисунке 37 показано никотинамидное кольцо, несущее богатый энергией водородный атом и электроны.

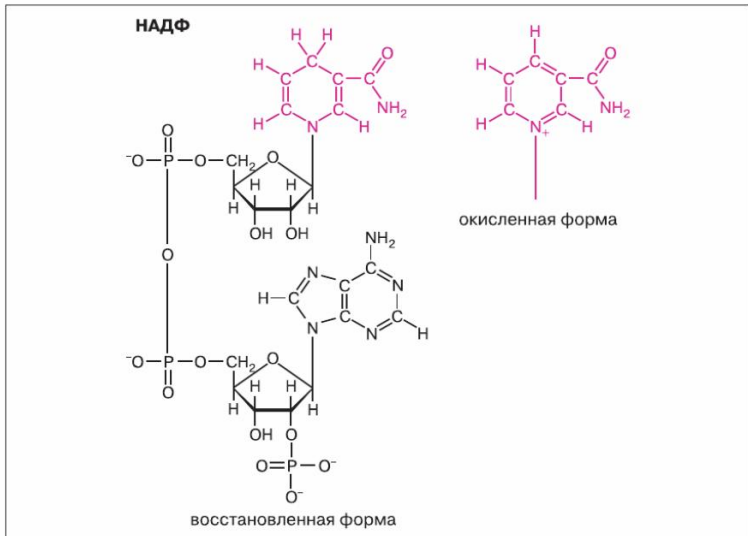


Рис. 37. Строение НАДФ

За счёт энергии АТФ и при участии НАДФ · Н происходит ключевое событие фотосинтеза — *восстановление углекислого газа до глюкозы*. Этот сложный ферментативный процесс происходит в клетках растений в специализированных оргanelлах — хлоропластах.

ХЛОРОПЛАСТЫ, ИХ РОЛЬ В ФОТОСИНТЕЗЕ. Хлоропласты содержатся только в клетках эукариот (зелёных растений и почти всех водорослей).

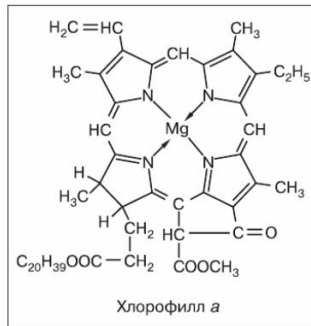
Кратко о хлоропластах было рассказано в § 9. Напомним, что хлоропласты имеют дисковидную форму и размеры их не превышают 10 мкм. Число их в клетках разных видов водорослей и высших растений варьирует от 1 до 40. Хлоропласты имеют две мембраны. Внутренняя мембрана образует уложенные стопками плоские пузырьки — **тилакоиды** (см. рис. 28). Такие стопки тилакоидов называют **гранами**. Молекулы хлорофиллов и других светоулавливающих пигментов находятся в мембранах тилакоидов. Ферменты, восстанавливающие углекислый газ до глюкозы, находятся в основном в строме.

Хлоропласты можно выделить из листьев растений, исследовать в таких хлоропластах фотосинтез и изучить компоненты фотосинтезирующих систем. Так была установлена природа поглощающих свет пигментов.

Основной пигмент хлоропластов — **хлорофилл** напоминает по строению пигмент красных кровяных клеток человека и животных — гем. Основой и хлорофилла, и гема является порфириновое кольцо, в котором четыре пиррольных гетероцикла соединены между собой. В составе хлорофилла четыре атома азота пиррольных колец координированы с атомом магния, а в составе гема — с атомом железа. Подобные гему структуры имеются также в составе железосодержащих белков **цитохромов** — переносчиков электронов в хлоропластах и митохондриях. Длинная боковая гидрофобная цепь ($C_{20}H_{39}$) служит не только для закрепления молекулы в двойном липидном слое мембраны тилакоида, но и для придания хлорофиллу определённой ориентации. Помимо хлорофилла, в хлоропластах содержатся и вспомогательные светопоглощающие пигменты — жёлтые или красные **каротиноиды**. От соотношения хлорофилла и каротиноидов зависит окраска фотосинтезирующих клеток, варьирующая от зелёной до красной или бурой, как у разных видов водорослей и листьев некоторых декоративных растений.

СВЕТОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА.

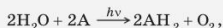
Фотосинтетики получают солнечную энергию в виде фотонов — квантов видимого света. Электрон в составе хлорофилла поглощает квант света определённой длины волны и перемещается на более высокий энергетический уровень этой молекулы. Затем возбуждённый электрон, как по ступеням, спускается по цепи **переносчиков электронов**. Такой электрон можно сравнить с камнем: поднятый на высоту, он приобретает потенциальную энергию; как по высоте, он её теряет. Эта энергия служит для фосфорилирования АДФ (присоединения к АДФ остатка фосфорной кислоты) и запасается в макро-



эргической связи АТФ. Часть возбуждённых светом электронов используется также для восстановления НАДФ⁺ в НАДФ·Н.

Под действием солнечного света в хлоропластах происходит также расщепление молекул воды — **фотолиз**, при котором появляются электроны, возмещающие их потерю хлорофиллом; в качестве побочного продукта фотолиза образуется молекулярный кислород.

В 1939 г. Роберту Хиллу впервые удалось показать, что в изолированных хлоропластах под действием света при добавлении акцептора электронов происходит выделение кислорода. Эта реакция, описываемая приведённым ниже уравнением, получила название реакции Хилла:



где А — акцепторы электронов и протонов (или атомов водорода); такими акцепторами в хлоропластах являются молекулы НАДФ⁺; $h\nu$ — квант световой энергии (h — постоянная Планка, ν — частота излучения).

В составе хлоропластов содержатся две фотосистемы разного строения: фотосистема I и фотосистема II. На рисунке 38 приведена схема, упрощённо изображающая происходящие в этих двух фотосистемах сложные процессы.

В **фотосистеме I** имеется реакционный центр, в котором находятся молекулы хлорофилла в комплексе с белками. Этот комплекс поглощает красный свет с длиной волны 700 нм, поэтому его называют *фотохимическим центром P700* (буква «Р» от англ. *pigment* — пигмент). Под действием света электрон в этом реакционном центре переходит в возбуждённое состояние и «перескакивает» на более высокий энергетический уровень другой молекулы хлорофилла — P430. Возбуждённый электрон хлорофилла P430 самопроизвольно переходит на ферредоксин (железосодержащий белок), а от ферредоксина высокоэнергетические электроны с помощью фермента редуктазы ферредоксина переносятся на НАДФ⁺, восстанавливая его в НАДФ·Н. Для этого используются протоны, образовавшиеся при фотолизе воды.

NB

В фотосистеме I энергия света трансформируется в энергию химических связей НАДФ·Н.

В молекулах хлорофилла фотосистемы I остаются при этом «дыры» на месте электронов, перешедших в НАДФ·Н. Эти «дыры» заполняются электронами, которые образуются в фотосистеме II.

В **фотосистеме II** также имеется реакционный центр — комплекс хлорофиллов с белками, который поглощает свет с длиной волны 680 нм (этот реакционный центр называют *P680*). Под действием света электрон хлорофилла в фотохимическом центре P680 также переходит в возбуждённое состояние и захватывается первым из длинной цепи переносчиков электронов — феофитином (обозначаемым буквой Z, потому что долгое время учёные не могли идентифицировать этот акцептор электронов). Феофитин представляет собой молекулу хлорофилла без иона магния. От акцептора Z электрон переходит к следующему

переносчику — пластохинону (относящемуся к липидам), потом к металлосодержащим белкам цитохромам и пластоцианину (см. рис. 38). Перемещаясь от переносчика к переносчику и постепенно теряя энергию, этот электрон в конечном итоге заполняет «дыру», образовавшуюся в хлорофилле фотосистемы I. Таким образом, фотосистема II поставляет для фотосистемы I электроны, которые расходуется в ней на восстановление НАДФ⁺ в НАДФ·Н.

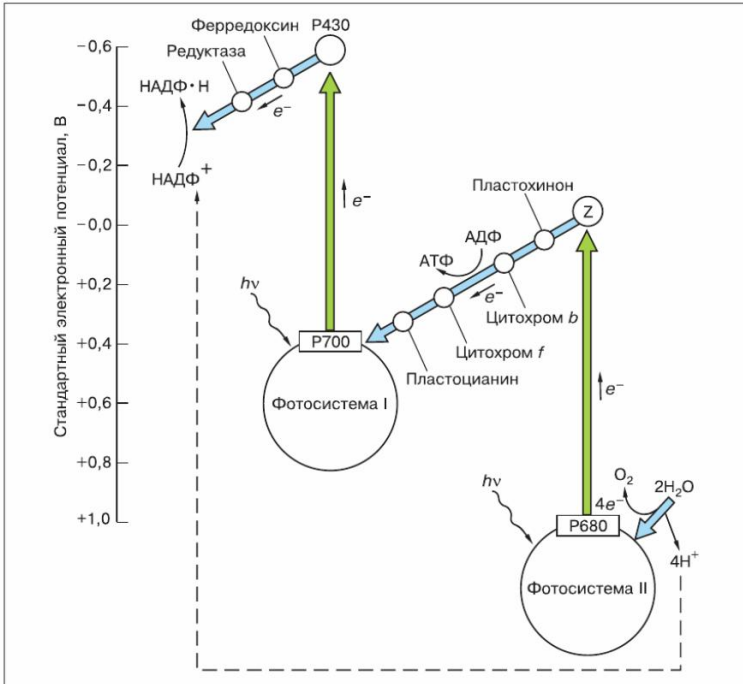
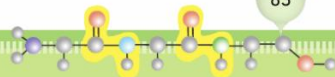


Рис. 38. Схема световой фазы фотосинтеза

Кванты света ($h\nu$) поглощаются фотосистемой I, возбуждённые светом электроны выбрасываются из реакционного центра P700 и по цепи переносчиков электронов (P430, ферредоксин, редуктаза ферредоксина) переносятся на НАДФ⁺, восстанавливая его в НАДФ·Н. Возникшая при этом в реакционном центре P700 «дырка» заполняется электроном, который возбуждается светом в фотосистеме II, в реакционном центре P680. Этот возбуждённый электрон перемещается по цепи переносчиков (пластохинон, цитохромы, пластоцианин) и заполняет «дырку» в фотосистеме I. По пути «вниз» этот богатый энергией электрон расходует её на синтез АТФ. «Дырка», возникшая в фотосистеме II, в свою очередь, заполняется электронами, образующимися в результате фотолитиза воды ($2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4e^- + \text{O}_2$).



Однако это не единственная функция фотосистемы II. На пути от акцептора Z до конечного акцептора (хлорофилла фотосистемы I) энергия возбуждённых светом электронов в фотосистеме II расходуется на «зарядку» универсального биологического «аккумулятора», т. е. на синтез АТФ.

А как же компенсируется потеря электронов в фотохимическом центре P680?

Многочисленные исследования показали, что источником электронов для фотосистемы II служит вода. В ферментном комплексе фотосистемы II благодаря энергии света происходит расщепление молекулы воды — фотолиз. При этом образуются электроны (e^-), протоны (H^+) и в качестве побочного продукта кислород, который выделяется в атмосферу. Это тот кислород, которым мы дышим и который необходим всем аэробным организмам. Уравнение фотолиза воды выглядит так:



Пигменты фотосистемы II обращены внутрь тилакоида, там же происходит фотолиз воды, в результате чего ионы водорода накапливаются в тилакоиде, образуя протонный резервуар (рис. 39). Электроны, полученные при фотолизе воды, переходя от фотосистемы II к фотосистеме I по цепи встроенных в мембрану тилакоида переносчиков, в конце концов попадают на молекулы НАДФ⁺ в строме хлоропласта. Процесс восстановления, описываемый уравнением

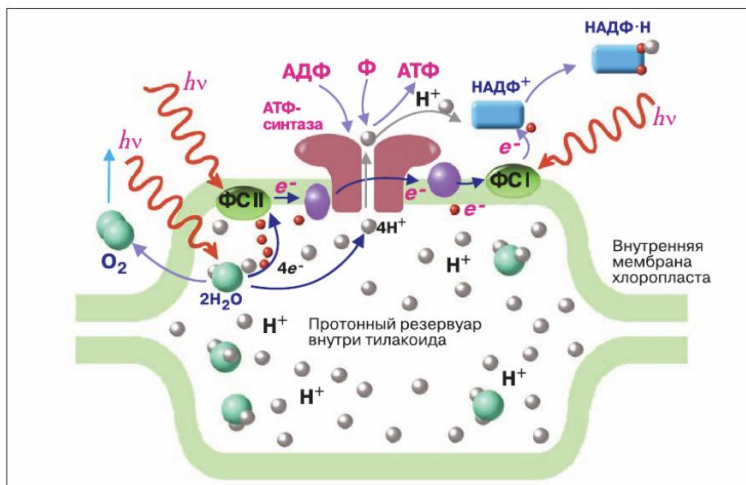


Рис. 39. Схема расположения фотосистем I и II, цепи переносчиков электронов и АТФ-синтазы в мембране тилакоида. ФС I — фотосистема I; ФС II — фотосистема II

происходит на наружной поверхности мембраны тилакоида, куда обращены пигменты фотосистемы I. Ионы водорода переходят из протонного резервуара внутри тилакоида через протонные каналы, сопряжённые с *АТ Ф-синтазой* — ферментом, образующим АТФ из АДФ и фосфата.

Таким образом, смысл световой фазы фотосинтеза заключается в образовании АТФ и НАДФ · Н для биосинтеза сахаров и других органических соединений в следующей, темновой фазе.

ФОТОСИНТЕЗ У БАКТЕРИЙ. Поскольку у бактерий нет пластид, фотосинтез происходит в цитоплазме и мезосомах («бактериальных тилакоидах»), возникающих в результате впячивания плазматической мембраны в цитоплазму. Цианобактерии в отличие от других фотосинтезирующих бактерий имеют обе фотосистемы — I и II и способны к **оксигенному фотосинтезу**, т. е. фотосинтезу, побочным продуктом которого служит кислород. До 30 % атмосферного кислорода производят цианобактерии — «творцы» современной атмосферы, стоящие в начале большой цепи пищевых цепей.

Аноксигенный фотосинтез, идущий без выделения кислорода, используют многие виды пурпурных бактерий и серобактерий. В отличие от цианобактерий и растений, у них не хлорофилл, а бактериохлорофилл, и только одна фотосистема. Фотолиза воды не происходит, а осуществляется не требующая энергии диссоциация воды: $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{OH}^-$. Энергия, запасаемая в АТФ, образуется в результате циклического фотосинтеза: возбуждённые светом электроны возвращаются в ту же (единственную) фотосистему. В качестве донора электронов используется не вода, а сероводород, сера или молекулярный водород.

Вопросы и упражнения

1. Опишите строение хлоропласта. Где протекают процессы световой фазы фотосинтеза?
2. Что образуется при фотоллизе воды? Куда поступают продукты фотолиза?
3. Если измерить рН в строме хлоропласта и внутри тилакоида, то получатся разные значения. Как вы думаете, где значение рН больше?
4. Из какого соединения образуется газообразный кислород, который растения выделяют при фотосинтезе?

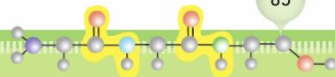
§ 13

Темновая фаза фотосинтеза

- Рибулозо-1,5-дифосфат • РУБИСКО • Цикл Кальвина • C_3 -фотосинтез
- C_4 -фотосинтез • Фотодыхание

Темновая фаза фотосинтеза — это собственно синтез углеводов (гексоз) с использованием энергии молекул АТФ и НАДФ · Н, образованных в световой фазе. Этот процесс может идти и в темноте (отсюда и название «темновая фаза»).

В составе хлоропластов имеется фермент, который катализирует соединение молекулы углекислого газа (CO_2) с производным пятиуглеродного моносахарида. Этот моносахарид — рибулозу, дважды фосфорилированную (по первому и пятому атомам углерода), называют **рибулозо-1,5-дифосфатом**. Реакцию при-



соединения CO_2 к рибулозо-1,5-дифосфату катализирует фермент, называемый **рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазой** (сокращённо **РУБИСКО**).

Молекула рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы (английское название — *ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase*, сокращённо *RuBisCO*) представляет собой очень крупный белок со сложной четвертичной структурой. Содержание РУБИСКО в хлоропласте велико — на его долю приходится от 30 до 50 % всех хлоропластных белков. Это наиболее распространённый фермент на Земле; он играет центральную роль в поступлении неорганического углерода в биологический круговорот.

РУБИСКО начинает превращение неорганического соединения CO_2 в органические соединения — углеводы, в химических связях которых в конце концов и запасается солнечная энергия (рис. 40). В результате присоединения молекулы CO_2 к пятиуглеродному рибулозо-1,5-дифосфату (реакция карбоксилирования) образуется шестиуглеродное промежуточное короткоживущее соединение, которое вследствие гидролиза распадается на две трёхуглеродные молекулы фосфоглицериновой кислоты.

В результате последовательных ферментативных реакций из двух таких трёхуглеродных молекул образуется одна молекула шестиуглеродного моносахара -

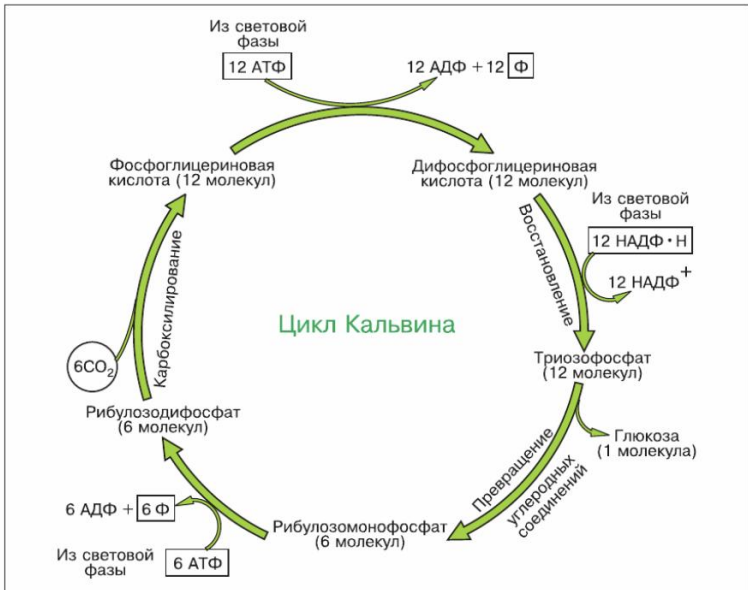


Рис. 40. Последовательность биохимических реакций в цикле Кальвина

рида — глюкозы. При этом часть промежуточных углеводов, вступая в реакции между собой, превращаются снова в рибулозодифосфат. Таким образом, процесс включения углерода в углеводы представляет собой цикл реакций.

NB

На синтез одной молекулы глюкозы суммарно тратится шесть молекул CO_2 . Для этого требуется энергия 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ · Н.

Из истории науки

Впервые процесс фиксации углекислого газа в растениях подробно изучил американский биохимик Мелвин Кальвин (1911—1997), в честь которого цикл и получил название *цикл Кальвина*. В 1961 г. Кальвину была присуждена Нобелевская премия по химии «за исследование усвоения двуокиси углерода растениями».

На рисунке 41 схематически изображены процессы, происходящие в световой и темновой фазах фотосинтеза, и связь между ними.

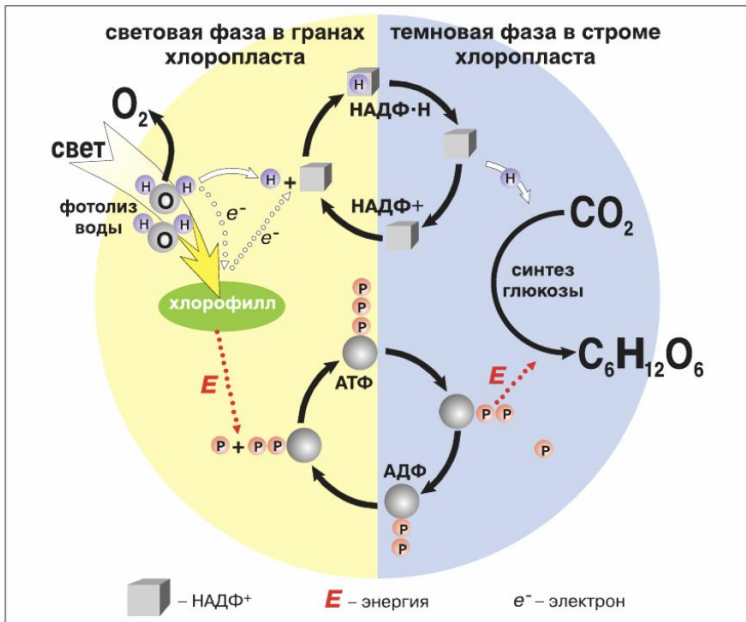
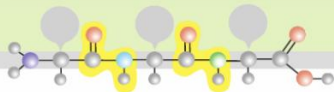


Рис. 41. Схематическое изображение световой и темновой фаз фотосинтеза



Из схемы видно, что энергия света обеспечивает: 1) синтез АТФ; 2) восстановление НАДФ⁺ в НАДФ · Н; 3) фотолиз воды, который поставляет электроны для фотосистем I и II; 4) образование кислорода (также в результате фотолиза воды), который не используется в фотосинтезе, но в отсутствие света служит для окисления органических веществ. В темновой фазе фотосинтеза за счёт энергии АТФ и биологического восстановителя НАДФ · Н из углекислого газа (СО₂) атмосферы синтезируется глюкоза. Эти процессы также идут при освещении растений, но могут происходить и в темноте, если в хлоропластах есть запас АТФ и НАДФ · Н.

NB

Свет нужен только для того, чтобы в хлоропластах шёл синтез АТФ и происходило образование НАДФ · Н. Последующий синтез гексоз может идти и в темноте.

ТИПЫ ФОТОСИНТЕЗА. Подавляющее большинство растений (85%) использует так называемый С₃-фотосинтез: СО₂ связывается с пятиуглеродной молекулой рибулозо-1,5-дифосфата, в результате чего образуются две молекулы трёхуглеродной фосфоглицериновой кислоты (С₃), с которой начинается цикл Кальвина (см. рис. 40).

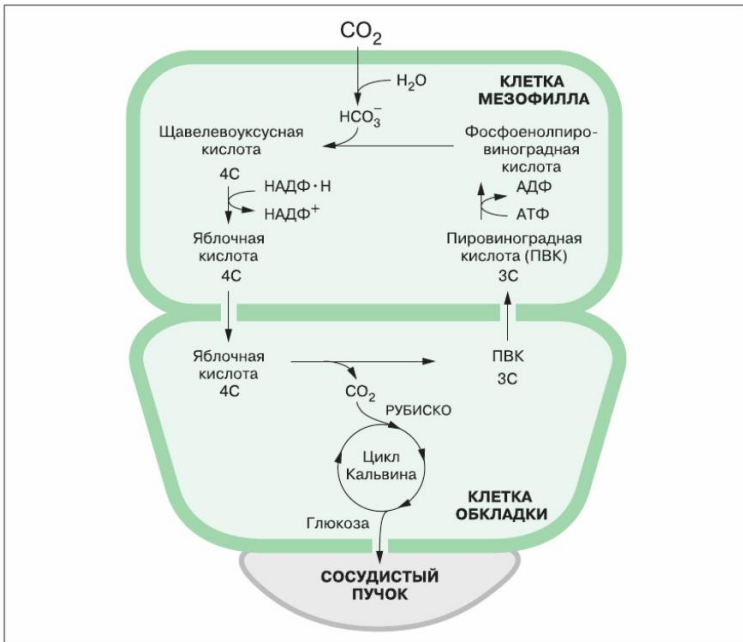
В случае С₄-фотосинтеза СО₂ вначале связывается с трёхуглеродной молекулой фосфоэнолпиривиноградной кислоты (ФЕП) с образованием четырёхуглеродной щавелевоуксусной кислоты (С₄). Это происходит в клетках фотосинтезирующей ткани листа — мезофилла (рис. 42). Образовавшаяся щавелевоуксусная кислота далее превращается в четырёхуглеродную яблочную кислоту и транспортируется в толстостенные клетки, окружающие проводящий пучок — так называемые клетки обкладки пучка. В клетках обкладки от яблочной кислоты отщепляется СО₂, образуется пиривиноградная кислота (ПВК) и НАДФ · Н. Углекислый газ фиксируется теперь в цикле Кальвина, а ПВК возвращается в клетки мезофилла путём диффузии и там за счёт АТФ превращается в ФЕП, которая вновь присоединяет СО₂ (карбоксилируется).

Таким образом, у С₄-растений наблюдается двукратная фиксация СО₂ (в мезофилле и в клетках обкладки), в то время как у С₃-растений — однократная. Преимущество С₄-фотосинтеза заключается в том, что он происходит при более низкой концентрации СО₂ в воздухе.

С₃-растения называют сезонными, оптимальная температура их роста составляет 15—25 °С. Это бобовые, пшеница, рожь, овёс, капуста, свёкла, томаты. Летом они менее продуктивны из-за высокой температуры и меньшей влажности почвы, так как в этих условиях устьица закрыты и фотосинтез тормозится.

С₄-растения — это растения тёплого сезона (30—35 °С). Они более экономно используют воду. К ним относятся сахарный тростник, кукуруза и др. Устьица этих растений днём почти всегда закрыты, чтобы уменьшить потерю влаги в сухих и жарких условиях. Но фотосинтез происходит даже при закрытых устьицах.

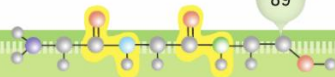
САМ-фотосинтез был впервые обнаружен у растений семейства толстяковых — *Crassulaceae*, поэтому и получил такое название: кислотный метаболизм толстяковых (от англ. *crassulacean acid metabolism*, сокращённо САМ).

Рис. 42. Схема C₄-фотосинтеза

Такой тип фотосинтеза характерен для растений пустынь, например кактусов. Чтобы избежать обезвоживания, растения с САМ-фотосинтезом открывают устьица только ночью, и поступающий в них углекислый газ запасается в вакуолях в виде четырёхуглеродной яблочной кислоты (как у C₄-растений). Днём устьица закрываются, яблочная кислота начинает выходить из вакуолей, от неё отщепляется CO_2 и поступает в цикл Кальвина. В это же время, при закрытых устьицах, растения запасают энергию света, переводя её в АТФ и НАДФ · Н.

ФОТОДЫХАНИЕ. Ключевой фермент темновой фазы фотосинтеза — РУБИСКО может катализировать не только присоединение CO_2 к рибулозодифосфату (карбоксилирование), но и взаимодействие рибулозодифосфата с кислородом (оксигенация). Если в среде много углекислого газа, будет преобладать карбоксилирование. Именно для стимуляции карбоксилирования C₄-растения повышают концентрацию CO_2 в клетках обкладки сосудистых пучков.

Если же в среде преобладает кислород, начинается оксигенация рибулозодифосфата. При этом образуются двухуглеродная фосфогликолевая кислота (C₂)



и трёхуглеродная фосфоглицериновая кислота (C_3). Фосфоглицериновая кислота пойдёт в цикл Кальвина; а для накапливающейся фосфогликолевой кислоты (которая быстро теряет фосфатную группу и превращается в гликолевую кислоту) тоже есть путь переработки — **фотодыхание**. Две её молекулы, участвуя в ряде биохимических реакций с затратой энергии, превращаются в одну молекулу фосфоглицериновой кислоты и одну молекулу CO_2 . Этот процесс назвали фотодыханием из-за формального сходства с дыханием: и в том и в другом случае поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Но это абсолютно разные процессы.

Фотодыхание присуще растениям с C_3 -фотосинтезом. У C_4 -растений, более эффективно поглощающих CO_2 , фотодыхание практически отсутствует.

При снижении концентрации CO_2 в воздухе фотодыхание стимулируется, а эффективность фотосинтеза снижается, поэтому один из путей повышения продуктивности фотосинтеза — увеличение концентрации CO_2 в воздухе.

Ежегодно в результате фотосинтеза на Земле в виде органического вещества связывается около $8 \cdot 10^{10}$ т углерода, образуется до 10^{11} т целлюлозы и выделяется около $2 \cdot 10^9$ т свободного кислорода. Тропические леса вносят до 29 % в общую продукцию фотосинтеза суши, а вклад лесов всех типов составляет около 68 %. Около $1,8 \cdot 10^{11}$ т сухой биомассы образуется ежегодно в Мировом океане. Фотосинтез высших растений, водорослей и фотосинтезирующих прокариот — единственный источник газообразного кислорода. Фотосинтетиками созданы и поддерживаются состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Они препятствуют увеличению концентрации CO_2 в атмосфере, предотвращая перегрев Земли за счёт парникового эффекта. Созданная в результате фотосинтеза кислородная атмосфера защищает живое от губительного коротковолнового ультрафиолетового излучения.

В растениях аккумулируется лишь 1—2 % солнечной энергии. Поэтому имеется огромная перспектива повышения урожайности сельскохозяйственных растений путём селекции сортов с высокой эффективностью фотосинтеза, создания благоприятной для светопоглощения структуры посевов. В связи с этим особенно актуальной становится разработка теоретических основ управления фотосинтезом.

Вопросы и упражнения

1. Укажите, какие вещества образуются в световой стадии фотосинтеза, а какие в темновой. Какие при этом должны соблюдаться условия?
2. Почему при фотосинтезе энергия солнечного света, падающего на лист, переходит в химическую энергию органических соединений с эффективностью всего около 1—2 %? Какова судьба остальной энергии?
3. В настоящее время говорят об экологических аспектах фотосинтеза. Как вы это понимаете?
4. Сравните хемосинтез и фотосинтез по следующим признакам:
 - что является источником энергии;
 - откуда берутся электроны и протоны;
 - в виде чего запасается энергия;
 - какое соединение углерода используется для синтеза органических веществ.

§ 14

Обеспечение клеток энергией
путём окисления органических веществ

- Гликолиз • Пировиноградная кислота • Ацетилкофермент А • Цикл Кребса
- НАД • Н • ФАД • H_2 • Цепь переноса электронов • Окислительное фосфорилирование • Брожение

Для гетеротрофов окисление органических соединений служит единственным способом получения энергии. Фотосинтетики этот путь используют с наступлением темноты, когда прекращается световая фаза фотосинтеза.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ОКИСЛЕНИЯ. Суть окислительно-восстановительных реакций состоит в перемещении электронов или атомов водорода от одних молекул к другим.

NB

Потерю электронов или атома водорода каким-либо соединением называют *окислением*, присоединение электронов или атома водорода — *восстановлением*. Окисляемое вещество является донором электронов или водорода, а восстанавливаемое — их акцептором. Реакция окисления сопровождается выделением энергии.

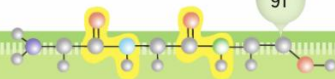
Электроны в составе молекул органических соединений обладают большим запасом энергии, поскольку находятся на высоких энергетических уровнях этих молекул. Перемещаясь с высшего на более низкий энергетический уровень своей или какой-либо другой молекулы либо атома, электроны высвобождают энергию.

NB

Конечным акцептором электронов чаще всего служит кислород. В этом и состоит его главная биологическая роль, именно для этой цели аэробным организмам необходим кислород воздуха. Окисление органических веществ в клетках с целью получения энергии (так называемое биологическое окисление) заканчивается образованием воды и углекислого газа.

При окислении органических веществ в процессе горения почти вся энергия одновременно выделяется в виде тепла. Клетка же одновременно не может использовать такое количество энергии. Процессы биологического окисления протекают ступенчато, т. е. в несколько этапов, при участии ферментов и переносчиков электронов. Энергия при этом выделяется и используется клеткой также ступенчато, небольшими порциями. 55 % этой энергии превращается в энергию высокоэнергетических связей АТФ и других молекул — аккумуляторов энергии.

В процессе биологического окисления электроны, отрываемые от субстрата, перемещаются по нисходящей «лестнице» переносчиков. Выделяющееся при этом тепло успевает рассеяться во внешнюю среду, не повреждая чувствительных к нагреванию белков и других макромолекул клетки. Тепловая энергия служит теплокровным животным для поддержания постоянной температуры тела, которая большей частью значительно выше температуры окружающей среды.



Количество выделяемого тепла регулируется, возрастая при понижении температуры внешней среды.

Один из основных источников энергии для клеток — окисление глюкозы. Этот моносахарид образуется в клетках растений в темновой фазе фотосинтеза. Вследствие ферментативной полимеризации тысячи молекул глюкозы соединяются между собой и образуют полисахариды: в клетках растений — крахмал, а в клетках животных и грибов — гликоген. Это энергетические ресурсы клеток. При недостаточном поступлении органических веществ в клетки животных или при прекращении фотосинтеза в клетках растений эти запасные полисахариды расщепляются ферментами до глюкозы, которая далее окисляется и служит таким образом источником энергии.

ГЛИКОЛИЗ. Ферментативное расщепление и бескислородное окисление глюкозы называют **гликолизом**.

Гликолиз протекает в цитоплазме. Ферменты, окисляющие глюкозу, составляют биохимический конвейер. При этом одна шестиуглеродная молекула глюкозы $C_6H_{12}O_6$ ступенчато расщепляется и окисляется при участии ферментов до двух трёхуглеродных молекул пировиноградной кислоты $CH_3-CO-COOH$. В этом превращении глюкозы последовательно участвуют девять разных ферментов.

Если мы сравним число атомов в двух молекулах пировиноградной кислоты $CH_3COSOON$ и в молекуле глюкозы $C_6H_{12}O_6$, то увидим, что в процессе гликолиза молекула глюкозы не только расщепляется на две трёхуглеродные молекулы, но и теряет четыре атома водорода, т. е. окисляется. Акцептором водорода в этих реакциях служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида (**НАД⁺**), которые похожи по структуре на **НАДФ⁺** и отличаются только отсутствием остатка фосфорной кислоты.

В процессе гликолиза две молекулы **НАД⁺** восстанавливаются до **НАД·Н**; запасённая в них энергия в дальнейшем используется для синтеза пяти молекул **АТФ**. На первых этапах гликолиза тратится две молекулы **АТФ** на фосфорилирование глюкозы и образующего из неё фруктозо-6-фосфата, зато на последних этапах выделяется энергия, достаточная для синтеза четырёх молекул **АТФ**. Таким образом, энергетический баланс бескислородного расщепления глюкозы (в процессе гликолиза) составляет две молекулы **АТФ**, а с учётом восстановленных молекул **НАД·Н** — семь молекул **АТФ**:



Присутствие в клетке кислорода обеспечивает дальнейшее окисление образовавшейся в результате гликолиза пировиноградной кислоты.

ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ. Молекулы пировиноградной кислоты переходят в митохондрии, где окисляются до CO_2 и H_2O в ходе цикла ферментативных реакций, который называют **циклом Кребса** по имени исследователя, открывшего его, или **циклом трикарбонных кислот**, которые образуются в этом цикле как промежуточные продукты (рис. 43).

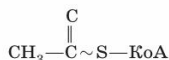
NB

В то время как ферменты гликолиза находятся в цитозоле клеток, вне клеточных органов, все ферменты цикла трикарбонных кислот локализованы в митохондриях, в их внутреннем пространстве, которое заполнено матриксом.

Попадая в митохондрию, на первом этапе пировиноградная кислота окисляется и превращается в богатое энергией производное уксусной кислоты — **ацетилкофермент А**.

Кофермент А (КоА) содержит реакционноспособную тиоловую группу ($-\text{SH}$) ($\text{HS}-\text{CoA}$). В состав кофермента А входит витамин пантотеновая кислота. Человек получает её благодаря жизнедеятельности симбиотических бактерий кишечника. КоА является коферментом очень многих ферментов, осуществляя перенос остатков органических кислот.

В ходе окисления пировиноградной кислоты кофермент А присоединяет образовавшийся остаток уксусной кислоты, образуя богатую энергией молекулу



Отщепившаяся при этом молекула CO_2 улетучивается в атмосферу в составе выдыхаемого воздуха. Кроме того, происходит восстановление НАД^+ до $\text{НАД} \cdot \text{H}$.

Не только глюкоза может служить источником энергии. Окисляются в клетках и жирные кислоты, которые образуются благодаря расщеплению жиров ферментами *липазами*. В конечном итоге в результате окисления жирных кислот также образуется ацетил-КоА и восстанавливаются акцепторы электронов НАД^+ до $\text{НАД} \cdot \text{H}$. В цикле Кребса происходит восстановление акцепторов ещё одного типа — **ФАД** в **ФАД** · H_2 (ФАД — это флавинадениндинуклеотид). Энергия, запасённая в молекулах $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$, также используется далее для синтеза АТФ.

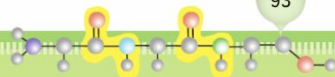
Если в клетках возникает дефицит и глюкозы, и жирных кислот, окисление может подвергаться ряд аминокислот. При этом также образуется ацетил-КоА или органические кислоты, которые окисляются далее в цикле трикарбоновых кислот. Аминокислоты — это последний энергетический резерв, который поступает в «топку» биологического окисления, когда исчерпаны другие резервы организма. Аминокислоты — дорогой строительный материал, и они в основном служат для синтеза белков.

NB

При окислении глюкозы, жирных кислот и некоторых аминокислот образуется одинаковый конечный продукт — ацетил-КоА, с которого начинается цикл Кребса.

Следовательно, в цикл трикарбоновых кислот поступают молекулы ацетил-КоА из разных энергетических источников. Что бы мы ни съели — хлеб, масло, картофель или иную пищу — при расщеплении крахмала картофеля или хлеба пищеварительными ферментами образуются молекулы глюкозы, а при расщеплении жиров образуются жирные кислоты. Они поступают в кровь, доставляются в клетки и там расщепляются и окисляются до ацетил-КоА.

Полученный на первом этапе окисления пировиноградной кислоты в митохондрии остаток уксусной кислоты переносится с ацетил-КоА на молекулу четырёхуглеродной щавелевоуксусной кислоты. При этом образуется трикарбоновая



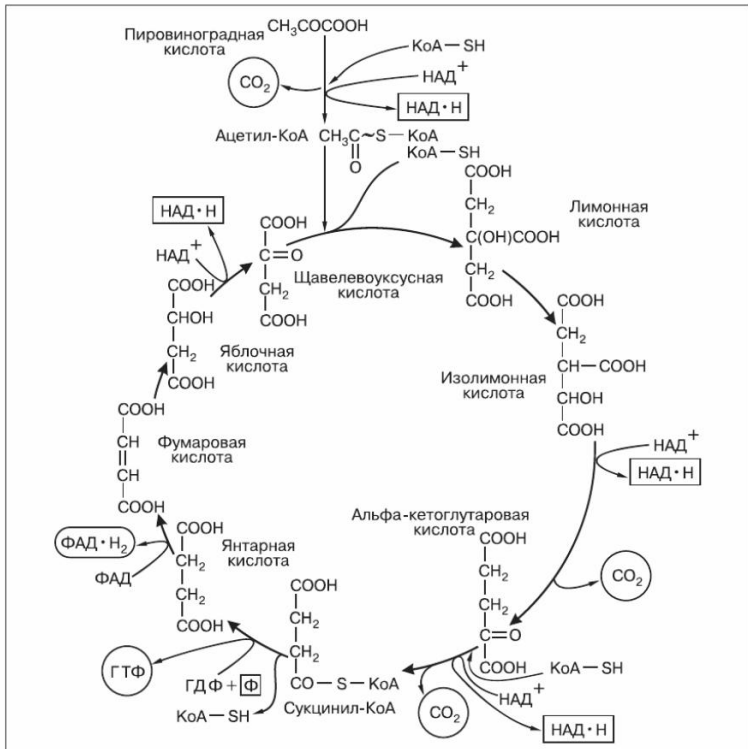


Рис. 43. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

лимонная кислота (в её остове уже не два атома углерода, как в ацетил-КоА, а шесть и соответственно три карбоксильные группы COOH).

В ходе последующих ферментативных реакций лимонная кислота окисляется. При этом восстанавливаются три молекулы NAD^+ в $\text{NAD}\cdot\text{H}$, одна молекула ФАД в $\text{ФАД}\cdot\text{H}_2$ и образуется одна молекула гуанозинтрифосфата (ГТФ) с высокоэнергетической фосфатной связью. Энергия ГТФ используется для фосфорилирования АДФ и образования АТФ.

Лимонная кислота теряет два углеродных атома, за счёт которых образуются две молекулы CO_2 . В сумме, в результате семи последовательных ферментативных реакций, шестиуглеродная лимонная кислота превращается в четырёхуглеродную щавелевоуксусную кислоту. Образовавшаяся молекула щавелево-

уксусной кислоты соединяется с новой молекулой ацетил-КоА, поступающей на этот циклический «конвейер» ферментов. При этом вновь образуется молекула лимонной кислоты, которая ступенчато окисляется до щавелевоуксусной кислоты, и цикл повторяется.

Эти реакции схематически изображены на рисунке 43. В составе лимонной кислоты как бы сгорают присоединившийся остаток уксусной кислоты (в составе ацетил-КоА). При этом образуется углекислый газ; ионы водорода (протоны) и электроны переносятся на акцепторы — НАД⁺ и ФАД. Таким образом, энергия химических связей органических веществ (углеводов, жиров, белков) накапливается в молекулах НАД · Н, ФАД · Н₂ и ГТФ.

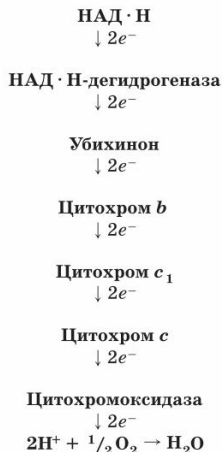
ЦЕПЬ ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНОВ. ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ. Следующий этап биологического окисления служит для превращения энергии, запасённой в НАД · Н и ФАД · Н₂ в процессе гликолиза и цикле трикарбоновых кислот, в энергию высокоэнергетических связей молекул АТФ.

В ходе этого процесса электроны от НАД · Н и ФАД · Н₂ перемещаются по многоступенчатой цепи переноса электронов к конечному их акцептору — молекулярному кислороду. Это цепь процессов окисления-восстановления. При переходе электрона со ступени на ступень освобождается энергия, которая служит для фосфорилирования АДФ в АТФ. Поскольку в этом процессе окисление сопряжено с фосфорилированием, то его называют **окислительным фосфорилированием**. Окислительное фосфорилирование открыл в 1931 г. выдающийся отечественный биохимик Владимир Александрович Энгельгардт (1894—1984).

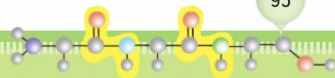
В цепь переноса электронов, локализованную во внутренней мембране митохондрий, входит ряд переносчиков, расположенных в порядке возрастающей способности акцептировать электроны. Самый сильный акцептор электронов, т. е. самый сильный окислитель, — кислород — подходит к концу цепи.

Промежуточными переносчиками электронов служат убиноин, цитохромы *b*, *c*₁ и фермент *цитохромоксидаза*. Убиноин представляет собой соединение, способное при участии фермента НАД · Н-дегидрогеназы принимать электроны окисляемого НАД · Н и передавать их на цитохром *b*. Цитохромы представляют собой белки, к которым присоединены молекулы гема (железопорфирина), подобные тем, которые содержатся в составе гемоглобина эритроцитов (схема 2).

Схема 2



Токсическое воздействие на организм угарного газа СО, сероводорода Н₂S и цианидов связано с их способностью ингибировать цитохромоксидазу и блокировать таким образом перенос электронов к кислороду.



Ионы водорода, отщипнувшиеся от $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ и $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$, накапливаются в матрице и за счёт энергии переноса возбуждённых электронов перемещаются в межмембранное пространство, образуя протонный резервуар. Разница в концентрациях протонов в матрице митохондрий и в межмембранном пространстве достигает одной единицы рН.

На двух сторонах внутренней мембраны возникает разность потенциалов. Во внутренней мембране митохондрий встроены молекулы *АТФ-синтазы* — фермента, образующего АТФ из АДФ и остатка фосфорной кислоты. Когда разность потенциалов достигает определённой величины, протоны начинают двигаться через канал в молекуле фермента и их энергия расходуется на синтез АТФ. В матрице митохондрий катионы H^+ , соединяясь с кислородом, образуют воду (рис. 44).

Принято считать, что число протонов, откачиваемых из матрикса при переносе пары электронов от $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ к O_2 , равно десяти, а от $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$ — шести. Число протонов, при возвращении которых в матрикс возникает протондвижущая сила, достаточная для синтеза одной молекулы АТФ, принимают равным четырём. Таким образом, «стоимость» одного $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ равна 2,5АТФ, а одного $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$ — 1,5АТФ.

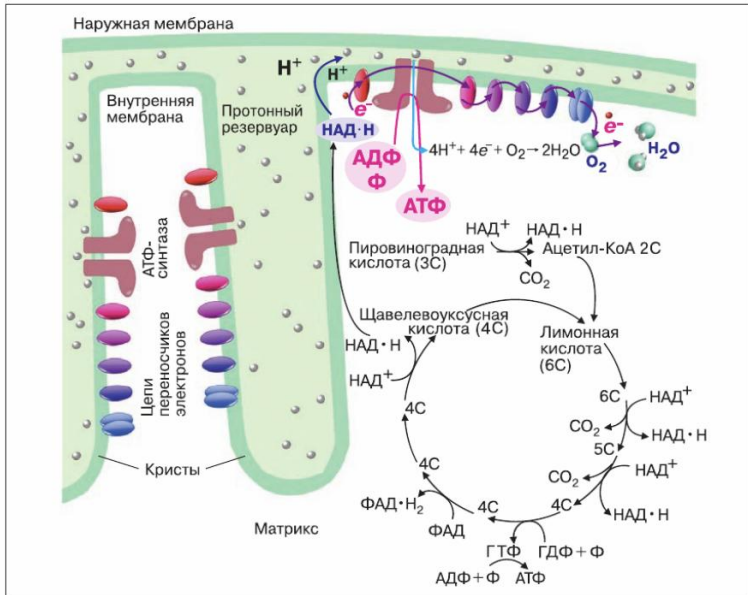


Рис. 44. Схема расположения цикла Кребса и цепи переноса электронов в митохондрии

NB

В цикле трикарбоновых кислот образуется углекислый газ CO_2 , а в цепи переноса электронов — вода H_2O . Это те же конечные продукты, которые образуются при сжигании органического топлива, но при этом ещё образуется и большое количество молекул АТФ.

Так используется энергия, запасённая в молекуле глюкозы, при доступе кислорода. При этом одна молекула глюкозы полностью окисляется до шести молекул CO_2 и шести молекул H_2O , а энергия её преобразуется в энергию 32 молекул АТФ¹.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ВЫХОД ПОЛНОГО ОКИСЛЕНИЯ ГЛЮКОЗЫ. Подсчитаем выход АТФ при полном окислении одной молекулы глюкозы.

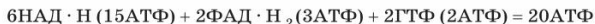
При гликолизе:



При окислении пировиноградной кислоты (2 молекулы на 1 молекулу глюкозы):



При окислении ацетил-КоА (2 молекулы на 1 молекулу глюкозы) в цикле Кребса:



Уравнение полного окисления глюкозы можно записать следующим образом:

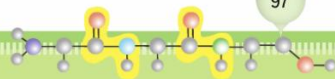


Надо помнить, что две молекулы АТФ (из тридцати двух) расходуются на перенос двух молекул $\text{НАД} \cdot \text{Н}$, образованных в цитозоле при гликолизе, в матрикс митохондрии.

При дефиците кислорода или полном его отсутствии в клетках происходит только гликолиз. Молекула глюкозы расщепляется и окисляется до двух молекул пировиноградной кислоты, которая превращается в молочную кислоту. Энергии, выделяемой в этом случае, хватает только на две молекулы АТФ. Это результат неполного окисления глюкозы, благодаря которому клетки также могут некоторое время получать энергию. Быстрый бег, даже на короткие дистанции, может вызвать у нас одышку. Это молочная кислота, которая образовалась при недостатке кислорода, возбуждает дыхательный центр мозга и заставляет нас часто дышать, чтобы насытить кровь кислородом и окислить молочную кислоту.

БРОЖЕНИЕ. Эволюционно более ранняя форма получения энергии — частичное восстановление пировиноградной кислоты в бескислородных условиях, называемое **брожением**. В процессе брожения используются молекулы $\text{НАД} \cdot \text{Н}$,

¹ До недавнего времени считалось, что при полном окислении одной молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ (эта цифра встречается во многих учебниках). Исследования последних лет показали, что цифра меньше: 32 молекулы (см.: *Нельсон Д., Кокс М. Основы биохимии* Ленинджера. Т. 2: Биоэнергетика и метаболизм. — М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014).



полученные в ходе гликолиза. В клетках животных и молочнокислых бактерий пировиноградная кислота восстанавливается до молочной кислоты (*молочнокислое брожение*). В результате общий энергетический выигрыш молочнокислого брожения оказывается равным всего двум молекулам АТФ на одну молекулу глюкозы. В организме человека молочная кислота может образовываться в мышцах при интенсивной физической нагрузке (см. выше) и в эритроцитах. На процессе молочнокислого брожения основано изготовление таких продуктов, как кефир, простокваша, квашеная капуста.

Дрожжи и некоторые анаэробные бактерии осуществляют *спиртовое брожение*, т. е. превращают пировиноградную кислоту в этанол и CO_2 . Пиво, вино, крепкие напитки — результат жизнедеятельности этих микроорганизмов. Незаменимы дрожжи также при выпечке хлеба. На основе механизмов брожения создаются современные биотехнологии сыроварения, производства йогуртов, новых видов хлебобулочных изделий (см. главу XIII во второй части учебника).

У бактерий продуктами брожения могут быть муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, янтарная кислоты.

Вопросы и упражнения

1. В каких частях животной клетки происходят биоэнергетические процессы? Какие вещества вступают в энергообмен и какие изменения они претерпевают? Нарисуйте обобщающую схему энергообмена, используя знания о строении клетки и оргanelл, а также схемы гликолиза и цикла Кребса.
2. Объясните потребность большинства живых организмов в кислороде. Как образуются в клетке углекислый газ и вода?
3. Растительная клетка на синтез одной молекулы глюкозы в ходе фотосинтеза затрачивает энергию, эквивалентную энергии 48 молекул АТФ (проверьте это утверждение, произведя подсчёт). При полном окислении одной молекулы глюкозы в той же клетке образуется всего 32 молекулы АТФ. Что происходит с остальной энергией?
4. Для приготовления шашлыка мясо домашних животных вымачивают в уксусе. Мясо загнанных на охоте животных используют без предварительного вымачивания. Как вы думаете, почему?
5. Почему после интенсивной физической нагрузки болят мышцы?



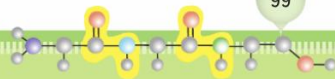
ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

1. Найдите ошибки в при ведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.

- 1) В фотосистемах электроны хлорофилла возбуждаются. 2) В процессе фотосинтеза вода используется для получения протонов и электронов. 3) В световой фазе происходит окисление НАДФ · Н. 4) В фотосистеме II происходит перекачивание протонов из тилакоидов. 5) Для синтеза одной молекулы глюкозы используется энергия, эквивалентная 32 молекулам АТФ.

2. Какие организмы более эффективно используют энергию, получаемую при анаэробном расщеплении глюкозы — бактерии или животные? Почему? Приведите расчёт.

3. Сколько молекул АТФ получится при полном окислении молекулы глюкозы? Проведите расчёты исходя из того, что 1 молекула НАД · Н даёт при окислительном фосфорилировании 2,5 молекулы АТФ, 1 молекула ФАД · Н₂ — 1,5 молекулы АТФ.
4. Сколько молекул АТФ получится при окислении молекулы ацетил-КоА? Приведите расчёт.
5. Эритроциты млекопитающих не имеют не только ядра, но и митохондрий. За счёт чего они получают энергию?
6. В ходе гликолиза сначала происходит фосфорилирование гексозы, при котором потребляется две молекулы АТФ. Фосфорилированная гексоза распадается на две молекулы глицеральдегидфосфата, который окисляется до пировиноградной кислоты. При этом образуется одна молекула НАД · Н и две молекулы АТФ. Рассчитайте, сколько молекул АТФ получится при полном окислении одной молекулы глицеральдегидфосфата.
7. Глицерол, полученный при гидролизе жиров в цитоплазме, сначала фосфорилируется с затратой одной молекулы АТФ, а затем окисляется до пировиноградной кислоты. При этом образуется две молекулы АТФ и две молекулы НАД · Н. Сколько молекул АТФ получится при полном окислении одной молекулы глицерола в клетке? Приведите расчёт.
8. Молекулы жирных кислот поступают в митохондрию с присоединённым на конце КоА. В матриксе они расщепляются на двухуглеродные фрагменты ацетил-КоА. При этом образуется одна молекула ФАД · Н₂ и одна молекула НАД · Н на каждую отщеплённую молекулу ацетил-КоА. Сколько молекул АТФ образуется при полном окислении пальмитиновой кислоты (её молекула содержит 16 атомов углерода)?
9. Для получения одной молекулы глюкозы в ходе фотосинтеза растительной клеткой было затрачено 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ · Н. В дальнейшем глюкоза была использована для обеспечения энергетических потребностей клетки. Рассчитайте КПД энергетической системы растительной клетки.
10. Получившиеся в результате расщепления жиров в пищеварительном тракте глицерол и жирные кислоты поступают в клетки. Молекула глицерола окисляется до пировиноградной кислоты с образованием одной молекулы АТФ и двух молекул НАД · Н, а пировиноградная кислота поступает в митохондрии. Каждая молекула жирной кислоты транспортируется в митохондрию с затратой одной молекулы АТФ. В митохондрии она с участием КоА расщепляется на двухуглеродные фрагменты. При отщеплении одного фрагмента образуется одна молекула ФАД · Н₂ и одна молекула НАД · Н. Образовавшиеся молекулы ацетил-КоА поступают в цикл Кребса. Рассчитайте, сколько молекул АТФ получится при окислении одной молекулы триглицерида, в состав которого входят стеариновая (18 атомов углерода), пальмитиновая (16 атомов углерода) и олеиновая (18 атомов углерода) кислоты.





ГЛАВА IV. наследственная информация и реализация её в клетке

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить:

- какое строение имеют молекулы ДНК, мРНК и тРНК;
- что такое 5'- и 3'-конец полинуклеотида;
- как устроены молекулы белков (в частности, гемоглобина);
- какую функцию в клетке выполняют ферменты;
- как устроены рибосомы прокариот и эукариот.

Изучив эту главу, вы сможете:

- установить связь между строением молекул ДНК и РНК и выполняемыми ими функциями;
- решать задачи на определение последовательности нуклеотидов ДНК и мРНК, антикодонов тРНК, последовательности аминокислот в молекуле белка, применяя знания о реакциях матричного синтеза, генетическом коде, принципе комплементарности;
- делать выводы об изменениях, которые произойдут в процессах матричного синтеза в случае изменения последовательности нуклеотидов ДНК;
- объяснить причину возникновения такого наследственного заболевания, как серповидноклеточная анемия;
- обосновать практическое значение генной инженерии.

- Матричный принцип • Генетическая информация
- Молекулярная биология

БЕЛКИ — ОСНОВА ВИДОВОЙ СПЕЦИФИЧНОСТИ. Одна из самых замечательных особенностей жизни состоит в том, что все живые существа характеризуются общностью строения клеток и происходящих в них процессов. Однако они имеют и много различий. Даже особи одного вида различаются по многим признакам: морфологическим, физиологическим, биохимическим. В конечном счёте сходство и различие организмов определяется набором белков.

NB

Каждый вид животных, растений, грибов и бактерий имеет особый, только ему присущий набор белков, т. е. белки служат основой **видовой специфичности**.

Некоторые белки, выполняющие одинаковые функции, могут иметь одинаковое строение у разных видов. Например, инсулин — гормон поджелудочной железы, регулирующий уровень сахара в крови, одинаков у собаки и у человека. Однако многие белки, выполняя одну и ту же функцию, несколько различаются по строению у разных представителей одного и того же вида. Примером могут служить ферменты, определяющие строение антигенов групп крови у человека (см. § 41). Такое разнообразие белков обуславливает *индивидуальную специфичность* организмов.

На Земле нет двух людей, у которых все белки были бы одинаковыми. Даже организмы однояйцевых близнецов содержат разные наборы антигенов в зависимости от попавших в них антигенов.

Известно, что в эритроцитах (красных кровяных клетках) содержится гемоглобин, который доставляет кислород ко всем клеткам тела. Гемоглобин состоит из железосодержащего пигмента — гема и белка — глобина. Глобин состоит из четырёх полипептидных цепей (двух α - и двух β -цепей) (см. рис. 7). После установления первичной структуры белка, т. е. последовательности аминокислот в каждой цепи, было выяснено, с помощью каких связей между радикалами аминокислот образуется его третичная и четвертичная структура. Все здоровые люди имеют гемоглобин с одинаковой первичной и пространственной структурой. У людей, страдающих серповидно-клеточной анемией — тяжёлым наследственным заболеванием, эритроциты похожи не на диски, как обычно, а на серпы (рис. 45). Такое изменение

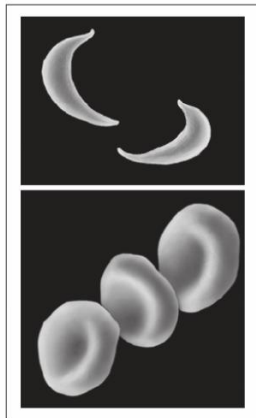
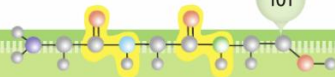


Рис. 45. Электронно-микроскопические фотографии серповидно-клеточных (вверху) и нормальных (внизу) эритроцитов



формы клеток происходит из-за различия в первичной структуре гемоглобина у больных людей. В β -цепи нормального гемоглобина на шестом месте от NH_2 -конца стоит глутаминовая кислота, отрицательно заряженный радикал которой электростатически связан с положительно заряженным радикалом лизина. При серповидноклеточной анемии глутаминовая кислота заменена на аминокислоту валин с гидрофобным радикалом (рис. 46). Из 574 аминокислот, входящих в состав гемоглобина, заменены только две (по одной в каждой β -цепи). Но это приводит к существенному изменению третичной и четвертичной структуры белка и, как следствие, к изменению формы и нарушению функции эритроцита. Такой дефектный гемоглобин образует нерастворимые фибриллы и плохо справляется со своей задачей — переносом кислорода. На этом примере мы видим, что форма и функции клеток зависят от структуры входящих в их состав белков.

МАТРИЧНЫЙ ПРИНЦИП. Каким же образом в содержащих ядра клетках кроветворных органов здорового человека, из которых образуются зрелые, утратившие ядро эритроциты, синтезируются миллионы идентичных молекул гемоглобина без единой ошибки в последовательности аминокислот? Почему в эритроцитах больных серповидноклеточной анемией все молекулы гемоглобина имеют одну и ту же ошибку в одном и том же месте?

Чтобы ответить на эти вопросы, для начала рассмотрим следующий пример. В каждом учреждении (в том числе и в вашей школе) имеется печать, с помощью которой заверяют официальные документы. Она является *матрицей* (о образцом, шаблоном) для получения отпечатков. Во всех аттестатах одноклассников будет стоять одинаковый отпечаток с номером школы и названием населённого пункта. Если на самой печати имеется ошибка, то она одинаково воспроизведётся во всех аттестатах.

Непосредственно роль матриц для синтеза белков в клетках выполняют молекулы мРНК (см. § 7). Образцом же для изготовления РНК-матриц служит молекула ДНК.

ДНК каждой клетки несёт информацию не только о структурных белках, определяющих форму клетки, но и обо всех ферментах, белковых гормонах, рецепторах и др. Вы уже знаете, что ферменты — это катализаторы биохимических реакций. С помощью ферментов в клетке образуются аминокислоты и нуклеотиды, синтезируются жиры и углеводы, всасываются или выводятся различные соли, происходит множество сложных биохимических превращений. Практически все признаки клеток и организма в целом определяются белками. Например, цвет глаз зависит от наличия фермента, который катализирует синтез красящего вещества (пигмента) радужной оболочки. Разные ферменты ката-

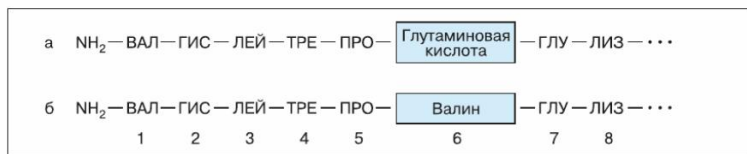


Рис. 46. Первичная структура β -цепи гемоглобина здоровых людей (а) и больных серповидноклеточной анемией (б)

лизируют образование разных пигментов. Различие в росте у людей зависит от интенсивности образования белкового гормона роста. Подобных примеров множество.

NB

Молекулы ДНК являются матрицами для образования всех видов РНК, а мРНК служат матрицами для синтеза белков. Дочерние молекулы ДНК также создаются по матричному принципу.

Таким образом, в ДНК заключена вся информация о структуре и функциях клеток, о всех признаках каждой клетки и организма в целом. Эту информацию называют **генетической информацией**.

ДНК — НОСИТЕЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ. Каждый белок представлен одной или несколькими полипептидными цепями. Участок ДНК, несущий информацию об одной полипептидной цепи, называют *геном*. (Генами также называют участки ДНК, содержащие информацию о первичной структуре рРНК, тРНК или регуляторных РНК.) Каждая молекула ДНК содержит множество разных генов. Совокупность молекул ДНК клетки выполняет функцию носителя генетической информации.

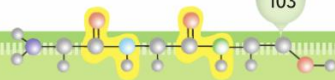
Из истории науки

Идея о том, что генетическая информация записана на молекулярном уровне и что синтез белка идёт по матричному принципу, впервые была сформулирована ещё в 20-х гг. XX в. выдающимся русским биологом Николаем Константиновичем Колюцовым (1872—1940).

Благодаря способности к удвоению молекулы ДНК могут копироваться. Копии ДНК расходятся при делении по двум дочерним клеткам, каждая из которых вследствие этого будет иметь ту же информацию, которая содержалась в материнской клетке. Так как гены — это участки молекул ДНК, то две клетки, образующиеся при делении, имеют идентичные наборы генов. Новые клетки многоклеточного организма возникают в результате последовательных делений. Значит, случайно возникшая ошибка в гене одной клетки будет воспроизведена в генах миллионов её потомков.

Теперь мы можем ответить на вопрос, почему все эритроциты больного серповидноклеточной анемией имеют одинаково дефектный гемоглобин. Ошибка произошла в гене, несущем информацию о β -цепи белка. Копией гена являются тысячи идентичных молекул мРНК (см. § 16). По каждой из них, как по матрице, в эритроблестах — содержащих ядра предшественниках эритроцитов — сотни раз синтезируется неправильный белок. Дети получают дефектные гены от родителей через их половые клетки. Генетическая информация передаётся как от материнской клетки дочерним клеткам, так и от родителей детям. *Единицей генетической, или наследственной, информации является ген.*

Науку о механизмах хранения, воспроизведения, передачи и реализации генетической информации называют **молекулярной биологией**.



Вопросы и упражнения

1. Каким образом индивидуальная специфичность организмов отражена в особенностях строения белковых молекул?
2. Что такое ген? Почему нарушение в строении гена в одной клетке может многократно повториться в генах её потомков?

§ 16

Транскрипция. Генетический код

- Матричная РНК • РНК-полимераза • Транскрипция • Оперон • Промотор
- Генетический код • Кодон

ПРОЦЕСС ТРАНСКРИПЦИИ. ДНК — носитель генетической информации в клетке — непосредственного участия в синтезе белков не принимает. В клетках эукариот молекулы ДНК содержатся в ядрах в форме хромосом и отделены ядерной оболочкой от цитоплазмы, где происходит синтез белков. К рибосомам — местам сборки белков — высылаются из ядра несущий информацию посредник, способный пройти через поры ядерной оболочки. Таким посредником служит **матричная (информационная) РНК** — мРНК¹. По принципу комплементарности она синтезируется на ДНК при участии фермента, называемого *РНК-полимеразой*. Процесс считывания (вернее, списывания), или синтеза РНК, осуществляемый РНК-полимеразой по матрице ДНК, называют **транскрипцией** (от лат. *transcriptio* — переписывание). Информационная РНК — это одонитевая молекула, и транскрипция идёт по одной цепи двунитовой молекулы ДНК. Если в транскрибируемой нити ДНК стоит нуклеотид Г, то РНК-полимераза включает в РНК Ц, если стоит Т — включает А, если стоит А — включает У (в состав РНК не входит Т) (рис. 47).

По длине каждая из молекул РНК в сотни и даже тысячи раз короче ДНК.

NB

Информационная РНК является копией не всей молекулы ДНК, а только её части — одного **гена** у эукариот или одного **оперона** (группы рядом расположенных генов, несущих информацию о структуре белков, участвующих в одной биохимической цепи реакций) у прокариот.

В начале каждого оперона у прокариот или перед каждым геном у эукариот находится своего рода посадочная площадка для РНК-полимеразы, называемая **промотором**. Это специфическая последовательность нуклеотидов ДНК, которую фермент «узнаёт» благодаря химическому сродству. Только присоединившись к промотору, РНК-полимераза способна начать синтез РНК. Дойдя до конца оперона (или отдельного гена у эукариот), фермент встречает сигнал (в виде определённой последовательности нуклеотидов), означающий конец считывания. Готовая мРНК отходит от ДНК и направляется к месту синтеза белков.

¹ По-английски *messenger RNA (mRNA)*, т. е. РНК-посланник.

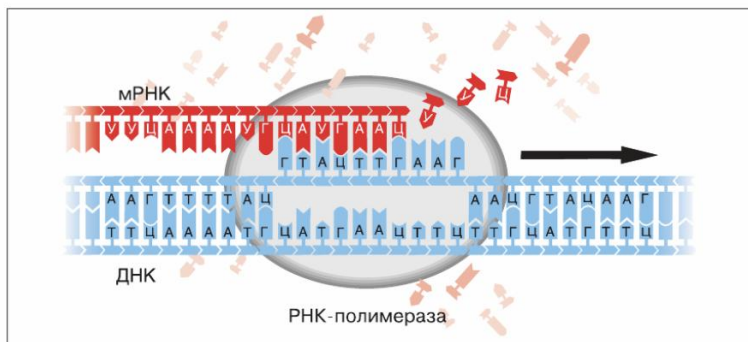


Рис. 47. Схема образования мРНК по матрице ДНК

В процессе транскрипции у всех организмов можно выделить четыре стадии:

- 1) *связывание* РНК-полимеразы с промотором;
- 2) *инициация* — начало синтеза. Она заключается в образовании первой фосфодиэфирной связи между АТФ или ГТФ и вторым нуклеотидом синтезирующейся молекулы РНК;
- 3) *элонгация* — рост цепи РНК, т. е. последовательное присоединение нуклеотидов друг к другу в том порядке, в котором стоят комплементарные им нуклеотиды в транскрибируемой нити ДНК. Скорость элонгации достигает 50 нуклеотидов в секунду;
- 4) *терминация* — завершение синтеза РНК.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД. Благодаря процессу транскрипции в клетке информация передаётся от ДНК к мРНК и при трансляции реализуется в белке:

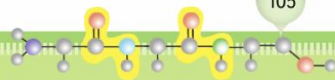


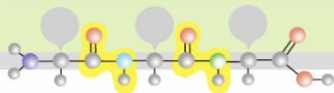
Генетическая информация, содержащаяся в ДНК и в мРНК, заключена в последовательности нуклеотидов в молекулах.

Каким же образом происходит перевод информации с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот? Такой перевод осуществляется с помощью генетического кода. Код, или шифр, — это система символов для перевода одной формы информации в другую. **Генетический код** — это система записи информации о последовательности аминокислот в белках с помощью последовательности нуклеотидов в матричной РНК. (Служащая носителем генетической информации ДНК непосредственного участия в синтезе белков не принимает.)

Насколько важна именно последовательность расположения одних и тех же элементов (четырёх нуклеотидов в РНК) для понимания и сохранения смысла информации, можно убедиться на простом примере: переставив буквы в слове «код», мы получим слово с иным значением: «док».

СВОЙСТВА ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА. 1. *Код триплетен.* В состав РНК входят четыре нуклеотида: А, Г, Ц, У. Если бы мы пытались обозначать одну





аминокислоту одним нуклеотидом, то 16 из 20 аминокислот остались бы не зашифрованы. Двухбуквенный код позволил бы зашифровать 16 аминокислот (из четырёх нуклеотидов можно составить 16 различных комбинаций, в каждой из которых имеется два нуклеотида). Природа создала трёхбуквенный, или триплетный, код. Это означает, что *каждая из 20 аминокислот зашифрована последовательностью из трёх нуклеотидов*, называемой **триплетом** или **кодоном**. Из четырёх нуклеотидов можно создать 64 различные комбинации по три нуклеотида в каждой ($4 \cdot 4 \cdot 4 = 64$). Этого с избытком хватает для кодирования 20 аминокислот, и, казалось бы, 44 кодона являются лишними. Однако это не так.

2. *Код вырожден*. Это означает, что *каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном* (от двух до шести). Исключение составляют аминокислоты метионин и триптофан, каждая из которых кодируется только одним триплетом (это видно из таблицы 3).

Таблица 3

Генетический код

Аминокислота	Кодирующие триплеты (кодоны)
Аланин	ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ
Аргинин	ЦГУ, ЦГЦ, ЦГА, ЦГГ, АГА, АГГ
Аспарагин	ААУ, ААЦ
Аспарагиновая кислота	ГАУ, ГАЦ
Валин	ГУУ, ГУЦ, ГУА, ГУГ
Гистидин	ЦАУ, ЦАЦ
Глицин	ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ
Глутамин	ЦАА, ЦАГ
Глутаминовая кислота	ГАА, ГАГ
Изолейцин	АУУ, АУЦ, АУА
Лейцин	ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ, УУА, УУГ
Лизин	ААА, ААГ
Метионин	АУГ
Пролин	ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ
Серин	УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ
Тирозин	УАУ, УАЦ
Треонин	АЦУ, АЦЦ, АЦА, АЦГ
Триптофан	УГГ
Фенилаланин	УУУ, УУЦ
Цистеин	УГУ, УГЦ
Стол-кодоны	УАА, УАГ, УГА

3. *Код однозначен. Каждый кодон шифрует только одну аминокислоту.* Например, у всех здоровых людей в гене, несущем информацию о β -цепи гемоглобина, триплет **ГАА** или **ГАГ**, стоящий на шестом месте, кодирует глутаминовую кислоту. У больных серповидноклеточной анемией второй нуклеотид в этом триплете заменён на **У**. Как видно из таблицы 3, триплеты **ГГА** и **ГГУ**, которые в этом случае образуются, кодируют аминокислоту валин. К чему приводит такая замена, вы уже знаете из § 15.

4. *Между генами имеются «знаки препинания».* В печатном тексте в конце каждой фразы стоит точка. Несколько связанных по смыслу фраз составляют абзац. На языке генетической информации таким абзацем является оперон и комплементарная ему мРНК. Каждый ген в опероне прокариот или отдельный ген эукариот кодирует одну полипептидную цепочку — фразу. Так как в ряде случаев по матрице мРНК последовательно создаётся несколько разных полипептидных цепей, они должны быть отделены друг от друга. Для этого в генетическом коде имеются три специальных триплета — **УАА**, **УАГ**, **УГА**, каждый из которых обозначает прекращение синтеза одной полипептидной цепи. Таким образом, эти триплеты выполняют функцию знаков препинания. Они находятся в конце каждого гена; их называют **стоп-кодонами**.

5. *Внутри гена нет «знаков препинания».* Поскольку генетический код подобен языку, разберём это свойство на примере такой составленной из триплетов фразы:

жил был кот тих был сер мил мне тот кот

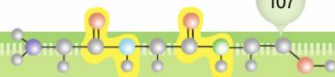
Смысл написанного понятен, несмотря на отсутствие знаков препинания. Если же мы уберём в первом слове одну букву (один нуклеотид в гене), но читать будем так же тройками букв, то получится бессмыслица:

илб ылк отт ихб ылс ерм илм нет отк от

Нарушение смысла возникает и при выпадении одного или двух нуклеотидов из гена. Белок, который будет считываться с такого «испорченного» гена, не будет иметь ничего общего с тем белком, который кодировался нормальным геном.

6. *Код универсален.* Генетический код един для всех живущих на Земле существ. У бактерий и грибов, пшеницы и хлопка, рыб и червей, лягушки и крокодила, собаки и человека одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты. Универсальность генетического кода является сильнейшим свидетельством в пользу единства происхождения и эволюции.

Генетический код митохондрий отличается от универсального. Отличия касаются значений одного-двух кодонов. Так, в митохондриях подавляющего большинства млекопитающих кодон **АУА** кодирует метионин, а в универсальном коде — изолейцин; кодон **УГА**, являющийся стоп-сигналом в универсальном коде, в митохондриях определяет включение в белок триптофана. Можно сказать, что митохондрии в клетках разных видов говорят на разных языках, но никогда — на языке клетки, в которой они находятся. По-видимому, это позволяет им сохранять относительную автономию в клетках, говорящих на одном языке — языке универсального кода.



Вопросы и упражнения

1. Как отражён в процессе транскрипции принцип комплементарности? В чём смысл такой точности переписывания информации с ДНК на мРНК?
2. Преобразуйте текст раздела «Свойства генетического кода» параграфа в таблицу или схему.

Задачи

3. Используя таблицу генетического кода, напишите последовательность нуклеотидов в участке ДНК, в котором закодирована информация о следующей последовательности аминокислот в белке: — аргинин — триптофан — тирозин — гистидин — фенилаланин —.

4. Определите, чем различаются пептиды, закодированные в следующих участках мРНК:

- 1) ...5'-ЦУУ ГГЦ УЦУ УГУ ГАЦ ЦАЦ ЦГУ-3' ...;
- 2) ...5'-УУА ГГГ АГУ УГЦ ГАУ ЦАУ АГГ-3'

Какое свойство генетического кода иллюстрируют пептиды, закодированные в этих участках?

§ 17

Биосинтез белков. Регуляция транскрипции и трансляции

- Трансляция • Транспортные РНК • Антикодон • АРСазы • Оператор
- Репрессор • Полисома • Факторы транскрипции • Экспрессия генов
- Регуляторные РНК • Структурные и регуляторные гены

ТРАНСЛЯЦИЯ. Матричная РНК, несущая сведения о первичной структуре белков, у эукариот синтезируется в ядре клетки. Пройдя через поры ядерной оболочки, мРНК направляется к рибосомам, где осуществляется расшифровка генетической информации: перевод её с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот. Синтез полипептидных цепей по матрице мРНК, происходящий на рибосомах, называют **трансляцией** (от лат. *translatio* — перевод).

Аминокислоты, из которых синтезируются белки, доставляются к рибосомам с помощью специальных РНК, называемых **транспортными РНК (тРНК)**. Эти небольшие молекулы, состоящие из 75—95 нуклеотидов, способны сворачиваться таким образом, что образуют структуры, напоминающие по форме клеверный лист (рис. 48). Такая вторичная структура тРНК обусловлена водородными связями между нуклеотидами, расположенными в разных частях молекулы. В клетке имеется столько же разных тРНК, сколько кодонов, шифрующих аминокислоты. На вершине «листа» каждой тРНК имеется последовательность из трёх нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам кодона в мРНК. Этот триплет нуклеотидов называют **антикодоном**. Специальный фермент АРСаза (аминоацил-тРНК-сингетаз) опознаёт третичную структуру тРНК и присоединяет к «черешку листа» аминокислоту — только ту, которая кодируется триплетом, комплементарным антикодону.

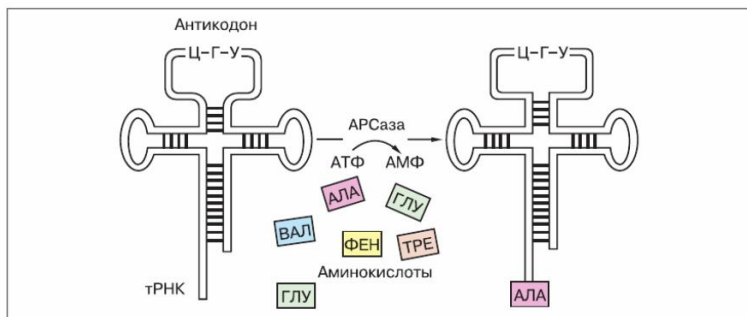


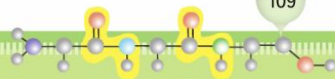
Рис. 48. Присоединение аминокислоты к тРНК (первый этап синтеза белка)

Третичная структура тРНК образуется за счёт изгибания молекулы и складывания боковых петель «трилистника». В проекции на плоскость молекула тРНК имеет форму латинской буквы L. тРНК, имеющие разные антикодоны, но одинаковую третичную структуру, называют *изоакцепторными*. Поскольку АРСаза узнаёт именно третичную структуру, она присоединяет к таким тРНК одну и ту же аминокислоту. На образование ковалентной связи между тРНК и «своей» аминокислотой тратится энергия одной молекулы АТФ.

Для того чтобы аминокислота включилась в полипептидную цепь, она должна оторваться от тРНК. Это становится возможным, когда тРНК поступает на рибосому и антикодон узнаёт свой кодон в мРНК. В рибосоме имеется два участка для связывания двух молекул тРНК (рис. 49). В один из этих участков, *акцепторный*, поступает тРНК, ковалентно связанная с аминокислотой; её антикодон комплементарен кодону (I). «Висящая» на конце тРНК аминокислота присоединяет (акцептирует) растущую цепь белка (II), между ними образуется пептидная связь. Транспортная РНК, к которой теперь присоединён растущий белок, перемещается вместе с кодоном матричной РНК в *донорный участок* рибосомы. В освободившийся акцепторный участок приходит новая тРНК, связанная с аминокислотой, которая шифруется очередным кодоном (III). Из донорного участка сюда вновь переносится оторвавшаяся полипептидная цепь и удлиняется ещё на одно звено. Аминокислоты в растущей полипептидной цепи соединены в той последовательности, в которой расположены шифрующие их кодоны в мРНК.

Когда на рибосоме оказывается один из трёх стоп-кодонов (УАА, УАГ, УГА), ни одна тРНК не может занять место в акцепторном участке. Дело в том, что не существует антикодонов, комплементарных стоп-кодонам. Оторвавшейся в донорном участке полипептидной цепи не к чему присоединиться в акцепторном участке, и она покидает рибосому. Синтез белка завершён.

У прокариот синтез белков начинается с того, что кодон АУГ, расположенный в мРНК на первом месте в копии с каждого гена, занимает в рибосоме такую позицию, что с ним взаимодействует антикодон особой тРНК, соединённой с *формилметионином* — метионином, к которому присоединена альдегидная,



или формильная, группа $\text{—C}\begin{matrix} \text{=O} \\ \text{H} \end{matrix}$. Эта изменённая форма метионина сразу попадает в донорный участок и выполняет роль заглавной буквы во фразе — с неё

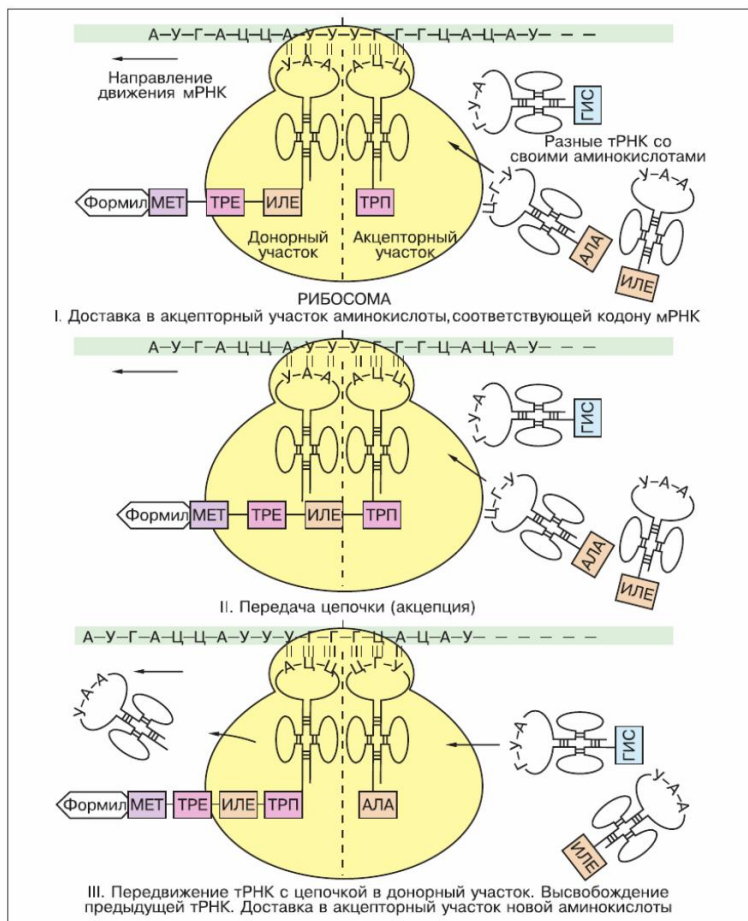


Рис. 49. Схема синтеза белка на рибосоме (второй этап синтеза белка)

в бактериальной клетке начинается синтез любой полипептидной цепи. Когда триплет АУГ стоит не на первом месте, а внутри копии с гена, он кодирует аминокислоту метионин. После завершения синтеза полипептидной цепи формильная группа отщепляется и на N-конце остаётся метионин. У эукариот в донорный участок попадает особая тРНК, связанная с метионином, с которого и начинается синтез любого белка.

Для увеличения производства белков мРНК часто проходит одновременно не по одной, а по нескольким рибосомам. Такую структуру, объединённую одной молекулой мРНК, называют **полисомой**. На каждой рибосоме в этом похожем на нитку бус конвейере синтезируются одинаковые полипептиды (рис. 50).

Аминокислоты бесперебойно поставляются к рибосомам с помощью транспортных РНК. Отдав аминокислоту, тРНК покидает рибосому и с помощью АРСазы соединяется с такой же аминокислотой. Высокая сложенность всех «служб комбината» по производству белков позволяет в течение нескольких секунд синтезировать полипептидные цепи, состоящие из сотен аминокислот.

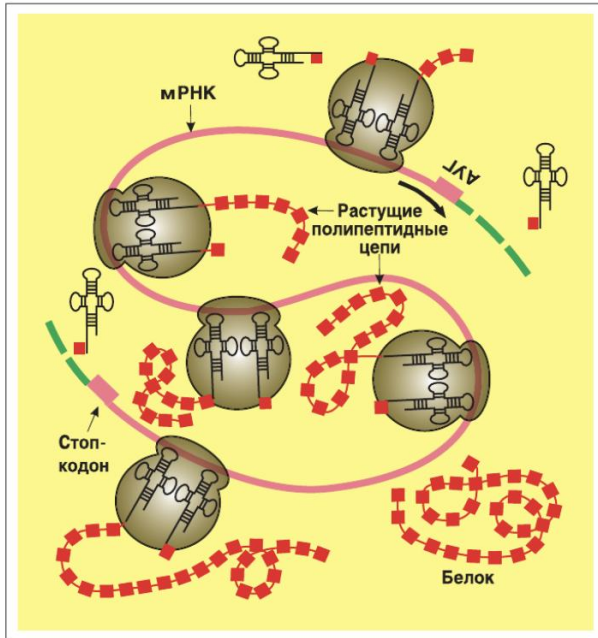
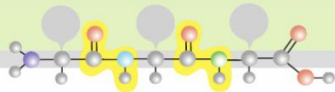


Рис. 50. Синтез белков на полисоме



РЕАЛИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ В КЛЕТКАХ. Клетки разных тканей одного многоклеточного организма отличаются набором ферментов и других белков. Например, амилаза — фермент, расщепляющий крахмал, вырабатывается как клетками слюнных желёз, так и поджелудочной железой человека, где, кроме того, синтезируется белковый гормон инсулин. Только в клетках — предшественниках эритроцитов образуется гемоглобин; только в клетках гипофиза синтезируется гормон роста. Но все эти разные клетки произошли из одной оплодотворённой яйцеклетки в результате множества делений, следуя одно за другим. Перед каждым делением в клетке происходит процесс удвоения ДНК — её репликация (см. § 18). Следовательно, во всех соматических клетках имеется одинаковый набор молекул ДНК — одна и та же генетическая информация о составе и структуре белков.

Почему же клетки, содержащие в своём ядре одинаковую генетическую информацию, производят различные белки? Дело в том, что в разных клетках *экспрессируются* разные гены, т. е. транскрибируются разные участки ДНК, образуются разные РНК и синтезируются разные белки.

NB

Специализация клетки определяется не всеми имеющимися в ней генами, а только теми, с которых информация была прочтена и реализована в виде белков, а также других соединений, образованных с помощью ферментов.

Итак, в каждой клетке реализуется не вся, а только часть генетической информации. Кроме того, даже специфичные для данной клетки белки не образуются в ней все одновременно. В разное время в зависимости от нужд клетки в ней синтезируются разные белки. Имеется сложный механизм, регулирующий «включение» и «выключение» генов на разных этапах жизни клетки.

РЕГУЛЯЦИЯ ТРАНСКРИПЦИИ И ТРАНСЛЯЦИИ У ПРОКАРИОТ. Как осуществляется регуляция синтеза разных белков, рассмотрим на примере относительно просто устроенной клетки — бактериальной.

Из истории науки

В 1961 г. французские учёные Франсуа Жакоб (1920—2013), Жак Моно (1910—1976) и Андре Львов (1902—1994) опубликовали результаты своих исследований по регуляции белкового синтеза у бактерий. За эту работу, признанную теперь классической, в 1965 г. они были удостоены Нобелевской премии по физиологии и медицине «за открытия, касающиеся генетического контроля синтеза ферментов и вирусов».

Известно, что, пока в питательную среду, в которой живут бактерии, не добавлен молочный сахар (лактоза), в клетке нет ферментов, необходимых для его расщепления. Бактерия не тратит энергию АТФ и аминокислоты на синтез белков, ненужных ей в данный момент. Однако через несколько секунд после добавления лактозы в клетке начинают синтезироваться все ферменты, последовательно превращающие молочный сахар в продукт, необходимый для жизнедеятельности бактерии. Другое соединение «включит» синтез других ферментов, преобразующих его в конечный продукт. Соединения, которые в клетке подвергаются воздействию ферментов, называют *субстратами*.

У прокариот ферменты, участвующие в одной цепи превращения субстрата в конечный продукт, закодированы в расположенных друг за другом генах одного оперона. Между этими генами, называемыми **структурными генами** (т. ак как они определяют первичную структуру белков), и промотором — посадочной площадкой для РНК-полимеразы — есть особый участок ДНК — **оператор**. Он так называется потому, что именно с него начинается операция — синтез мРНК. С оператором взаимодействует специальный белок — **репрессор** (подавитель). Пока репрессор «сидит» на операторе, РНК-полимераза не может сдвинуться с места и начать синтез мРНК (рис. 51).

Когда в клетку попадает субстрат А, для расщепления которого нужны ферменты Φ_1 , Φ_2 , Φ_3 , закодированные в структурных генах, одна из молекул субстрата связывается с репрессором, мешающим считывать информацию об этих ферментах. Репрессор, связанный с молекулой субстрата, теряет способность взаимодействовать с оператором, отходит от него и освобождает дорогу РНК-полимеразе. РНК-полимераза синтезирует мРНК, которая служит матрицей для синтеза на рибосомах ферментов, расщепляющих субстрат А (рис. 52). Как только последняя молекула субстрата А будет преобразована в конечный продукт, репрессор возвратится на оператор и закроет путь РНК-полимеразе. Транскрипция и трансляция прекращаются; мРНК и ферменты, выполнив свои функции, расщепляются соответственно до нуклеотидов и аминокислот.

Другой оперон, содержащий группу генов, в которых закодированы ферменты для расщепления субстрата Б, остаётся закрытым до поступления в клетку молекул этого субстрата (см. рис. 52). В ряде случаев конечные продукты одних цепей превращений могут служить субстратами для новых биохимических «конвейеров».

Не каждый оперон имеет несколько структурных генов, есть опероны, содержащие лишь один ген. Количество структурных генов в опероне зависит от сложности биохимических превращений того или иного субстрата. Те опероны, в которых нет оператора, не регулируются — они работают постоянно. Таковы, например, опероны, в которых закодированы белки-репрессоры для регулируемых оперонов.

РЕГУЛЯЦИЯ ТРАНСКРИПЦИИ И ТРАНСЛЯЦИИ У ЭУКАРИОТ. Регуляция генной активности у эукариотических организмов намного сложнее, чем у бактерий. У эукариот наряду с регуляторными процессами, влияющими на

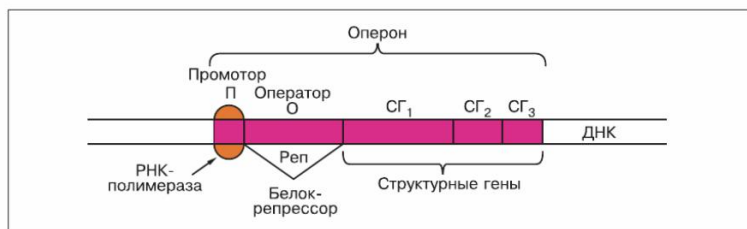


Рис. 51. Схема строения оперона

функционирование отдельной клетки, существуют системы регуляции организма как целого (см. § 24). Это системы нервной и гормональной регуляции.

Первая регуляция осуществляется с помощью особых веществ — *нейромедиаторов*, выделяемых нервными окончаниями и воздействующих на контактирующие с ними нервные, мышечные или секреторные клетки. Например, ацетилхолин обеспечивает нервно-мышечную передачу, норадреналин участвует в регуляции тонуса сосудов, артериального давления, работы сердца, серотонин регулирует сон, аппетит и влияет на эмоциональное состояние.

Гормоны образуются в специализированных клетках желез внутренней секреции и с кровью разносятся по всему телу. Но регулируют они процессы синтеза мРНК и белков только в клетках-мишенях. Гормоны связываются с белками-рецепторами, изменяют их конформацию, а они, в свою очередь, запускают каскад биохимических реакций. Образующиеся при этом продукты могут влиять как на синтез белков на рибосомах, так и на транскрипцию определённых генов. Каждый гормон через систему посредников активирует свою группу генов или белков. Так, инсулин активирует в клетках печени фермент, синтезирующий гликоген из глюкозы, а адреналин активирует фермент, расщепляющий до глюкозы гликоген мышц.

В транскрипционной единице эукариот — отдельном гене отсутствует оператор, но зато имеются *регуляторные участки* перед геном, после гена и даже внутри гена. С ними могут взаимодействовать многочисленные регуляторные белки, называемые **факторами транскрипции**. Они способны активировать или подавлять процесс синтеза РНК. Будет ли тот или иной ген работать, т. е. транскрибироваться в клетке определённого органа или ткани, зависит от наличия соответствующих факторов транскрипции.

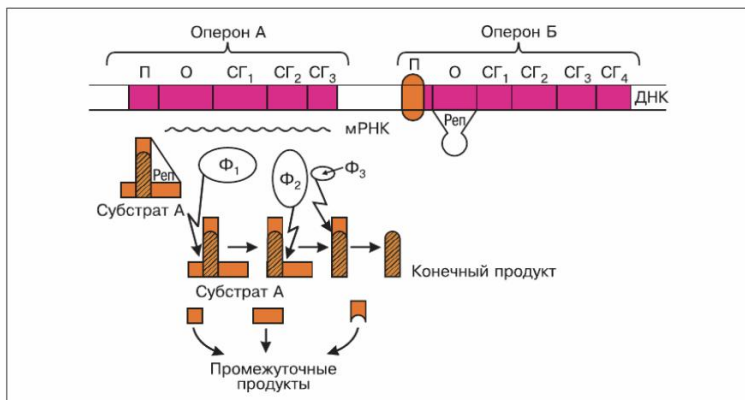


Рис. 52. Схема регуляции синтеза белков у прокариот:

П — промотор; О — оператор; СГ — структурные гены; Реп — белок-репрессор; Φ_1 , Φ_2 , Φ_3 — ферменты

В отличие от прокариот, у которых процессы транскрипции и трансляции одновременно происходят в цитоплазме, у эукариот синтез РНК происходит в ядре клетки, а синтез белков — на рибосомах в цитоплазме. Образующиеся в ядре информационные РНК подвергаются там целому ряду изменений под действием ферментов (это называют *созреванием мРНК*) и в комплексе с различными белками проходят через ядерную оболочку. Разные мРНК транслируются в разное время после их образования. Это зависит от того, с какими белками они связаны в цитоплазме. В отсутствие гормонального сигнала некоторые РНК могут оставаться нетранслированными долгое время.

РЕГУЛЯТОРНЫЕ РНК. В процессе созревания мРНК в ядре, помимо белков, принимают участие и регуляторные РНК (см. § 7).

У человека более 1000 разных регуляторных РНК влияют на экспрессию не менее 20 тыс. генов. Если в гене закодирована тРНК или рРНК, то под **экспрессией гена** понимают транскрипцию и созревание соответствующей РНК. Если в гене закодирован белок, то экспрессия включает не только созревание мРНК, но и образование белка. Одни регуляторные РНК в ядре клетки участвуют в процессе созревания мРНК, другие в цитоплазме регулируют процесс трансляции.

Регуляция с помощью некодирующих РНК характерна для всех живых организмов — и прокариот, и эукариот. В основе такой регуляции лежит комплементарное взаимодействие регуляторной РНК с участком мРНК, экранирующее этот участок от узнавания ферментами или рибосомой. Регуляторные РНК, кодирующие белки, записаны в генах, называемых **регуляторными генами**. К регуляторным относят и гены, в которых закодированы факторы роста и транскрипционные факторы.

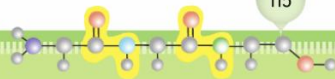
Разнообразие форм и функций клеток разных органов обусловлено сложным взаимодействием различных структурных и регуляторных генов, а также сигналами, поступающими в клетку извне. Выяснение регуляторных механизмов транскрипции и трансляции необходимо для управления процессами реализации генетической информации.

Вопросы и упражнения

1. Молекулы каких биополимеров принимают участие в процессе трансляции? Какова их роль в этом процессе?
2. На какие этапы можно разделить процесс трансляции? Дайте характеристику каждому этапу.
3. От чего зависит реализация генетической информации в клетке? Какие механизмы осуществляют её регуляцию?
4. Чем обусловлена сложность изучения этого процесса у многоклеточных эукариотических организмов?
5. Какие перспективы могут открыться в научной и практической деятельности человека, если он овладеет механизмами реализации генетической информации?

Задача

6. Для выключения работы гена иногда используется так называемая антисмысловая малая регуляторная РНК. Спариваясь с мРНК, она не позволяет рибосомам синтезировать полипептид по этой РНК. Определите, какой олигонуклеотид должна была синтезировать клетка, если бы в неё не ввели фрагмент РНК следующего состава:
3'...УЦЦ АЦЦ УГЦ ААЦ ЦГА ЦУГ АУГ ЦУГ...5'.



§18 Репликация ДНК

- ДНК-полимеразы • Репликон • Праймер • Фрагменты Оказаки • Репарация
- Теломераза

ПРИНЦИПЫ РЕПЛИКАЦИИ ДНК. Преемственность генетического материала в поколениях клеток и организмов обеспечивается процессом **репликации** — удвоения молекул ДНК. Этот сложный процесс осуществляется комплексом нескольких ферментов и не обладающих каталитической активностью белков, необходимых для придания полинуклеотидным цепям нужной конформации. В результате репликации образуются две идентичные двойные спирали ДНК. Эти так называемые дочерние молекулы ничем не отличаются друг от друга и от исходной материнской молекулы ДНК. Репликация происходит в клетке перед делением, поэтому каждая дочерняя клетка получает точно такие же молекулы ДНК, какие имела материнская клетка. Процесс репликации основан на ряде принципов.

Комплементарность. Каждая из двух цепей материнской молекулы ДНК служит матрицей для синтеза дополняющей её, т. е. комплементарной дочерней цепи (рис. 53).

Полуконсервативность. В результате репликации образуются две двойные дочерние спирали, каждая из которых сохраняет («консервирует») в неизменном виде одну из цепей материнской ДНК. Вторые цепи дочерних молекул синтезируются из нуклеотидов заново по принципу комплементарности к нитям материнской ДНК. Дочерние ДНК ничем не отличаются друг от друга и от материнской двойной спирали.

Антипараллельность. Каждая цепь ДНК имеет определённую ориентацию. Один конец несёт гидроксильную группу (—ОН), присоединённую

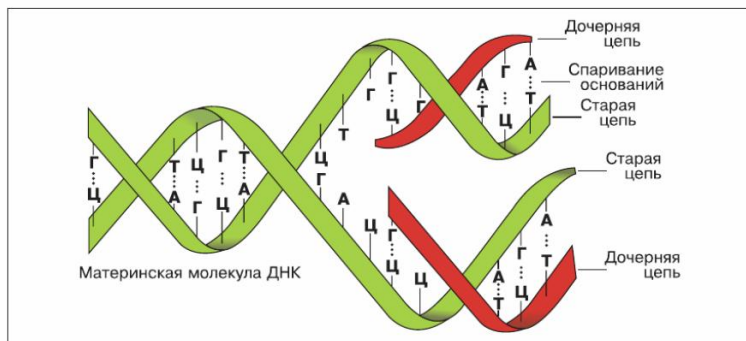


Рис. 53. Материнская ДНК служит матрицей для синтеза комплементарных дочерних цепей

к 3'-углероду дезоксирибозы, на другом конце цепи находится остаток фосфорной кислоты, присоединённый к атому углерода дезоксирибозы в 5'-положении. Две комплементарные цепи в молекуле ДНК ориентированы в противоположных направлениях — антипараллельно (рис. 54). (При параллельной ориентации напротив 3'-конца одной цепи находился бы 3'-конец другой.) Ферменты, называемые **ДНК-полимеразами**, синтезируют новые нити ДНК, передвигаясь вдоль матричных цепей лишь в одном направлении — от их 3'-концов к 5'-концам. При этом синтез комплементарных нитей всегда ведётся в направлении от 5'-конца к 3'-концу, т. е. униполярно. Поэтому в процессе репликации одновременный синтез новых цепей идёт антипараллельно (см. рис. 54).

Прерывистость. Для того что бы новые нити ДНК были построены по принципу комплементарности, двойная спираль должна быть раскручена и между материнскими цепями должны отсутствовать водородные связи. Только в этом случае ДНК-полимеразы способны двигаться по материнским нитям и использовать их в качестве матриц для безошибочного синтеза дочерних цепей. Но полное раскручивание спиралей, состоящих из миллионов пар нуклеотидов, сопряжено со столь значительным числом вращений и такими энергетическими затратами, которые невозможны в условиях клетки. Поэтому репликация у эукариот начинается одновременно в нескольких местах молекулы ДНК. Участок молекулы ДНК, реплицирующийся как единое целое, называют **репликоном**. Он является *единицей репликации*.

В каждой молекуле ДНК эукариотической клетки имеется много репликанов. В каждом репликоне можно видеть репликативную вилку — ту часть молекулы ДНК, которая под действием специальных ферментов уже расплелась

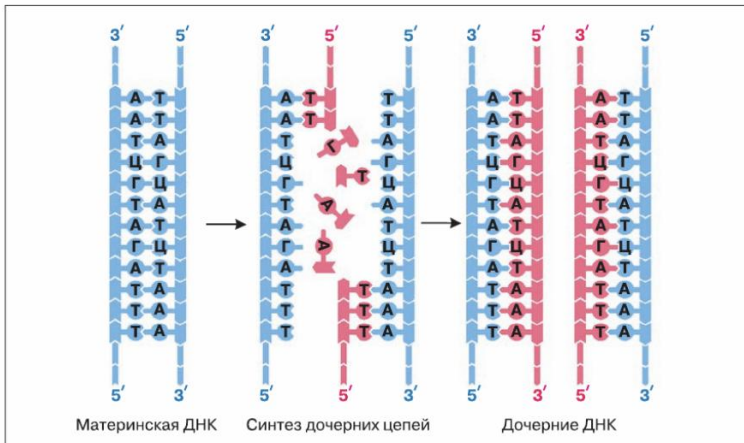


Рис. 54. Образование дочерних молекул ДНК в результате репликации. Синтез дочерних цепей идёт в направлении 5'→3' комплементарно и антипараллельно

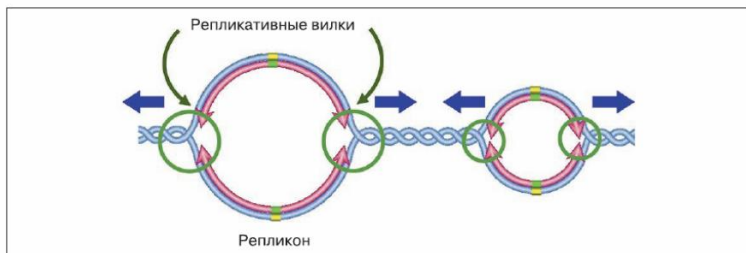


Рис. 55. Репликация ДНК эукариотической хромосомы. Показаны два репликона. Репликативные вилки движутся в противоположных направлениях от точки начала репликации

(рис. 55). Каждая нить в вилке служит матрицей для синтеза комплементарной дочерней цепи. В ходе репликации вилка перемещается вдоль материнской молекулы, при этом расплетаются новые участки ДНК. Так как ДНК-полимеразы могут двигаться лишь в одном направлении вдоль матричных нитей, а нити ориентированы антипараллельно, то в каждой вилке одновременно ведут синтез два разных ферментативных комплекса. При этом в каждой вилке одна дочерняя цепь (лидирующая) растёт непрерывно, а другая (отстающая) синтезируется отдельными фрагментами длиной в несколько сот нуклеотидов (рис. 56). Такие фрагменты, названные **фрагментами Оказаки** в честь открывшего их японского учёного, сшиваются ферментом ДНК-лигазой, образуя непрерывную цепь. Механизм образования дочерних цепей ДНК фрагментами называют прерывистым.

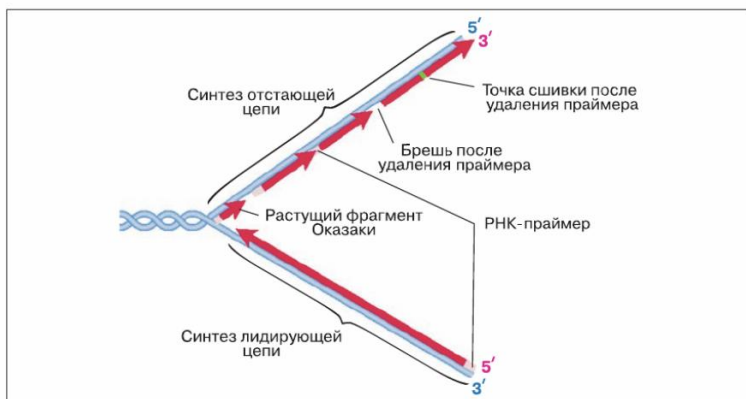


Рис. 56. Схема образования дочерних цепей ДНК в репликативной вилке. Лидирующая цепь синтезируется непрерывно, отстающая цепь сшивается из фрагментов Оказаки после удаления РНК-затравок и заделывания брешей

Потребность в затравке. ДНК-полимераза не способна начать ни синтез лидирующей цепи, ни синтез фрагментов Оказаки отстающей цепи. Она может лишь наращивать уже имеющуюся полинуклеотидную нить, последовательно присоединяя дезоксирибонуклеотиды к её 3'-ОН-концу. Откуда же берётся начальный 5'-концевой участок растущей цепи ДНК? Его синтезирует по матрице ДНК особая РНК-полимераза, называемая *праймазой* (от англ. *primer* — затравка). Размер рибонуклеотидной затравки (*праймера*) невелик (менее 20 нуклеотидов). Такого же размера РНК-затравки синтезируются праймазой для каждого фрагмента Оказаки. Выполнившая свою функцию РНК-затравка удаляется специальным ферментом, а образовавшаяся при этом брешь заделывается ДНК-полимеразой, используемой в качестве затравки 3'-ОН-конец соседнего фрагмента Оказаки (см. рис. 56).

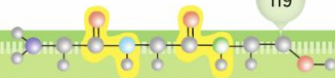
Поражает слаженность взаимодействия множества белков, участвующих в процессе репликации. В бактериальной клетке синтез ДНК в каждой репликативной вилке ведут 15 различных белков. В эукариотической клетке их значительно больше. Чрезвычайная сложность механизма репликации ДНК обеспечивает высочайшую точность воспроизведения генетической информации в поколениях клеток и организмов в целом.

Из истории науки

Основные исследования всех этапов процесса репликации ДНК были проведены в лаборатории американского учёного Артура Корнберга (1918—2007). В 1956 г. Корнберг выделил ДНК-полимеразу, а годом позже синтезировал биологически активную молекулу ДНК *in vitro* (в пробирке). В 1959 г. А. Корнберг стал лауреатом Нобелевской премии по физиологии и медицине «за открытие механизмов биологического синтеза ДНК».

В том случае, когда при синтезе дочерней цепи возникает ошибка (например, против **A** матричной цепи встаёт не **T**, а **Ц**), специальные ферменты способны обнаружить некомплементарную пару и исправить повреждение. В самой структуре ДНК заложена способность к устранению повреждений и восстановлению исходной формы — **репарации** (от англ. *repair* — чинить). Комплементарность цепей в двойной спирали позволяет исправить повреждение, возникшее в одной из цепей, по матрице другой. Причинами повреждений являются некоторые химические вещества (нитриты, нитраты, пероксиды), изменение pH в ядре клетки, высокая температура, ультрафиолет, ионизирующая радиация. Накопление большого количества нерепарируемых повреждений приводит к гибели клетки.

ПРОБЛЕМА НЕДОРЕПЛИКАЦИИ КОНЦОВ ЛИНЕЙНЫХ МОЛЕКУЛ ДНК. Удаление крайних РНК-праймеров, комплементарных 3'-концам обеих цепей линейной материнской молекулы ДНК, приводит к тому, что дочерние цепи оказываются короче на 10—20 нуклеотидов (у разных видов размер РНК-затравок различен). В этом и заключается проблема недорепликации концов линейных молекул. В случае репликации кольцевых бактериальных ДНК этой проблемы не существует, так как первые по времени образования РНК-затравки удаляются ферментом, который одновременно заполняет образующуюся брешь путём



наращивания 3'-ОН-конца растущей цепи ДНК, направленной в «хвост» удаляемому праймеру.

Проблема недорепликации 3'-концов линейных молекул ДНК решается эукариотическими клетками с помощью фермента **теломеразы**. Теломераза — это ДНК-полимераза, достраивающая 3'-концы линейных молекул ДНК хромосом короткими (6—8 нуклеотидов) повторяющимися последовательностями (у позвоночных ТТАГГГ). Располагаясь друг за другом, они образуют регулярную концевую структуру длиной до 10 тыс. нуклеотидов. Помимо белковой части, теломераза содержит РНК, выполняющую роль матрицы для наращивания ДНК повторами. Длина теломеразной РНК колеблется от 150 нуклеотидов у простейших до 1400 нуклеотидов у дрожжей; у человека в ней содержится 450 нуклеотидов. Сам факт наличия в РНК последовательности, по которой идёт матричный синтез куска ДНК, позволяет отнести теломеразу к своеобразной обратной транскриптазе, т. е. ферменту, способному вести синтез ДНК по матрице РНК (см. § 20). У высших эукариот теломераза работает только в половых, эмбриональных (зародышевых) и стволовых клетках (см. § 33).

В результате того, что после каждой репликации дочерние цепи ДНК оказываются короче материнских на размер первого РНК-праймера (10—20 нуклеотидов), образуются выступающие одонитевые 3'-концы материнских цепей. Их-то и узнаёт теломераза, которая последовательно наращивает материнские цепи (у человека на сотни повторов), используя их 3'-ОН-концы в качестве затравок,

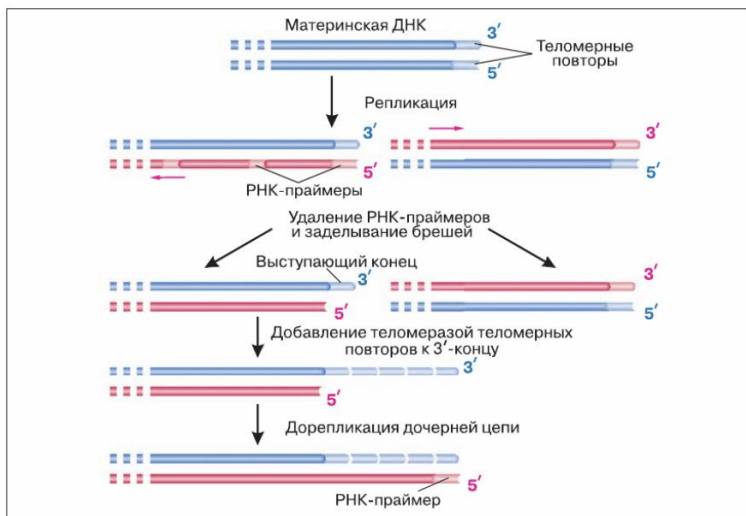


Рис. 57. Нарращивание концов ДНК хромосом эукариот теломерными повторами. Изображён один из концов хромосомы, другой удлинится по такой же схеме

а РНК, входящие в состав фермента, — в качестве матрицы. Образующиеся длинные одноцепочечные концы материнских цепей, в свою очередь, служат матрицами для синтеза дочерних цепей по традиционному репликативному механизму (рис. 57).

Удлинение концов линейных молекул ДНК осуществляется так. Сначала происходит комплементарное связывание выступающего конца ДНК с матричным участком теломеразной РНК, затем теломераза нарацивает ДНК, используя в качестве затравки её 3'-ОН-конец, а в качестве матрицы — РНК, входящую в состав фермента. Эту стадию называют элонгацией. После этого происходит транслокация, т. е. перемещение ДНК, удлинённой на один повтор, относительно фермента. Следом идёт элонгация и очередная транслокация.

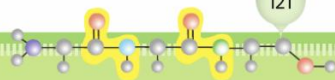
В результате работы теломеразы образуются специализированные концевые структуры хромосом. Они состоят из многократно повторённых коротких последовательностей ДНК и связанных с ними специфических белков. Поскольку теломерные последовательности нуклеотидов не являются кодирующими, они выступают в роли буферной зоны как защита от «проблемы концевой недорепликации». Укорочение ДНК в ходе каждого раунда репликации лишь сокращает нетранскрибируемый «текст», но не приводит к утрате смысловых последовательностей — генов и регуляторов их экспрессии.

В дифференцированных соматических клетках высших эукариот теломераза не работает. Лишь в раковых клетках обнаружена активность этого фермента, что и служит одной из причин злокачественной трансформации. Характерной чертой раковых клеток является неконтролируемое и нерегулируемое деление. В любой нетрансформированной клетке перед репликацией ДНК проверяется на наличие повреждений, возникающих под действием ряда химических соединений, свободных радикалов, радиации, ультрафиолета. Ферментативная репаративная система способна некоторые ошибки исправить и дать разрешение на репликацию. Если неисправленных ошибок много, в клетке запускается процесс программируемой гибели — *аномоз* (см. § 33).

Старение и смерть — нормальная биологическая функция организмов, размножающихся половым путём. С возрастом в организме накапливаются мутации (изменения ДНК), которые передаются потомкам. Множественность механизмов старения (выключение теломеразы — лишь один из них) страхует вид от «засорения» способными к размножению особями, несущими испорченную генетическую информацию.

Вопросы и упражнения

1. Почему не молекулы белков или углеводов, а именно молекула ДНК обладает способностью к репликации? С какими особенностями строения ДНК это связано?
2. На каких принципах основана точность передачи генетической информации от материнской клетки к дочерней?
3. Что такое единица репликации и прерывистый синтез цепей ДНК? Почему молекула ДНК не реплицируется сразу целиком?
4. Какую функцию при репликации выполняют короткие фрагменты РНК?
5. Какова функция теломеразной РНК?
6. Что происходит с ДНК хромосом в поколениях клеток, где теломераза не работает?



§ 19 Гены, хромосомы, геном

- Гены • Экзоны • Интроны • Сплайсинг • Хромосома • Хроматида
- Нуклеосома • Хроматин • Центромера • Теломеры • Кариотип • Гаплоидный и диплоидный наборы хромосом • Геном • Гены «домашнего хозяйства»
- Тканеспецифичные гены

ГЕНЫ. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ. По мере развития молекулярной биологии представление о том, что такое ген, изменялось.

Из истории науки

Если в 40-х гг. XX в. революционным и объективным выглядел постулат «один ген — один фермент», то в 60-х гг. стало понятно, что разные полипептиды, составляющие один белок, имеющий четвертичную структуру, кодируются разными участками ДНК. Так, за структуру белковой части гемоглобина отвечают два гена — в одном содержится информация об α -цепи, в другом — о β -цепи.

Не все гены транскрибируются и транслируются, часть из них только транскрибируется — это гены, не кодирующие белки. Десятки генов кодируют разные транспортные РНК, каждая из которых доставляет строго определённую аминокислоту к рибосоме — месту синтеза полипептида. В состав рибосом входит несколько различающихся рибосомных РНК, каждая из которых также кодируется своим геном. Тысячи генов кодируют регуляторные РНК, часть из которых участвует в созревании мРНК, рРНК, тРНК, а часть регулирует экспрессию генов.

В настоящее время **геном** называют участок ДНК (или РНК в случае некоторых вирусов, не содержащих ДНК), несущий информацию о первичной структуре одного полипептида или одной молекулы функциональной РНК (тРНК, рРНК или регуляторной РНК). Гены расположены в ДНК линейно. У прокариот они образуют структурно-функциональные блоки — *опероны*. В состав одного оперона входят гены, кодирующие либо белки, участвующие в одной биохимической цепи реакций, либо рРНК, либо тРНК, либо регуляторную РНК.

NB

У прокариот каждый оперон является единицей транскрипции, т. е. по нему образуется одна непрерывная молекула РНК, в которой может быть закодировано несколько разных полипептидов (белков), а также могут содержаться рибосомные, транспортные или регуляторные РНК.

У эукариот единицей транскрипции является отдельный ген.

В отличие от подавляющего большинства прокариотических генов, представляющих собой непрерывную последовательность нуклеотидов, входящих в состав кодонов, гены эукариот «разорваны». Нуклеотидные последовательности, кодирующие аминокислоты, — **экзоны** разделены некодирующими после-

довательностями — **интронами**. Из 23 тыс. генов человека только менее 100 не содержат интронов. Так, в гистоновых генах нет ни одного интрона. При транскрипции гена образуется про-мРНК, комплементарная и экзонам, и интронам. Перед трансляцией копии интронов вырезаются из неё, а копии экзонов сшиваются друг с другом. Сложный процесс сшивания копий экзонов получил название **сплайсинга** (от англ. *splice* — сращивать без узлов). Сплайсинг лишь один из этапов созревания мРНК эукариот, который включает ещё кэпирование и полиаденилирование (рис. 58). **Кэпирование** («надевание шапочки»; от англ. *cap* — шапочка) заключается в ферментативной модификации 5'-конца растущей цепи про-мРНК. Изменённый конец обеспечивает правильную посадку мРНК на рибосому при трансляции, а также не позволяет постоянно присутствующим в клетке ферментам **нуклеазам** гидролизовать РНК, пока идёт транскрипция. **Полиаденилирование** — это присоединение к 3'-концу от 30 до 300 адениловых нуклеотидов, которые удлиняют время жизни мРНК между завершением созревания и окончанием трансляции. Некоторые мРНК не полиаденилируются и сохраняются в клетке всего несколько минут, как, например, гистоновые мРНК. Несущие полиА-хвост мРНК живут в цитоплазме от нескольких часов до нескольких дней.

У высших организмов первичный РНК-транскрипт (про-мРНК) может подвергаться **альтернативному сплайсингу**. В определённых случаях вместе с интронами удаляются некоторые экзоны. Так, из про-мРНК, изображённой на рисунке 54, могут получиться следующие мРНК: Э1-Э2-Э3-Э4-Э5, Э1-Э3-Э4-Э5, Э1-Э4-Э5, Э1-Э5, Э1-Э2-Э4-Э5, Э1-Э2-Э5, Э1-Э2-Э3-Э5 и ещё несколько вариантов. При этом порядок расположения копий экзонов не изменяется. В результате на основе одного гена может образоваться несколько различных мРНК, по которым синтезируются разные белки. Именно альтернативным сплайсингом объясняется тот факт, что у человека синтезируется не менее 10^3 разных типов белков, кодируемых всего 23 тыс. генов.

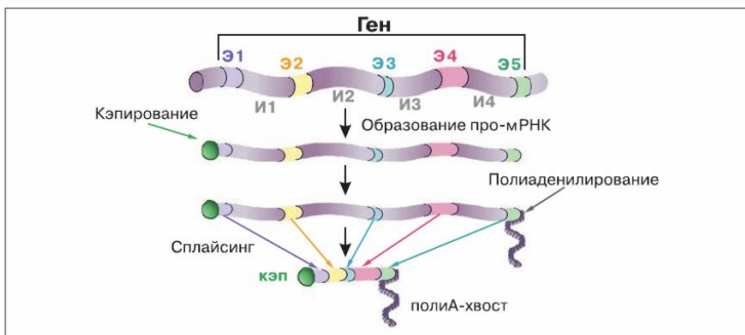
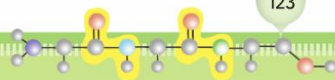


Рис. 58. Этапы созревания мРНК эукариот (Э1—Э5 — экзоны, И1—И4 — интроны)



ХРОМОСОМЫ. Комплексы ДНК с белками называют **хромосомами**. В каждой соматической (неполовой) клетке человека, имеющей ядро, содержится 46 хромосом — это так называемый **диплоидный (двойной) набор** хромосом. **Гаплоидный набор** состоит из 23 хромосом. Суммарная длина всех 46 молекул ДНК одной клетки человека составляет около 2 м. Каким же образом эти громадные молекулы умещаются в ядре диаметром менее 10 мкм?

Компактизацию (упаковку) ДНК в ядре клетки обеспечивают специфические белки. Выделяют несколько уровней упаковки ДНК в хромосоме (рис. 59). На первом уровне двойная спираль ДНК диаметром 2 нм наматывается на множество одинаковых белковых комплексов, содержащих по восемь молекул гистонов — белков с повышенным содержанием положительно заряженных аминокислотных остатков лизина и аргинина. Образуется структура, напоминающая бусы на нитке, диаметром 11 нм. В состав сердцевинки каждой такой «бусины» — **нуклеосомы** входит по две одинаковые молекулы четырёх разных гистонов. На каждую «бусину» наматывается около 150 пар нуклеотидов. Между нуклеосомами содержится от 20 до 80 пар нуклеотидов. На втором уровне компактизации нуклеосомы сближаются с помощью ещё одного гистона, отличающегося от тех, которые входят в состав сердцевинки нуклеосомы. Образуется фибрилла диаметром 30 нм. На третьем уровне упаковки формируются петли, содержащие от 20 тыс. до 80 тыс. пар нуклеотидов. Петли собраны в розетки, причём одни петли расплавлены, а другие плотно упакованы и представляют собой структуры диаметром 100—300 нм (их называют **хромомерами**; см. § 31).

Типичная хромосома млекопитающих может содержать до 2500 петель. В «устье» каждой петли находятся белки, которые узнают определённые нуклеотидные последовательности и при этом имеют родство друг к другу. Эти негистоновые белки и гистоны вместе с ДНК образуют комплекс, называемый **хроматином**. Среди негистоновых белков хроматина есть не только белки, участвующие в упаковке ДНК, но и ферменты, осуществляющие транскрипцию, репликацию и репарацию — восстановление структуры ДНК после повреждения.

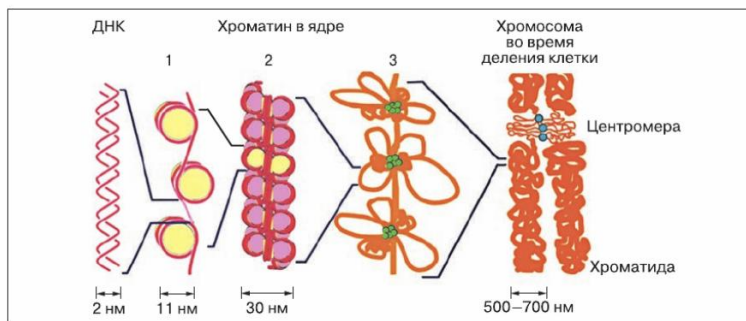


Рис. 59. Уровни компактизации ДНК в хромосоме

По окраске ядерными красителями различают *эухроматин* и *гетерохроматин* (см. § 53). Более плотно упакованный гетерохроматин лучше виден в покоящемся (интерфазном) ядре. Эухроматин менее плотно упакован, что его делает более доступным для ферментов, осуществляющих транскрипцию.

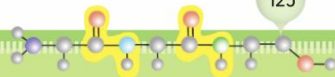
Перед делением клетки молекулы ДНК удваиваются. С началом деления розетки петель сближаются друг с другом, хромосома уплотняется и становится видимой в световой микроскоп. На этом уровне упаковки каждая хромосома состоит из двух идентичных **хроматид**, каждая из которых содержит по одной молекуле ДНК. Участок соединения хроматид носит название **центромеры**. В целом «укорочение» ДНК достигает 10^4 . Это соответствует тому, как если бы тонкую нитку длиной с Останкинскую башню (500 м) упаковали в спичечный коробок (5 см).

К центромерам присоединяются идущие от клеточного центра микротрубочки, ответственные за движение хромосом к полюсам клетки во время её деления. Центромера может находиться в середине хромосомы или ближе к её концу — **теломере** (от греч. *telos* — конец). Каждая теломера представляет собой участок ДНК длиной до 10 тыс. пар нуклеотидов, состоящий в одной из комплементарных цепей из многократно повторяющихся гексамеров ТТАГГТ и покрытый специфическими белками. Теломеры защищают кодирующие последовательности ДНК — гены от действия экзонуклеаз — ферментов, гидролизующих молекулы нуклеиновых кислот с концов. Часть хромосомы от центромеры до теломеры называют **плечом**. Хромосомы бывают равноплечие или неравноплечие. Хромосомы одной клетки различаются и по длине, и по положению центромеры. У человека самая мелкая хромосома в пять раз короче самой длинной. Совокупность признаков хромосомного набора, видимого в световой микроскоп, называют **кариотипом** (от греч. *karyon* — ядро, *typos* — форма). Кариотипы разных видов организмов могут различаться если не по числу, то по размерам и форме хромосом и служат своеобразным паспортом вида.

ГЕНОМ. Всю совокупность генов и некодирующих последовательностей ДНК, входящих в гаплоидный (одинарный) набор хромосом, характерный для вида, называют **геномом**.

Общая длина всех интронов одного гена часто значительно превышает суммарную длину экзонов. Так, из 7000 пар нуклеотидов, составляющих ген овальбумина (белка куриного яйца), на долю экзонов приходится всего 1872 пары нуклеотидов. У человека около 1,1 % нуклеотидных последовательностей ДНК приходится на экзоны и около 24 % на интроны. А какую функцию выполняют оставшиеся 75 % нуклеотидных последовательностей? Значительная часть из них является регуляторными зонами генов. С ними взаимодействуют многочисленные транскрипционные факторы, активирующие или подавляющие транскрипцию того или иного гена. Поскольку каждый из таких регуляторных белков кодируется одним (или несколькими генами), то нетрудно представить, что нарушение в работе одного регуляторного гена может сказаться на функционировании десятков или даже сотен генов, входящих в состав генома.

Многие гены присутствуют в геноме в большом количестве копий. Так, у человека около 400 генов рибосомных РНК располагаются в хромосомах друг за другом, у гребенчатого тритона рибосомных генов более 8000. Повторены в геноме и многие некодирующие последовательности. К ним относят так назы-



ваемые *мобильные генетические элементы* (МГЭ) — дискретные участки ДНК, которые могут перемещаться по геному, т. е. менять свою позицию в хромосоме. Они могут содержать целые гены, а могут быть и короткими — менее 1000 пар нуклеотидов. МГЭ найдены у всех живых организмов. У человека они составляют почти 50 % генома (см. § 53).

Результатом пятнадцатилетней работы международной программы «Геном человека», завершённой в 2003 г., стало определение последовательностей всех $3,2 \cdot 10^9$ пар нуклеотидов, образующих геном. Было установлено, что у человека около 23 тыс. генов, из которых приблизительно 10 тыс. экспрессируются во всех клетках. Это гены, кодирующие белки рибосом, гистоны, структурные белки мембран и цитоскелета, ферменты, участвующие в биосинтезе полимерных молекул или в реакциях биополимеров в реакциях энергетического обмена, а также гены рибосомных, транспортных и регуляторных РНК. Их называют **генами «домашнего хозяйства»**. Остальные 13 тыс. генов, называемые **тканеспецифичными генами**, экспрессируются (транскрибируются и транслируются) лишь ограниченное время и не во всех клетках организма. Так, например, ген инсулина работает лишь в производящих гормон клетках поджелудочной железы, а ген гормона роста — только в клетках передней доли гипофиза. Это явление называют *дифференциальной активностью генов*; о её механизмах будет рассказано в § 54. Но все гены без исключения содержатся во всех клетках человека, имеющих ядро.

Различная активность генов в разных клетках имеет значение для поддержания авторегуляции клетки, т. е. *клеточного гомеостаза*. В регуляции активности генов важная роль принадлежит модификациям ДНК (например, метилированию, см. § 52), альтернативному сплайсингу, некодирующим регуляторным РНК, модификациям белков (ацетилирование или метилирование гистонов, фосфорилирование ферментов и т. д.).

МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ. У всех эукариот, будь то малярийный плазмодий — мельчайший одноклеточный паразит, разрушающий эритроциты человека, или сам человек; микроскопическая колония дрожжей или гриб, имеющий многокилометровый мицелий; эфемерные насекомые подёнки или тысячеветельные секвойи, — у всех генетическая информация содержится не только в хромосомах клеточного ядра, но и в митохондриях — самовоспроизводящихся полуавтономных оргanelлах клетки, имеющих собственный геном.

NB

В то время как **ядерный геном** представляет собой совокупность линейных молекул ДНК гаплоидного набора хромосом, **митохондриальный геном** — это одна или несколько кольцевых (редко — линейных) молекул ДНК (мтДНК).

В исключительных случаях эукариотические клетки не содержат митохондрий, например некоторые паразитирующие в кишечнике анаэробные амёбы.

В матриксе митохондрий, кроме ДНК, находятся и собственные рибосомы, по многим характеристикам отличающиеся от эукариотических рибосом, расположенных на мембранах эндоплазматической сети. Однако на рибосомах митохондрий синтезируется не более 5 % от всех белков, входящих в их состав.

Большая часть белков, составляющих структурные и функциональные компоненты митохондрий, кодируется ядерным геномом, синтезируется на рибосомах эндоплазматической сети и транспортируется в митохондрии. Таким образом, митохондрии — это результат объединённых усилий двух геномов и двух аппаратов транскрипции и трансляции. Некоторые ферменты дыхательной цепи митохондрий состоят из разных субъединиц (полипептидов), часть которых кодируется ядерным, а часть — митохондриальным геномом. Например, ключевой фермент окислительного фосфорилирования — цитохром-*c*-оксидаза у дрожжей состоит из трёх субъединиц, кодируемых и синтезируемых в митохондриях, и четырёх, кодируемых в ядре клетки и синтезируемых в цитоплазме. Работой большинства генов митохондрий управляют гены ядра.

Размер генома митохондрий разных организмов колеблется от менее чем 6000 пар нуклеотидов у малярийного плазмодия (в нём, помимо двух генов рРНК, содержится только три гена, кодирующие белки) до сотен тысяч пар нуклеотидов у наземных растений (например, у *Arabidopsis thaliana* из семейства капустных 366 924 пары нуклеотидов). Длина мтДНК позвоночных животных варьирует незначительно: у человека — 16 569 пар нуклеотидов, у свиньи — 16 350, у дельфина — 16 330, у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* — 17 533, у карпа — 16 400. Эти геномы сходны также и по локализации генов, большинство которых располагается встык; в ряде случаев они даже перекрываются, обычно на один нуклеотид, так что последний нуклеотид одного гена оказывается первым в следующем. В отличие от позвоночных у растений, грибов и простейших мтДНК содержит до 80% некодирующих последовательностей. У разных видов порядок генов в геномах митохондрий различается.

У большинства высших животных геном митохондрий содержит 37 генов: 13 для белков дыхательной цепи, 22 для тРНК и 2 для рРНК (для большой субчастицы рибосом 16S рРНК и для малой субчастицы 12S рРНК) (рис. 60). У растений и простейших, в отличие от животных и большинства грибов, в митохондриальном геноме закодированы и некоторые белки, входящие в состав рибосом этих органелл. Ключевые ферменты матричного полинуклеотидного синтеза, такие как ДНК-полимераза (осуществляющая репликацию митохондриальной ДНК) и РНК-полимераза (транскрибирующая геном митохондрий), зашифрованы в ядре и синтезируются

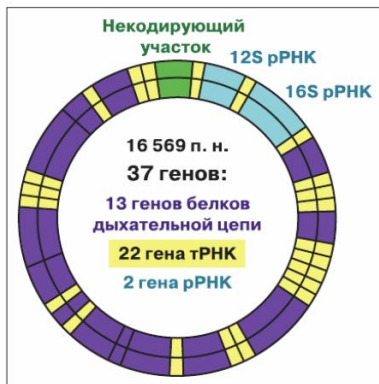


Рис. 60. Геном митохондрий человека

на рибосомах цитоплазмы. Этот факт указывает на относительность автономии митохондрий в сложной иерархии эукариотической клетки.

Помимо митохондрий, свой геном имеют также хлоропласты — двухмембранные органеллы клеток растений, в которых происходит фотосинтез.

Геном бактерий представлен одной двухцепочечной кольцевой молекулой ДНК. Геном вирусов — это кольцевая или линейная, одно- или двухцепочечная ДНК либо одна или несколько молекул гРНК.

Вопросы и упражнения

1. Какие органеллы соматических клеток высших растений имеют свой геном?
2. Какой биологический смысл в «разорванности» эукариотических генов? Аргументируйте свой ответ.
3. Что представляет собой митохондриальный геном? Что он кодирует?
4. Какие части выделяют в структуре хромосомы?

Поиск, анализ и переработка информации

5. Воспользовавшись дополнительными источниками информации, подготовьте доклад на тему «Геном человека — самый масштабный международный проект XX в.».

§20

Вирусы

- Вирусы • Вирион • Капсид • Бактериофаги • Обратная транскрипция
- Провирус • Ретровирусы • Вирусология

Вирусы — это неклеточная форма жизни. Они являются облигатными паразитами, т. е. такими паразитами, которые могут функционировать только внутри одно- и многоклеточного организма. Изучение вирусов является предметом науки **вирусологии**. основоположник вирусологии, первооткрыватель вирусов Дмитрий Иосифович Ивановский (1863—1920) выявил две их основные черты — они столь малы, что проходят через фильтры, задерживающие бактерии, и их невозможно, в отличие от клеток, выращивать на искусственных питательных средах. Лишь с помощью электронного микроскопа удалось увидеть эти мельчайшие из живых существ.

ВИРУСЫ — ИНФЕКЦИОННЫЕ АГЕНТЫ. По остроумному определению Нобелевского лауреата Питера Медавара (1915—1987), вирусы — «это плохие новости в упаковке из белка». В значительной степени это действительно так, ведь попавшие в клетку вирусные гены («плохие новости») приводят к нарушению нормальных процессов в клетке, в ряде случаев к её гибели, а также к заболеванию всего организма. Недаром своё название вирусы получили от латинского слова *virus* — яд.

Ни один из известных вирусов не способен к самостоятельному существованию. Лишь попав в клетку, генетический материал вируса воспроизводится,

переключая работу клеточных биохимических конвейеров на производство вирусных белков: как ферментов, необходимых для репликации вирусного генома, так и белков оболочки вируса. В клетке происходит сборка из нуклеиновых кислот и белков многочисленных потомков одного попавшего в неё вируса.

В зависимости от длительности пребывания вируса в клетке и характера изменения её функционирования различают три типа вирусной инфекции.

1. Если образующиеся вирусы одновременно покидают клетку, то она разрушается и гибнет. Вышедшие из неё вирусы поражают новые клетки. Так развивается *литическая инфекция* (от греч. *lysis* — разрушение, растворение).

2. При вирусной инфекции другого типа, называемой *персистентной* (стойкой), новые вирусы покидают клетку-хозяина постепенно. Клетка продолжает жить и делиться, производя новые вирусы, хотя её функционирование может изменяться.

3. Третий тип инфекции называют *латентным* (скрытым). Генетический материал вируса встраивается в хромосомы клетки и при её делении воспроизводится и передаётся дочерним клеткам. В некоторых из заражённых клеток латентный вирус активируется определёнными метаболитами, размножается, и его потомки покидают клетки. Инфекция развивается по литическому или персистентному типу.

СТРОЕНИЕ ВИРУСОВ. Вне зависимости от типа инфекции и характера вызываемого заболевания все вирусы можно рассматривать как генетические элементы, одетые в защитную белковую оболочку и способные переходить из одной клетки в другую.

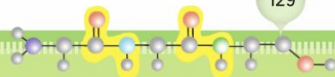
Большинство известных вирусов имеет размер от 20 до 300 нм. Однако в 2011—2015 гг. были открыты гигантские вирусы, поражающие амёб. Их размеры составляют 1—1,5 мкм в длину, что сопоставимо с размерами бактерий.

Отдельные вирусные частицы — **вирионы** чаще всего представляют собой симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов. В сердцевине каждого вириона находится генетический материал, представленный молекулами ДНК или РНК.

Есть вирусы, содержащие одну двухцепочную молекулу ДНК в кольцевой или линейной форме; вирусы с одноцепочной кольцевой или линейной молекулой ДНК; с одноцепочной или двухцепочной РНК; содержащие две идентичные одноцепочные РНК; с несколькими РНК разного размера.

Генетический материал вируса (геном) окружён **капсидом** (от лат. *capsa* — ящик) — белковой оболочкой, защищающей его как от действия нуклеаз (ферментов, разрушающих нуклеиновые кислоты), так и от воздействия ультрафиолетового излучения. Капсиды состоят из многократно повторённых полипептидных цепей одного или нескольких типов белков. В основе взаимодействия вирусных белков друг с другом и с нуклеиновой кислотой лежит второй закон термодинамики, гласящий, что система приобретает устойчивость при достижении минимального уровня свободной энергии. Для каждого вируса существует свой набор белков, который при сборке вириона даёт оптимальную в энергетическом плане форму капсида. В связи с этим сборка капсида происходит автоматически, без участия ферментов.

Большинство вирусов имеет спиральную или кубическую симметрию.



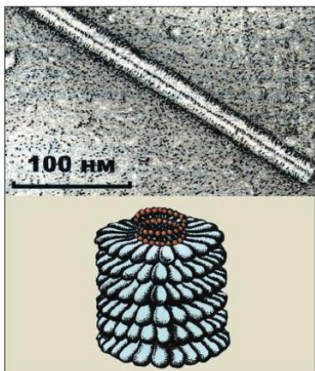


Рис. 61. Вирус табачной мозаики: *вверху* — электронная микрофотография; *внизу* — модель, на которой показана спиральная укладка белковых субъединиц вокруг молекулы РНК

саэдрической головки, содержащей генетический материал, имеют полый цилиндрический отросток, окружённый чехлом из сократительных белков и заканчивающийся шестиугольной площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными фибриллами — нитями. Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала фага внутрь бактериальной клетки (рис. 63).

Многие вирусы, помимо белкового капсида, имеют внешнюю оболочку. Кроме вирусных гликопротеидов (белков, ковалентно связанных с углеводными молекулами), она содержит ещё и липиды, позаимствованные из плазматической мембраны клетки-хозяина. Вирус гриппа — пример спирального вириона в оболочке с кубическим типом симметрии.

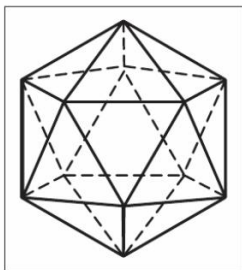


Рис. 62. Модель икосаэдра

Вирионы со спиральной симметрией имеют форму продолговатых палочек. В центре находится нуклеиновая кислота. Капсид состоит из идентичных субъединиц белка, спирально расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. Так, например, вирус табачной мозаики содержит одну молекулу РНК, заключённую в белковый капсид, состоящий из 2130 идентичных полипептидных субъединиц (рис. 61).

Спиральную симметрию имеет большинство вирусов, поражающих растения, и некоторые вирусы бактерий, так называемые **бактериофаги**, или просто **фаги**.

У большей части вирусов, вызывающих заболевания человека и животных, кубическая симметрия. Капсид почти всегда имеет форму икосаэдра — правильного двадцатигранника с двенадцатью вершинами и гранями из равносторонних треугольников (рис. 62).

Существуют вирусы и с более сложным строением. Некоторые фаги, помимо икосаэдрической головки, содержащей генетический материал, имеют полый цилиндрический отросток, окружённый чехлом из сократительных белков и заканчивающийся шестиугольной площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными фибриллами — нитями. Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала фага внутрь бактериальной клетки (рис. 63).

Современная классификация вирусов основана на виде и форме их нуклеиновой кислоты, типе симметрии и наличии или отсутствии внешней оболочки.

РАЗМНОЖЕНИЕ ВИРУСОВ. Размножение вирусов включает три процесса: репликацию вирусной нуклеиновой кислоты, синтез вирусных белков и сборку вирионов.

Разнообразие видов и форм вирусных нуклеиновых кислот определяет и разнообразие способов их репликации. Бактериофаг Т4 имеет одну двухцепочечную линейную молекулу ДНК, состоящую из

$160 \cdot 10^3$ пар нуклеотидов. В ней закодировано более 150 различных белков, в том числе более 30 белков, участвующих в репликации фаговой ДНК. Обезьяний вирус SV40 имеет двухцепочечную кольцевую ДНК. У вируса оспы две комплементарные цепи линейной ДНК на обоих концах соединены ковалентной фосфодиэфирной связью. Этот один из самых крупных известных вирусов содержит более 240 генов. Репликация у вирусов с двухцепочечной ДНК принципиально не отличается от репликации бактериальной или эукариотической ДНК.

Паразитирующие в клетках бактерии кишечной палочки *E. coli* фаги М13 и фХ174 имеют кольцевую одноцепочечную ДНК. В заражённой клетке бактериальные ферменты репликации синтезируют комплементарную цепь, которая служит матрицей для образования новых фаговых ДНК. Они соединяются с фаговыми белками, также синтезированными бактериальными ферментами, и новые фаги покидают клетку-хозяина.

Многие вирусы растений содержат одну линейную молекулу РНК, например первый из описанных вирусов — вирус табачной мозаики (ВТМ).

Репликация РНК вируса табачной мозаики осуществляется ферментом, называемым *РНК-зависимой РНК-полимеразой*, закодированным в геноме вируса. Сначала этот фермент строит комплементарную цепь РНК, так называемую *минус-цепь* (она не кодирует белки, в отличие от вирусной РНК, кодирующей белки и поэтому называемой *плюс-цепью*), а затем по ней, как по матрице, синтезирует множество вирусных РНК.

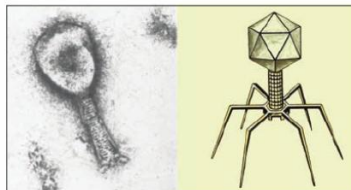
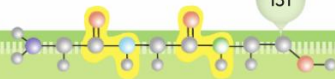


Рис. 63. Электронная микрофотография вирионов Т4 в заражённых клетках *E. coli* (слева); схематическое изображение фага Т4

Из истории науки

В 1955 г. в эксперименте с «переодеванием» американский учёный Хайнц Френкель-Конрад (1910—1999) впервые показал, что РНК может выполнять функцию носителя генетической информации. (Для ДНК эта функция была доказана раньше.) Он взял два штамма ВТМ, дающие различные картины поражения листьев табака. Отделив белки от РНК, он реконструировал вирионы таким образом, чтобы РНК из одного штамма покрывалась белковым чехлом другого. Картина поражения листьев, заражённых реконструированным вирусом, не зависела от того, какому штамму принадлежали белки, она определялась лишь РНК.

У вирусов с так называемым негативным геномом, к которым относится вирус гриппа, инфицирующая РНК является минус-цепью и не кодирует белки. Только комплементарная ей плюс-цепь РНК, синтезирующаяся в заражённых вирусом клетках, несёт информацию о создании новых вирусных частиц. Она же служит матрицей для образования большого количества вирусных минус-цепей РНК. Поскольку необходимого для этого фермента, РНК-зависимой РНК-поли-



меразы, в клетках нет, вирус приносит его с собой. Молекула фермента, присоединённая к его геномной РНК, вместе с ней освобождается из капсида и начинает репликацию РНК.

Две одинаковые одноцепочечные молекулы РНК внутри икосаэдрического белкового капсида содержат некоторые онкогенные (опухолеродные) вирусы. Они имеют ещё и внешнюю оболочку, состоящую из двойного липидного слоя плазматической мембраны клетки-хозяина, а также гликопротеидов вирусного происхождения. Такое же строение имеет *вирус иммунодефицита человека* (ВИЧ), вызывающий синдром приобретённого иммунного дефицита (СПИД).

Из онкогенных вирусов первым был открыт вирус саркомы Рауса (ВСР), вызывающий злокачественные опухоли у кур. Изучение механизма трансформации клетки, т. е. превращения из нормальной в раковую, привело в 1970 г. американских учёных Говарда Темина и Дэвида Балтимора к открытию явления **обратной транскрипции**. ВСР содержит фермент, называемый *обратной транскриптазой*. Он представляет собой ДНК-полимеразу, которая сначала синтезирует цепь ДНК, используя в качестве матрицы одну из идентичных молекул вирусной РНК, а затем вторую, комплементарную цепь ДНК. В результате образуется двухцепочечная ДНК (рис. 64). Она может встроиться в хромосому клетки-хозяина.

Такой процесс встраивания вирусной ДНК в хромосомную ДНК хозяина называют *интеграцией*. Вирусный геном в форме интегрированной ДНК, синтезированной на проникнувшей в клетку вирусной РНК с помощью обратной транскриптазы, называют **провирусом**. Провирус становится частью генетического материала клетки, реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передаётся дочерним клеткам. В скрытой (латентной) форме провирус может пребывать бес-

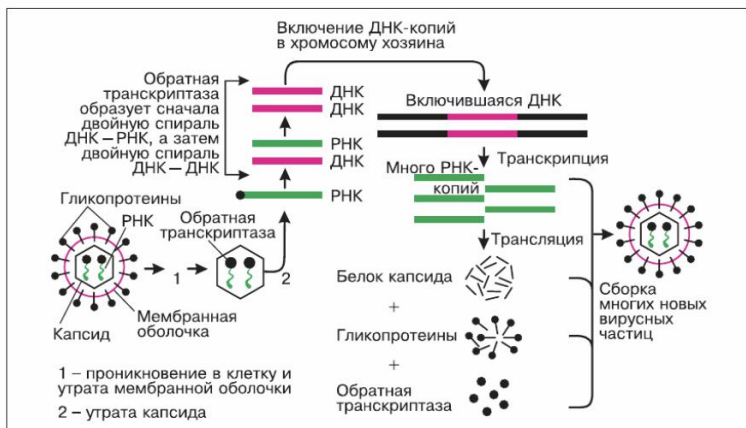


Рис. 64. Жизненный цикл ретровируса

конечно долго, переходя от родителей к потомкам через сперматозоид или яйцеклетку.

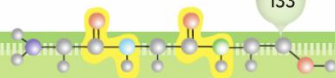
Канцерогенные, т. е. приводящие к раку, факторы, такие как рентгеновские лучи, табачный дым, асбестовая пыль, некоторые продукты переработки нефти, бензол и др., могут активировать провирус в отдельных клетках. В них образуются вирусные РНК и белки, происходит злокачественное перерождение. Раковые клетки отличаются от нормальных тремя главными признаками: 1) они быстро и неконтролируемо делятся, потребляя большое количество молекул АТФ; 2) они утрачивают часть признаков, приобретённых клетками в процессе индивидуального развития организма, и становятся похожими на недифференцированные клетки; 3) они часто теряют присущую им в норме способность к тесному сцеплению с соседними клетками, а поэтому могут отделяться от них, перемещаться в другие части тела и давать начало новым опухолям, т. е. метастазировать.

РНК-содержащие вирусы, являющиеся первопричиной злокачественного перерождения, относят к **ретровирусам** (от лат. *retro* — назад) из-за того, что обратная транскрипция — необходимый этап в их жизненном цикле.

ВИРУСЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ. Возбудитель СПИДа относят к ретровирусам. Он внедряется в Т-лимфоциты — центральные клетки иммунной системы, так как на их поверхности есть рецепторы, способные связываться с белками внешней оболочки ВИЧ. Иммунная система человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных болезней. ВИЧ передаётся при половом контакте, через заражённую кровь (совместное пользование загрязнёнными иглами для введения наркотиков, переливание непроверенной крови, случайный контакт медицинских работников с кровью больного), от матери к плоду во время беременности или новорождённому при родах. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека без лечения составляет 7—10 лет. На 2022 г. при лечении ВИЧ-инфицированных применяется около 35 различных препаратов, что позволяет подобрать оптимальную терапию для каждого пациента.

COVID-19 вызывается коронавирусом, геном которого состоит из плюс-цепи РНК. Первый известный случай заболевания человека был выявлен в Ухане (Китай) в 2019 г. Болезнь быстро распространилась по всему миру и привела в 2020 г. к объявленной ВОЗ (Всемирная организация здравоохранения) пандемии. Диагностика COVID-19 основана на *полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией* (ОТ-ПЦР): обратная транскрипция позволяет получить ДНК по матрице вирусной РНК, а полимеразная цепная реакция — размножить эту ДНК до определяемых количеств. За несколько часов мазок из гортани или носоглотки даст ответ, если даже совсем небольшое количество вирусных частиц попало в дыхательные пути.

У трети инфицированных не развивается заметных симптомов. К лёгким и умеренным симптомам болезни относятся чихание, кашель, головная боль, усталость, затруднённое дыхание, потеря обоняния и вкуса, к тяжёлым — одышка, дыхательная недостаточность, поражение лёгких более чем на 50 %, развитие тромбозов, полиорганная дисфункция. Проводится исследование долгосрочных последствий заболевания. Смертность от COVID-19 составляет приблизительно 1 % от инфицированных.



В развитых странах создано несколько эффективных вакцин против COVID-19. Важны и другие профилактические меры: ношение масок, мытьё рук, дистанцирование, карантин.

Новые штаммы коронавируса обладают меньшей смертоносностью. Есть основания полагать, что со временем COVID-19 повторит судьбу «испанки» — заболевания, вызванного вирусом гриппа и унёсшего в период 1918—1920 гг. жизни 5,3 % населения Земли. А в наши дни смертность, связанная с вирусом гриппа, колеблется в пределах 0,6—1 %.

Вирусным болезням подвержены многие животные и растения. К наиболее опасным относят *бешенство* собак, лошадей, крупного рогатого скота (КРС); *ящур* у парнокопытных (переносится птицами); *чума КРС* (протекает как у людей); *лейкоз КРС*, поражающий животных с иммунной недостаточностью и проявляющийся в злокачественных новообразованиях; *птичий грипп*. От этих болезней спасает массовая вакцинация.

Все культурные растения тоже страдают от вирусов. Так, *вирус табачной мозаики* поражает все паслёновые: и перцы, и томаты, и баклажаны, и картофель. У них на листьях появляются хаотичные светлые пятна, напоминающие мозаику. Заболевшие растения уничтожают, чтобы предотвратить распространение вируса.

ВИРУСЫ — ФАКТОРЫ ИЗМЕНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ ОРГАНИЗМОВ. При нормальной транскрипции вирусной ДНК, интегрированной в хромосому клетки, могут транскрибироваться и расположенные рядом хозяйские гены. При обратной транскрипции вирусной РНК эти гены могут встроиться в хромосомы другого организма и оказаться в необычном для них окружении. Тем самым ретровирусы могут не только переносить гены, принося в организмы дополнительную наследственную информацию, но и изменять работу хозяйских генов. Они могут переносить гены между клетками одного организма, между организмами не только одного, но и разных видов или классов, когда половая гибридизация исключена. Поток генов между далёкими организмами представляется очень реальным — на это указывает сходство у самых разных животных генов, одновременно входящих в состав ретровирусов. Сегодня вирусы рассматривают не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчиков генетической информации между видами. Кроме того, сам факт попадания вируса в живую клетку и перестраивание её биохимических конвейеров на создание вирусного потомства если и не убивает клетку, то не проходит для неё бесследно. Разрывы хромосом, изменения в порядке расположения генов, а также изменения в самих генах остаются в «генетической памяти» клеток, посещённых незваными пришельцами.

Следует помнить, что далеко не все вирусы являются вредоносными агентами. Исследования последних лет указывают на то, что число неизвестных пока науке вирусов может быть огромным. Подавляющее большинство из них совершенно безвредны (и потому до сих пор не обнаружены). Более того, животным удалось «приручить» некоторые вирусы и использовать их гены в собственных интересах. Так, вирусное происхождение имеют гены, принимающие участие в работе приобретённого иммунитета, гены, сделавшие возможным образование плаценты у млекопитающих. Ретровирусное происхождение имеет фермент теломераза (см. § 18).

Вопросы и упражнения

1. Чем должен отличаться вирус (не являющийся ретровирусом), содержащий одноцепочечную плюс-РНК, от вируса, содержащего одноцепочечную минус-РНК?
2. Чем отличается ретровирус, содержащий плюс-цепь РНК, от неретровируса, содержащего одноцепочечную плюс-РНК?
3. Проанализируйте строение вируса. Какими отличительными особенностями обладают вирусы по сравнению с другими живыми системами?
4. Почему вирус проявляет свойство живого организма, только внедрившись в клетку?
5. Чем определяется разнообразие форм вирусных частиц?
6. Как размножаются вирусы, каковы особенности этого процесса?
7. Какое влияние оказывают вирусы на живые организмы?
8. Какое значение имеют вирусы в жизни человека?

Точка зрения

9. Прокомментируйте мнение некоторых учёных о том, что вирусы — это «одичавшие» гены.

Поиск, анализ и переработка информации

10. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Профилактика и лечение СПИДа».

§ 21

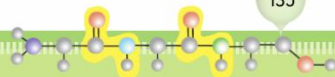
Генная инженерия. Биоинформатика

- Генная инженерия • Секвенирование • Геномика • Транскриптика
- Протеомика • Биоинформатика

ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ. Современный уровень биохимии, молекулярной биологии и генетики обусловил появление и развитие **генной инженерии**. Это совокупность молекулярно-генетических методов, позволяющих путём операций *in vitro* (в пробирке) переносить генетическую информацию из одного организма в другой. Генная инженерия позволяет преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные наследственные признаки одних организмов другим. Цель генной инженерии не в воплощение в реальность мифов о кентаврах (человеко-конях) и русалках (человекорыбах), а получение клеток (в первую очередь бактериальных), способных в промышленных масштабах нарабатывать некоторые «человеческие» белки.

О перспективах лечения наследственных заболеваний человека с помощью генно-инженерных методов будет рассказано во второй части учебника для 10 класса, в главе X «Генетика человека». О применении методов генной инженерии в селекции и биотехнологии вы узнаете из главы XII «Селекция организмов» и главы XIII «Биотехнология и синтетическая биология».

ГЕНОМИКА. ПРОТЕОМИКА. Одновременно с развитием генно-инженерных методов в 90-х гг. XX в. появилось новое направление молекулярной биоло-



гии и генетики — **геномика**. Эта комплексная дисциплина изучает структуру генов и некодирующих участков генома.

Большинство методов геномики связаны с технологиями определения нуклеотидной последовательности ДНК — **секвенирования** (от англ. *sequence* — последовательность). Заложенные ещё в 1980-х гг. нобелевским лауреатом Фредериком Сэнгером, технологии секвенирования ДНК стремительно развивались и сегодня позволяют определять последовательности миллиардов молекул в одном эксперименте, причём новейшие методы секвенирования дают возможность прочитать последовательности длиной до миллиона пар оснований. Такая производительность позволила секвенировать геномы многих сотен тысяч видов организмов, сделав *сравнительную геномику* важнейшим инструментом эволюционной биологии.

Благодаря секвенированию молекул РНК или комплементарных ей ДНК удаётся узнать, какие транскрипты присутствуют в разных типах клеток, таким образом определить, какие гены в них работают. Используя антитела, можно выделять фрагменты генома, связанные со специфическими белками хроматина. Секвенирование выделенных фрагментов позволяет узнать, с какими участками генома связывается тот или иной белок и сделать предположение о его функции. Таким образом, *функциональная геномика* позволяет узнать, как генетическая информация реализуется в признаках отдельной клетки и организма в целом.

Методы секвенирования в сочетании с биофизическими и биохимическими подходами используют в *структурной геномике* для исследования укладки ДНК в ядре. Для этого хроматин фиксируют при помощи формальдегида (эта маленькая молекула образует ковалентные сшивки между нуклеиновыми кислотами и белками, предотвращая диффузию молекул в ядре), после чего обрабатывают рестриктазами, а затем сшивают образовавшиеся концы ДНК лигазой. Секвенирование полученных молекул позволяет выявить места сшивок ДНК, а поскольку лигаза может соединить концы только сближенных друг с другом участков генома, полученные в результате секвенирования данные несут информацию о трёхмерной укладке хроматина в клетке.

Изучением всего набора РНК (в том числе некодирующих РНК), образуемого организмом или отдельной клеткой, занимается **транскриптомика**. Если геном одинаков у всех клеток одной особи, то транскриптом может быть весьма изменчив в зависимости от условий окружающей среды. Одна из задач транскриптомики — познание тонких механизмов регуляции работы генов.

На рубеже тысячелетий появился термин «протеомика» (от англ. *protein* — белок + геномика). **Протеомика** — это новое направление молекулярной биологии, охватывающее изучение всех белков, работающих в клетке на разных этапах её жизни.

Определение аминокислотных последовательностей белков, их посттрансляционных модификаций и трёхмерной укладки (*фолдинга*) гораздо более сложная задача, чем определение последовательности нуклеиновых кислот. Однако и в этом направлении в последнее время наблюдается значительный прогресс. Методы рентгеноструктурного анализа и криоэлектронной микроскопии позволили установить точную структуру тысяч белков и белковых комплексов. А масс-спектрометрические методы анализа дают возможность узнать аминокислотные последовательности сотен протеинов в одном эксперименте.

Сравнение *протеомов* (совокупности всех белков) здоровых и больных пациентов позволяет выявить те белки, которые могут иметь отношение к развитию заболевания. Наличие того или иного гена, выявляемого в результате секвенирования, не означает, что этот ген будет транскрибирован и транслирован у конкретного индивида. А наличие определённого белка в клетке однозначно указывает на то, что в геноме присутствует конкретный ген. Если представить прочитанный геном как «книгу судеб», то понять смысл прочитанного помогает протеомика.

БИОИНФОРМАТИКА. Особенность современных геномных и протеомных экспериментов заключается в том, что в результате одного опыта создаются огромные массивы данных (*big data*) — миллиарды последовательностей ДНК, сотни или тысячи последовательностей белков. Такие огромные массивы данных невозможно обрабатывать вручную, поэтому современные геномика и протеомика не могут развиваться без методов компьютерной биологии — **биоинформатики**.

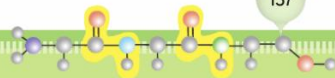
NB

Биоинформатические инструменты применяют для хранения, систематизации и интеграции больших геномных данных.

Так, инструменты на основе искусственного интеллекта позволили совершить прорыв в протеомике: был создан алгоритм, предсказывающий пространственную укладку белка на основе его аминокислотной последовательности. Это стало возможным благодаря тому, что за годы геномных и протеомных исследований была накоплена обширная база данных о существующих белках, их третичной структуре и изменениях аминокислотной последовательности в ходе эволюции. Зная трёхмерную структуру белка и используя методы статистической физики, можно рассчитать, как химические вещества будут взаимодействовать с белком, например, какие молекулы способны повышать активность ферментов или ингибировать взаимодействия рецепторов на поверхности клеток с лигандами. Эти возможности уже совершили революцию в области фармакологии: теперь перед тем, как проводить дорогостоящие и рискованные клинические испытания, активность новых лекарственных препаратов можно проверить на *компьютерной модели*. Вместе с новыми инструментами для доставки лекарств (например, использованием наночастиц, обеспечивающих доставку терапевтической молекулы в нужные ткани или клетки) инструменты *компьютерного дизайна* активаторов и ингибиторов белков открывают огромные возможности для медицины будущего.

Компьютерное моделирование фолдинга белков активно применяют в молекулярно-генетической диагностике для понимания того, как изменяется структура белка в результате мутации. Это позволяет сказать, повлияет ли та или иная мутация на функционирование белка и может ли она быть причиной развития заболевания.

Ещё одно важное направление в развитии протеомики — поиск белков с новыми свойствами. Благодаря тому, что в публичных базах данных хранятся миллионы последовательностей генов разнообразных организмов, учёные могут исследовать разнообразие белков, собранных из всех уголков планеты, не отвлекаясь от компьютера.





Например, в одном из таких исследований был найден бактериальный ген, кодирующий белок, сходный с нуклеазами *Cas*-семейства, которые используют для редактирования генома человека и животных (об этом будет рассказано в главе XII). Оказалось, что по сравнению с ранее известными *Cas*-белками новый фермент обладал большей нуклеазной активностью, а также меньшей чувствительностью к pH и температуре. Это открытие удалось сделать, проанализировав данные научной группы, занимавшейся изучением совсем другой проблемы — систематического сбора и секвенирования геномов бактерий из образцов кала человека с целью охарактеризовать роль микрофлоры в развитии кишечных инфекций. Этот пример показывает, какую важную роль в современных научных исследованиях играют инструменты биоинформатики и публичные базы данных, которые позволяют научным группам из разных стран и областей биологии открыто обмениваться полученными сведениями друг с другом.

Вопросы и упражнения

1. Что называют геной инженерией? Какие задачи стоят перед геной инженерией?
2. Термин «биоинформатика» появился в 1970 г. Проведя аналогию с терминами «биохимия» и «биофизика», ответьте на вопрос: чем занимается биоинформатика?
3. Какова цель функциональной геномики?
4. Какой прорыв в протеомике произошёл благодаря биоинформатике?



ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

1. Ген человека содержит $3,2 \cdot 10^9$ пар нуклеотидов. В ядре соматической клетки человека содержится около 7 пикограммов ДНК (1 пикограмм = 10^{-12} г). Какова масса 1 метра молекулы ДНК?
2. Ген содержит 1500 нуклеотидов. В одной из цепей содержится 250 нуклеотидов А, 150 нуклеотидов Т, 150 нуклеотидов Г и 200 нуклеотидов Ц. Сколько нуклеотидов каждого вида будет в антипараллельной цепи ДНК? Сколько аминокислот будет закодировано данным фрагментом ДНК?
3. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на котором синтезируется участок тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов: АТА-ГЦТ-ГАА-ЦГГ-АЦТ. Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте. Какой кодон мРНК будет соответствовать антикодону этой тРНК, если она переносит к месту синтеза белка глутаминовую кислоту? Ответ поясните. Для решения задачи используйте таблицу генетического кода.
4. В процессе трансляции участвовало 40 молекул тРНК. Определите число аминокислот, входящих в состав синтезируемого белка, а также число триплетов и пар нуклеотидов в гене, который кодирует этот белок.
5. Белок состоит из 100 аминокислот. Установите, во сколько раз молекулярная масса участка гена, кодирующего данный белок, превышает молекулярную массу белка, если средняя молекулярная масса аминокислоты 110, а нуклеотида 300. Ответ поясните.

6. Фрагмент кодирующей цепи ДНК имеет последовательность нуклеотидов ГГТТАТГГА-АГТ. Определите последовательность нуклеотидов в мРНК, антикодоны соответствующих тРНК и последовательность аминокислот во фрагменте молекулы белка, используя таблицу генетического кода.

7. В биосинтезе фрагмента молекулы белка участвовали последовательно молекулы тРНК с антикодонами ААГ, ААУ, ГА, УАА, ЦАА. Определите аминокислотную последовательность участка двухцепочечной молекулы ДНК, в которой закодирована информация о первичной структуре фрагмента белка. Для решения задачи используйте таблицу генетического кода.

8. Известно, что в участке ДНК находится не содержащий интронов ген, кодирующий терапевтид. Фрагмент имеет следующий состав:

...ГТГАААТГЦЦТААЦГЦТТААГЦЦА...

Обозначьте 3'- и 5'-концы фрагмента и определите состав пептида.

9. У больных серповидноклеточной анемией в β-цепи гемоглобина на шестом месте стоит аминокислота валин вместо глутаминовой кислоты у здоровых людей. Какое изменение произошло в их ДНК?

10. Гистон H4 состоит из 102 аминокислот. Определите, сколько времени займёт репликация кодирующей белок части гена (гены гистонов не содержат интронов), если скорость репликации у эукариот составляет около 50 пар нуклеотидов в секунду.

11. Известно, что гистоны — самые консервативные из белков, так как подавляющее большинство замен аминокислот в них несовместимо с жизнью организма. Гистон H4 коровы отличается от гистона H4 гороха всего двумя аминокислотными заменами — изолейцина на валин и аргинина на лизин. Чем различаются соответствующие участки ДНК этих организмов? Почему эти замены не сказываются на их жизнеспособности?

12. В участке транскрибируемой цепи бактериальной ДНК, имеющем состав

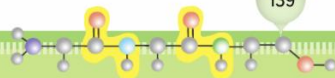
3'...ЦТА АЦЦ ААА ГТА ТГГ АЦГ...5',

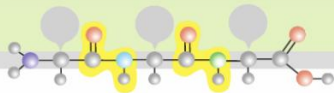
в шестом положении слева произошла замена цитозина на аденин. Каковы будут последствия этой мутации?

13. В одной цепи двойной спирали ДНК имеется последовательность

5'ГЦГЦАААТАТТТЦТЦААААТАТТГЦГЦЗ'

Напишите последовательность нуклеотидов в комплементарной цепи. Что особенного в последовательности этого фрагмента ДНК? Какие структуры может образовать эта двухцепочечная ДНК?





ГЛАВА V. строение и функции организмов

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить:

- что называют гомеостазом;
- как устроены клетки растений и животных;
- какие вещества называют полимерами;
- какое строение имеет целлюлоза;
- какие функции выполняет клеточная стенка;
- какое строение имеют жгутики;
- что такое осмотическое давление;
- что обозначает водородный показатель (pH);
- что называют диффузией.

Изучив эту главу, вы сможете:

- объяснять, в чём заключаются особенности организменного уровня организации жизни;
- характеризовать особенности строения и жизнедеятельности одноклеточных, колониальных, многоклеточных и многоклеточных организмов;
- характеризовать органы и ткани растений, особенности жизнедеятельности растений;
- объяснять особенности строения тканей животных и человека;
- устанавливать взаимосвязи между строением органов и их функциями;
- описывать эволюционное усложнение строения систем органов у животных.

§ 22

Одноклеточные, колониальные
и многоклеточные организмы

- Организмы: одноклеточные, колониальные, многоклеточные, многотканевые
- Микроорганизмы • Нуклеоид • Плазмиды • Эндоспоры • Цисты • Протисты
- Ткани • Органы • Синтиций • Мицелий • Таллом (слоевище)

ОРГАНИЗМ КАК УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО. Особь, или индивидуум (от лат. *individuum* — неделимое), или **организм** (от лат. *organizo* — придавать стройный вид) может состоять из одной клетки, а может быть многоклеточным. Размеры организмов варьируют в широких пределах: от микрометров у бактерий и некоторых грибов до нескольких десятков метров у растений.

NB

Независимо от размеров организм существует как единое физическое тело и как единое целое взаимодействует с окружающей средой.

Организм присуща вся совокупность свойств, отличающих их от неживой природы. Они обладают определённой структурой и особым химическим составом, который создаётся и поддерживается в результате обмена веществами между организмами и окружающей средой. Организмы избирательно реагируют на изменение внешних условий, сохраняя стабильность внутренней среды и своих свойств, или, другими словами, поддерживают *гомеостаз*. Организмы растут и размножаются, передавая свои гены по наследству следующим поколениям.

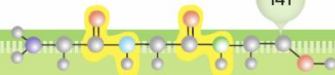
NB

Из-за отсутствия собственного метаболизма вирусы не называют организмами; их считают неклеточной формой жизни.

Организмы различаются по размерам и форме, местам обитания, особенностям поведения и т. д. Эти различия — следствие разной генетической информации, содержащейся в нуклеиновых кислотах, и проявляются они в разнообразии последовательностей аминокислот в полипептидах. Многообразие белков, в свою очередь, приводит к различиям в протекании химических реакций в клетках и к появлению разнообразия других признаков: биохимических, цитологических, анатомических, поведенческих и т. д.

Однако есть нечто общее, что присуще всем организмам, населяющим в настоящее время нашу планету. Это их *клеточное строение*. Более того, у клеток всех организмов есть общие признаки: они окружены плазматической мембраной, хранят информацию в молекулах ДНК, синтезируют белки с помощью рибосом, используют АТФ и умеют получать её в процессе гликолиза. Всё это свидетельствует об общности происхождения клеток.

В зависимости от наличия клеточного ядра все организмы на Земле относятся к прокариотам или эукариотам. По способу получения энергии они явля-



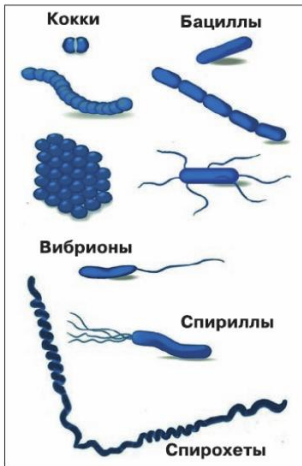


Рис. 65. Наиболее распространенные варианты формы клеток прокариот

греч. *kokkos* — зерно), бациллы (от лат. *bacillum* — палочка), вибрионы (от лат. *vibrio* — колебаться), спириллы (от лат. *spira* — завиток) и спирохеты (от лат. *spira* и греч. *chaeti* — грива). Кокки после деления могут отделяться полностью друг от друга или образовывать группы по две клетки — диплококки, цепочки — стрептококки или грозди — стафилококки. Бациллы также могут формировать длинные цепочки. Клетки бактерий и архей могут иметь одинаковую форму.

Поверх плазматической мембраны у большинства прокариот находится *клеточная стенка*, которая поддерживает форму клеток. Основу клеточной стенки бактерий составляет *муреин (пептидогликан)* — жёсткая трёхмерная сеть из гетерополисахаридных цепей, сшитых короткими пептидами. Через клеточную стенку легко проходят небольшие молекулы и ионы, но для макромолекул она непроницаема.

По строению клеточной стенки бактерий можно разделить на две группы. У одной группы бактерий клеточная стенка толстая и рыхлая. Она хорошо задерживает фиолетовый краситель при окраске по методу, который предложил датский микробиолог Ханс Кристиан Грам. Эти бактерии получили название *грамположительных*. У другой группы бактерий клеточная стенка тоньше и покрыта снаружи билипидным слоем, который пронизывают белковые каналы. Через эти каналы краситель легко уходит при ополаскивании препарата. Таких бактерий называют *грамотрицательными*.

ются фототрофными или хемотрофными, по источнику углерода для построения органических веществ — автотрофными или гетеротрофными, по зависимости их жизнедеятельности от кислорода — анаэробными или аэробными. Многоклеточность или одноклеточность — это ещё одна характеристика организмов.

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. Невидимые невооружённым глазом одноклеточные организмы называют **микроорганизмами** или микробами. Это прокариоты (археи и бактерии) и одноклеточные эукариоты (например, инфузории, амёбы, известные всем дрожжи — представители царства грибов, некоторые водоросли и др.). Одноклеточные составляют большую часть биомассы биосферы.

ПРОКАРИОТЫ. Наибольшее разнообразие по способам клеточного питания и получения энергии среди одноклеточных наблюдают у прокариот, особенно архей. Форма их клеток достаточно разнообразна, чаще всего встречаются шарообразная, цилиндрическая или спиральная (рис. 65). Это кокки (от

У некоторых бактерий клеточная стенка может быть покрыта снаружи ещё и гликокаликсом — полисахаридной капсулой, защищающей клетки от внешних воздействий, в том числе от действия антибиотиков и систем защиты организма-хозяина.

Клеточная стенка есть и у большинства архей. Метаногенные археи, живущие в кишечнике жвачных животных, строят клеточную стенку из аналогичного пептидогликану полимера — *псевдопептидогликана*. У ряда архей клеточная стенка состоит из толстого слоя сульфатированных полисахаридов, у других — из поверхностных белков.

Многие прокариоты могут активно передвигаться с помощью одного или нескольких жгутиков. Жгутик бактерий построен из белка *флагеллина* и представляет собой полый цилиндр, напоминающий микротрубочку эукариот, но принцип крепления к клетке и движения этих жгутиков не такой, как у эукариот. Кроме жгутиков, у некоторых бактерий имеются более короткие тонкие *ворсинки*, обеспечивающие взаимодействие с другими клетками или прилипание к субстрату (рис. 66). Жгутики архей принципиально отличаются от бактериальных; они построены из белков-археллинов.

В прокариотической клетке можно выделить область, которую занимает кольцевая молекула ДНК ($4,5 \cdot 10^6$ пар нуклеотидов). Она не ограничена мембраной, но отличается по плотности от остальной цитоплазмы. Эту область называют *нуклеидом*. В нуклеоиде происходят не только репликация, но и транскрипция, а на его периферии находятся многочисленные рибосомы, и идёт трансляция. В цитоплазме могут встречаться гранулы запасных веществ, часто

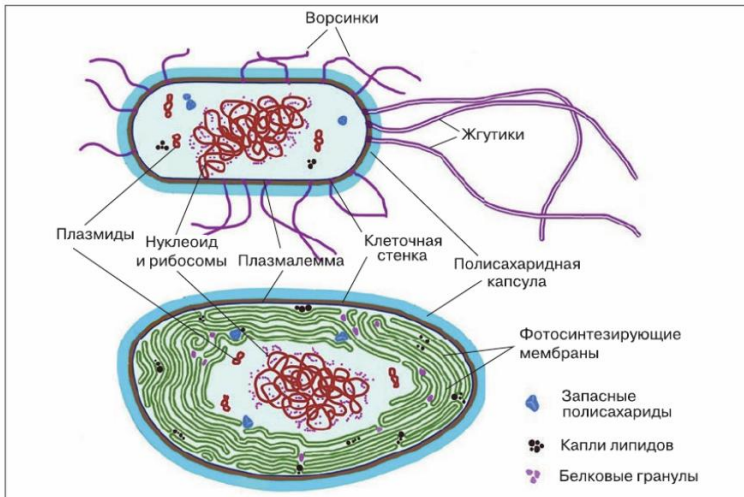


Рис. 66. Схема строения кишечной палочки и цианобактерии

обнаруживаются **плазмиды** — небольшие кольцевые двухцепочечные молекулы ДНК, состоящие из нескольких тысяч пар нуклеотидов. Каждая бактерия, помимо основной, не покидающей клетку молекулы ДНК, может содержать несколько различных плазмид. Плазмиды — автономные генетические элементы, они реплицируются независимо от основной молекулы ДНК. Хотя на долю плазмид приходится лишь небольшая часть ДНК клетки, именно они несут такие жизненно важные для бактерии гены, как гены устойчивости к неблагоприятным воздействиям, в том числе гены лекарственной устойчивости. Разные плазмиды содержат гены устойчивости к разным антибактериальным препаратам. Бактерия может обмениваться плазмидами с другими бактериями. Благодаря этому при действии определённого антибиотика на бактериальные клетки плазмиды, придающие устойчивость к нему, быстро распространяются среди бактерий, сохраняя им жизнь. Простота устройства плазмид и лёгкость, с которой они «входят и выходят» из бактерий, используются генными инженерами для введения в клетки бактерий генов высших организмов (см. § 66).

Внутриклеточные мембраны у большинства прокариот отсутствуют. Только у фотосинтезирующих бактерий обнаружены внутренние мембраны, обособленные от плазмалеммы и образующие уплощённые цистерны. В этих мембранах находятся поглощающие свет пигменты и другие компоненты систем фотосинтеза (см. рис. 66).

При появлении экстремальных внешних факторов некоторые бактерии перестают размножаться, запасают гликоген и другие вещества, повышающие их устойчивость. Другие бактерии в условиях голодания могут образовывать так называемые **эндоспоры** (от греч. *endon* — внутри и *spora* — семя). Образование эндоспор начинается с репликации и разделения дочерних молекул ДНК. После этого материнская клетка строит перегородку, отделяющую небольшую часть клетки с одной копией ДНК, затем создаёт вокруг будущей споры специальную оболочку, которая обеспечивает её устойчивость, и со временем лизируется. Эндоспоры очень устойчивы к неблагоприятным условиям среды и долго остаются жизнеспособными.

Иногда клетка бактерии не образует споры внутри себя, а сама превращается в устойчивую покоящуюся структуру — **цисту** (от греч. *kystis* — пузырь), запасая питательные вещества и формируя прочную оболочку.

Археи спор не образуют.

МЕСТО И РОЛЬ ПРОКАРИОТ В БИОЦЕНОЗАХ. Прокариот можно обнаружить везде — в почве, воде, воздухе, на поверхности и внутри различных организмов, в том числе и человека. Посчитано, что в организме взрослого человека количество клеток бактерий и архей более чем на два порядка превышает количество его собственных клеток, а их суммарная масса может достигать 3—4 кг, т. е. организм человека представляет собой суперорганизм. Микроорганизмы живут на кожных покровах, слизистых верхних дыхательных путей, в желудочно-кишечном тракте. Некоторые из них могут вызывать заболевания, другие необходимы для нормальной жизнедеятельности организма.

Благодаря полезным бактериям поддерживается среда, губительная для патогенных бактерий. Полезные бактерии, населяющие кишечник, кроме того, участвуют в переваривании углеводов, синтезируют некоторые витамины. Например, кишечная палочка снабжает наш организм витаминами групп *B* и *K*.

Нарушение *микробиоты* (совокупности симбиотических микроорганизмов данного организма) приводит к размножению бактерий, вызывающих всевозможные инфекционные заболевания. Так, причиной ангины, тонзиллита, пневмонии часто служат различные стрептококки; гнойные воспалительные процессы во многих тканях человеческого организма вызывает золотистый стафилококк; бациллы являются причиной таких тяжёлых инфекционных заболеваний, как сибирская язва, столбняк и смертельно опасный ботулизм, острое желудочно-кишечное заболевание — холеру вызывает холерный вибрион.

Многие археи — экстремофилы, они живут в горячих источниках, в солёных озёрах, где нет другой органической жизни. В океаническом планктоне археи — одна из самых распространённых групп организмов. Археи принимают участие в круговоротах углерода и азота. Среди возбудителей болезней человека нет ни одного из архей!

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЭУКАРИОТЫ чрезвычайно разнообразны. Среди них есть и автотрофные, и гетеротрофные организмы; есть даже виды, у которых сочетаются признаки животных и растительных клеток (например, у эвглены зелёной и хламидомонады присутствуют хлоропласты и жгутики). Для одноклеточных эукариот, как и для всех эукариот, характерно наличие в цитоплазме мембранных органелл, микрофиламентов и микротрубочек, у них есть также жгутики и реснички (см. § 10). Многие из одноклеточных эукариот с их помощью передвигаются в водной среде.

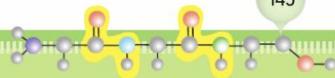
Однако некоторые особенности организации отличают одноклеточных от других эукариот. Для *инфузорий*, например, характерно присутствие в клетках двух ядер: макро- и микронуклеуса. Микронуклеус отвечает за размножение, а макронуклеус — за клеточный метаболизм. У некоторых видов наблюдается многоядерность. Встречаются организмы с необычными органоидами — *сократительными вакуолями*, регулирующими осмотическое давление путём накопления и выброса излишков жидкости из клетки (такие вакуоли есть у инфузорий и амёб). Инфузории имеют характерную форму, у радиолярий¹ есть внутриклеточный минеральный скелет, а клетки диатомовых водорослей покрыты панцирем из оксида кремния.

Есть и такие одноклеточные организмы, например *амёбы*, у которых нет ни внутреннего, ни наружного скелета (рис. 67). Их форма постоянно меняется, они образуют *псевдоподии* (от греч. *pseudos* — ложь и *podos* — нога) — выпячивания плазмалеммы, заполненные цитоплазмой. Амёбы передвигаются по



Рис. 67. Амёба

¹ *Радиолярии (лучевики)* — одноклеточные морские планктонные организмы размерами от 40 мкм до 1 мм. Характерная черта — наличие минерального скелета (формы скелета чрезвычайно разнообразны). Снаружи тела выдаются нитевидные псевдоподии.



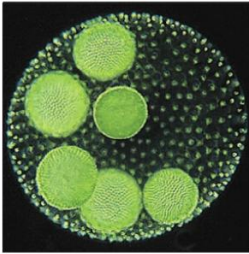


Рис. 68. Колонии *Volvox aureus*

дну водоёмов, как бы перетекая с места на место (такой способ движения так и называют — амёбидное).

Среди одноклеточных эукариот имеется много форм, паразитирующих на животных, в том числе и на человеке. Примером могут служить кровяные споровики, или плазмодии, — внутриклеточные паразиты эритроцитов, вызывающие малярию, и кокцидии, вызывающие токсоплазмоз.

Некоторые одноклеточные простейшие при неблагоприятных условиях могут превращаться в цисты, подобно бактериям. Паразитирующие простейшие, меняющие хозяев в ходе жизненного цикла (см. § 35), могут образовать цисты при переходе от одного хозяина к другому через внешнюю среду. В благоприятной среде из цисты, как правило, выходит одна особь.

Разнообразие строения и особенностей метаболизма одноклеточных эукариот затрудняет их классификацию; в настоящее время большинство из них иногда объединяют в отдельную группу — **протисты**.

КОЛОНИАЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. Между одноклеточными и многоклеточными организмами не всегда удаётся провести строгую границу.

Некоторые бактерии образуют колонии, в которых все клетки функционируют одинаково и независимо друг от друга, и каждая из них может стать родоначальницей новой колонии клеток. Обычно все клетки колонии являются потомками одной клетки и удерживаются вместе с помощью выделяемой слизи. Размеры колоний у разных видов могут значительно различаться. Например, стрептококки и стафилококки образуют скопления из небольшого числа клеток, а колонии почвенных слизистых бактерий состоят из многих тысяч клеток.

Почвенные слизистые бактерии расщепляют целлюлозу ферментами, секретруемыми во внешнюю среду. Объединившись с помощью выделяемой слизи в колонию, они образуют больше ферментов, и расщепление идёт более эффективно. Образовавшиеся низкомолекулярные продукты бактерии используют для роста и размножения. При недостатке питательных веществ в клетках начинают работать гены, кодирующие белки, необходимые для формирования особых структур — *плодовых тел*. Только в плодовых телах могут образоваться клетки, защищённые толстой оболочкой и способные пережить неблагоприятные условия. Для того чтобы выработать нужное количество белка, необходимы «усилия» не менее 100 тыс. клеток.

Некоторые эукариоты также образуют колонии — как простые, содержащие клетки одного типа, так и более сложные, состоящие из клеток, которые выполняют различные функции. Известный пример — зелёные водоросли рода *вольвокс* (рис. 68). Их колонии состоят из нескольких тысяч клеток, образующих полый шарик. Клетки соединены цитоплазматическими мостиками, благодаря этому их жгутики двигаются согласованно, обеспечивая быстрое движение всей колонии. Внутри сферы имеются немногочисленные более крупные клетки без

жгутиков, способные делиться и образовывать новые колонии. Такие колонии существуют как единый организм, иногда его так и называют — **колониальный организм**.

Колонии известны и у низших животных. Например, у некоторых губок колонии возникают как результат почкования, после которого дочерние особи остаются присоединёнными к материнской особи. У других видов близко расположенные губки сливаются своими основаниями. Известны даже такие случаи, когда у объединившихся губок срастаются устья и внутренние полости так, что колония внешне становится похожей на одиночную крупную особь.

От многоклеточных организмов колониальные отличаются более низким уровнем дифференциации клеток и отсутствием тканей.

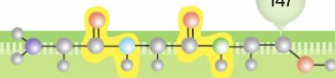
МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. Организм можно назвать многоклеточным, если клетки не просто располагаются рядом, но и прочно *скреплены друг с другом*. Кроме того, они *дифференцированы и интегрированы*, т. е. делят обязанности по поддержанию жизни организма, специализируясь на выполнении конкретных функций и обмениваясь продуктами своей жизнедеятельности. Специализация позволяет им достичь большего совершенства в выполнении функции по сравнению с клетками, которые вынуждены «уметь» выполнять все функции. Кроме того, все клетки *действуют скоординированно*, поддерживая целостность организма.

Уже среди бактерий известны такие колонии, где имеются клетки, специализированные на выполнении разных функций. Это цианобактерии. Их нитчатые колонии достигают в длину нескольких сантиметров и даже дециметров (рис. 69). В них имеются клетки, различающиеся по размерам, внутреннему строению, набору ферментов. Это фотосинтезирующие клетки и более крупные клетки с толстыми оболочками (так называемые *гетероцисты*), специализирующиеся на фиксации азота, необходимого для синтеза нуклеотидов и аминокислот. Синтезируемыми продуктами эти два типа клеток обмениваются через поры, напоминающие плазмодесмы растительных клеток. Клетки, фиксирующие азот, чувствительны к кислороду, который выделяется при фотосинтезе, поэтому их работа начинается в темноте, когда останавливается световая стадия фотосинтеза. Из-за наличия специализированных клеток некоторые учёные относят нитчатых цианобактерий не к колониальным, а к многоклеточным организмам.

Многоклеточными организмами являются многие *грибы*, однако имеется важная особенность, отличающая их от таких многоклеточных, как животные и растения. Организм грибов представляет собой **мицелий**, состоящий из тонких длинных тяжей — гиф (от греч. *hyphe* — паутина) (рис. 70). Гифы могут быть разветвлёнными и неразветвлёнными, многоядерными и разделёнными по-



Рис. 69. Нитчатые цианобактерии *Nostoc*





a)

b)

Рис. 70. Мицелий и плодовые тела шампиньонов (слева); схема строения шляпочного гриба (справа)

перечными перегородками с такими большими отверстиями в клеточных стенках, что цитоплазма и ядра могут свободно перемещаться вдоль гифы. Другими словами, гифы представляют собой синцитий. Синцитием (от греч. *syn* — вместе и *cytos* — клетка) называют соединение многих клеток в одно общее образование различной величины и формы. Соседние клетки могут объединяться в синцитий с помощью цитоплазматических мостиков либо сливаться в одну общую многоядерную массу. Синцитий возникает или путём уничтожения границ между отдельными клетками или в результате клеточного деления, не доходящего до конца. Грибы — гетеротрофы, и питательные вещества поступают в них через всю поверхность гиф. Гифы могут располагаться свободно, образуя рыхлую грибницу, могут переплетаться, формируя плотные скопления, например, при образовании плодовых тел (в быту именно их называют грибами). Эти скопления напоминают ткани растений, однако между соседними гифами отсутствуют межклеточные контакты, и поэтому их назвали *ложными тканями*.

Ложными тканями можно назвать и *слоевница*, или *талломы* (от греч. *thallós* — побег), многоклеточных водных эукариот, которые раньше считались низшими растениями — водорослями, а сейчас их вместе с одноклеточными эукариотами некоторые систематики относят к *протистам*. Это обширная группа

разнообразных многоклеточных организмов, среди которых много фотоавтотрофов, но есть и утратившие способность к фотосинтезу.



Рис. 71. Бурая водоросль ламинария пальчатая

талломы есть у зелёных, бурых, золотистых, жёлто-зелёных и других водорослей (рис. 71). Это самые древние фотосинтезирующие многоклеточные организмы на Земле. Полагают, что именно они вместе с цианобактериями создали кислородную атмосферу на нашей планете. Есть все основания считать, что именно среди них следует искать предше-

ственика наземных растений, так как у некоторых из них в талломах обнаруживаются зачатки тканевой организации. В частности, у бурой водоросли ламинарии (которую называют морской капустой) клетки таллома дифференцируются, образуя подобие проводящей, механической и основной ткани, в клетках которой сосредоточены хлоропласты и идёт интенсивный фотосинтез.

Ещё одна группа организмов, тело которых представлено талломом, это *лишайники* (рис. 72) — симбионты грибов и фотосинтезирующих водорослей либо цианобактерий (иногда и тех и других).



Рис. 72. Таллом лишайника кладонии

МНОГОТКАНЕВЫЕ ОРГАНИЗМЫ. Ткань — это система клеток, сходных по происхождению, строению и функциям. Если клетки соединены межклеточным веществом, то его также включают в состав ткани. Ткани имеются только у растений и животных, т. е. они являются не просто многоклеточными, но и **многоклеточными организмами**. Строение тканей животных изучает наука *гистология* (от греч. *histos* — ткань), изучение тканей растений традиционно называют *анатомией растений*.

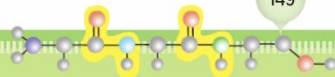
Несколько тканей, объединяясь, образуют **органы**. Органы характеризуются определённым строением и расположением в организме и выполняют ту или иную функцию. В образовании органов растений, так же как и у животных, принимают участие разные ткани.

Вопросы и упражнения

1. Несоответствие какому критерию не позволяет отнести вирусы к организмам?
2. В чём особенности колониальных организмов?
3. Используя интернет-ресурсы, составьте галерею изображений одноклеточных эукариот.
4. На основании текста параграфа сформулируйте, какими признаками должен обладать многоклеточный организм.
5. Чем истинные многоклеточные организмы отличаются от колониальных?
6. В чём состоит разница между многоклеточными и многоклеточными организмами?
7. Токсоплазмоз — распространённое заболевание человека и животных. У взрослых людей оно протекает бессимптомно, но чрезвычайно опасно на стадии эмбрионального развития. Используя дополнительные источники информации, узнайте о путях заражения токсоплазмозом и мерах профилактики этого заболевания.

Лабораторный практикум

8. Приготовьте и рассмотрите временные препараты бактериальных клеток инфузорий («Практикум»; задания 1 и 4 из работы 5 «Особенности строения клеток прокариот и эукариот. Клетки растений и животных»).



§23

Многоклеточные организмы.
Растения

- Вегетативные и генеративные органы • Корень • Побег • Тургорное давление
- Плазмодесмы • Симпласт • Образовательные ткани (меристемы)
- Эпидермис • Кутикула • Фитонциды • Тропизмы • Настии • Пробка • Корка
- Луб (флоэма) • Древесина (ксилема) • Древесинные волокна • Лубяные волокна • Сосуды • Склерейды

ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. У растений все органы традиционно делят на вегетативные и генеративные.

Среди **генеративных органов** у споровых растений можно назвать спорангии и гаметагии (см. § 35), у голосеменных растений — шишки и семена, у цветковых растений — цветки, плоды и семена. К **вегетативным органам** растений относят корень и побег.

Корень используется растением для закрепления в почве, всасывания воды и минеральных солей из почвы и их транспорта в побег. Видоизменённые корни могут нести дополнительные функции: запасающую (корнеплоды, мясистые корни, корневые клубни), опорную (досковидные корни, корни-ходули, корни-подпорки), защитную (корни-колючки), использоваться для втягивания органов под землю (контрактильные корни), транспорта газов (дыхательные корни) или проникновения в другие растения (корни-присоски).

Корень растения как орган может в себя включать *боковые корни* (отходят от других корней), *придаточные корни* (отходят от стебля), *главный корень* (развивается из зародышевого корешка семени).

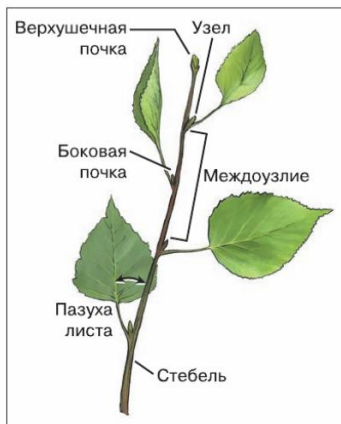


Рис. 73. Структура побега

Побег — это стебель с листьями и почками (рис. 73). У цветковых растений одни почки содержат зачатки стебля и листьев (это вегетативные почки). Из других почек развиваются цветки, а затем плоды (цветочные, или генеративные, почки).

К основным функциям побега относятся поглощение углекислого газа и фотосинтез (листья), транспорт веществ и механическая опора для листьев и генеративных органов (стебель), вегетативное размножение (почки). Различные видоизменения побегов могут помогать растению защищать почки в зимний период, запасать питательные вещества (луковица, клубень, корневище), запасать воду (листья и стебли суккулентов), защищать от растительноядных животных (колючки разного происхождения), получать до-

полнительную опору в пространстве (цепляющиеся и лазающие побеги, усики), осуществлять вегетативное размножение (надземные и подземные *столоны* — вытянутые боковые побеги с удлинёнными междоузлиями, недоразвитыми листьями и пазушными почками).

Важнейший орган зелёного цветкового растения — лист. Это орган фотосинтеза, газообмена и испарения воды — транспирации (от лат. *trans* — через и *spiro* — выдыхаю). Помимо этого, лист может служить органом вегетативного размножения, хранилищем запасных питательных веществ и т. п.

В листе выделяют листовую пластинку, черешок и нередко прилистники. Черешок служит для ориентировки листа к солнечному свету и ослабляет удары от дождя, града, ветра и т. п. Бывают и сидячие листья — без черешков. У хвойных растений листья имеют форму иголок (хвоя).

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ. Особенности организации клеток в тканях у растений заключаются в наличии клеточных стенок, вакуолей и плазмодесм.

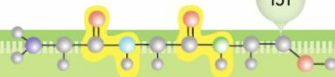
Основной материал клеточной стенки — *целлюлоза* (клетчатка), линейный неразветвлённый полимер глюкозы (см. § 5). Множество длинных молекул целлюлозы (до 10 000 мономеров в каждой) связаны в пучки водородными связями, образуя микрофибриллы. Микрофибриллы дополнительно связываются другими полисахаридами, в том числе пектинами. Пектины способны превращаться в гель (это можно наблюдать при нагревании соков из ягод и фруктов). Пектины и в клеточной стенке образуют гель, который позволяет молекулам воды и другим небольшим молекулам распространяться по клеточной стенке не только одной клетки, но и всех соседних, потому что клеточные стенки соседних клеток соединены и образуют в растении единую систему. Считается, что половина объёма клеточной стенки может быть заполнена водным раствором.

NB

Клеточная стенка — один из компонентов транспортной системы для перемещения в организме растения воды и низкомолекулярных соединений, в том числе минеральных веществ.

Вторая функция клеточной стенки связана с её прочностью. Дело в том, что вакуоли растительной клетки содержат очень насыщенный *клеточный сок*. Когда клетке доступна вода, она проникает в вакуоль, объём вакуоли увеличивается, она давит на цитоплазму, цитоплазма начинает сжиматься и давить на клеточную стенку. Клетка могла бы поглощать воду за счёт осмоса до тех пор, пока не сравняются концентрации растворов в клеточном соке и в поступающей в клетку жидкости. Однако объём клетки ограничен, и сравнять концентрации не удаётся. В результате содержимое клетки давит на клеточную стенку, а клеточная стенка давит на содержимое клетки. Другими словами, в клетке создаётся давление, которое называют **тургорным давлением**. Это давление очень высокое: например, в клетках садового тюльпана оно в 3 раза больше, чем в шинах автомобиля.

За счёт тургорного давления растительные клетки могут расти, чему препятствует жёсткая клеточная стенка. Сейчас известно два способа, какими растения научились обходить это препятствие. Первый заключается в том, что кле-





точная стенка не равномерно покрывает плазматическую мембрану, а располагается кольцами с промежутками между ними. После того, как клетка вырастет, промежутки между кольцами заполняются материалом клеточной стенки. Второй способ обнаружили совсем недавно. Оказалось, что во время роста в клетках появляются новые белки, которые рвут водородные связи между компонентами клеточной стенки, делая её рыхлой и способной к расширению.

Плазмодесмы представляют собой каналы в клеточной стенке, соединяющие соседние клетки. Стенки этих каналов образованы плазматическими мембранами соседних клеток, более того, через них проходят тонкие цистерны эндоплазматической сети. Другими словами, соседние клетки обмениваются молекулами, находящимися и в цитозоле, и внутри эндоплазматической сети. Множество клеток, соединённых плазмодесмами, получило название **симпласта**. В пределах симпласта клетки через плазмодесмы обмениваются электрическими сигналами и небольшими водорастворимыми молекулами, в том числе иРНК и белками.

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ. Главные ткани растений — **образовательные**, или **меристемы** (от греч. *meristos* — делимый), начинают делиться ещё в зародыше и после его прорастания сохраняют способность к делению, являясь родоначальницами клеток всех других тканей организма. Именно меристемы обеспечивают увеличение числа клеток и, следовательно, рост растений.

NB

После очередного деления одна из дочерних клеток меристемы продолжает делиться, а другая начинает расти и дифференцироваться в клетки постоянных тканей: основных, проводящих, механических и покровных.

Клетки меристемы мелкие, расположены очень плотно, характеризуются тонкими клеточными стенками, густой цитоплазмой, заполненной цистернами

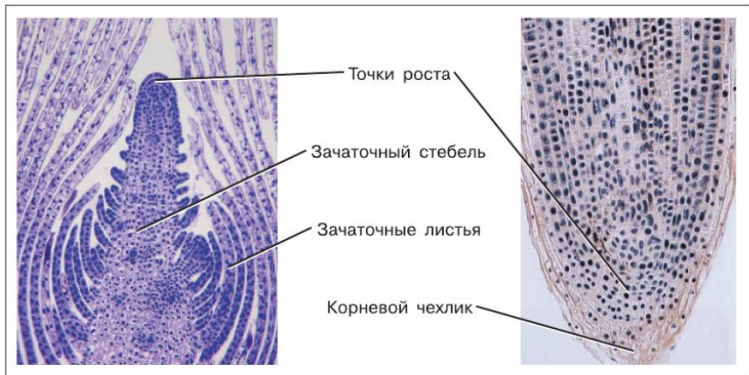


Рис. 74. Верхушечные меристемы в точках роста побега (слева) и корня (справа)

шероховатой эндоплазматической сети, многочисленными митохондриями и немногочисленными очень мелкими вакуолями. Ядро гораздо крупнее ядер клеток других тканей и может занимать до трёх четвертей клеточного объёма.

Образовательные ткани можно классифицировать по их расположению в растении. *Верхушечные меристемы* находятся на верхушке побегов и корней в точках роста и обеспечивают удлинение этих органов (рис. 74).

Клетки меристемы, находящиеся в точках роста, образуют *зону клеточного деления*, за ней следует *зона роста* клеток, которые растягиваются за счёт увеличения вакуолей, втягивающих воду, поступающую в цитоплазму, и их слияния в большую центральную вакуоль. Это растяжение клеток и приводит к росту побега или корня. И, наконец, за зоной роста следует *зона дифференцировки клеток*. Соседние зоны могут частично перекрываться. В корнях зона клеточного деления прикрыта чехлом из крупных клеток основной ткани, который так и называется — *корневой чехлик*. Клетки чехлика защищают апикальную меристему от повреждений при проникновении корешка в почву, при этом они погибают и их место заменяют новые. Погибшие клетки отслаиваются, превращаясь в слизь, которая облегчает дальнейшее углубление корня.

Вставочные меристемы расположены в основании листьев, в почках, междоузлиях побега и обеспечивают быстрый рост побега в длину (например, у злаков).

Боковые меристемы (например, камбий) располагаются в виде цилиндра из тонкого слоя клеток внутри стебля и корня. На поперечном срезе стебля и корня они образуют замкнутые кольца (рис. 75). Эти меристемы ответственны за образование проводящих и окружающих их основных тканей и за рост корней и побегов в толщину.

Детерминированные, т. е. выбравшие программу дальнейшего развития, клетки меристем перестают делиться и постепенно превращаются в клетки других тканей, приобретая специфические для этих тканей черты.

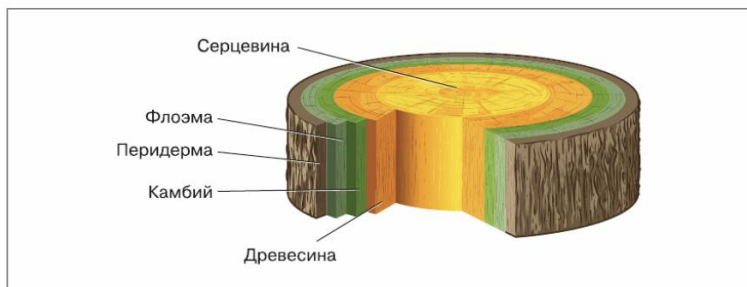


Рис. 75. Срез ствола дерева

Удлинение клеток в детерминированных меристемах делает возможным **тропизмы** — рост растений в необходимом направлении. Для корня характерен *положительный геотропизм*, т. е. рост по направлению к центру Земли, а для стебля — *отрицательный геотропизм* (рост от центра Земли) и *положительный гелиотропизм* (рост по направлению к Солнцу). Если мы разместим растение не вертикально, а под наклоном, то в ответ на неравномерное освещение клетки верхушки стебля выработают различное количество *ауксина* — растительного гормона, стимулирующего рост (подробнее о растительных гормонах будет рассказано в § 29). Ауксин распространится вниз по стеблю и будет действовать на интенсивность растяжения клеток. Клетки с затенённой стороны получат больше ауксина и растянутся сильнее, что приведёт к повороту верхушки стебля. В результате кончик стебля займёт вертикальное положение, при котором освещение вновь станет равномерным.

ПОКРОВНАЯ ТКАНЬ располагается на поверхности растения, создаёт барьер для газов, воды, микроорганизмов, защищая растение от факторов внешней среды.

Молодые побеги покрыты **эпидермисом**. Клетки эпидермиса соединяются друг с другом, образуя прочный к разрыву слой (рис. 76). Разнообразные волоски уменьшают испарение воды и защищают от растительноядных организмов. Клетки эпидермиса могут выделять **кутикулу** — воскоподобное вещество, которое уменьшает испарение с поверхности побега, а также **фитонциды** — вещества, подавляющие активность микроорганизмов.

В слое эпидермиса встречаются **устьица**, которые обеспечивают газообмен растения с окружающей средой. Устьице состоит из двух замыкающих клеток и устьичной щели (см. рис. 76). Щель открывается, когда замыкающие клетки насыщены водой, и закрывается, когда влаги недостаточно, т. е. регулятором состояния щели служит тургор замыкающих клеток.

Если в клетках эпидермы лишь у немногих растений встречаются хлоропласты, то в замыкающих клетках хлоропласты находятся в большом количестве, и в них идёт интенсивный процесс фотосинтеза. Сразу под устьичной щелью находится расширенное межклеточное пространство, заполненное воздухом. Когда щель открыта, через эту воздушную полость осуществляется газообмен, а также идёт испарение воды.



Рис. 76. Эпидермис листа с устьицами

Позднее у растений, для которых характерен рост в толщину, покровы побега сменяются на перидерму и корку. *Перидерма* состоит из наружного слоя мёртвых клеток — *пробки* и живого, активно делящегося слоя. Пробка хорошо защищает от внешних факторов, а делящийся слой обеспечивает обновление пробки. В клеточных стенках опробковевших клеток откладывается биополимер суберин, благодаря которому пробка газо- и водонепроницаема. Газообмен осуществляют **чечевички**, где проб-

ковый слой рыхлый и воздух может проникнуть в лежащие под пробкой ткани (рис. 77).

В наиболее толстых и долгоживущих побегах последовательно формируется несколько концентрических перидерм, и в результате их работы формируется *корка*, которую мы можем видеть на поверхности деревьев и которую часто неверно называют корой.

Молодые корни покрываются *ризодермой*, её главное отличие — одноклеточные *корневые волоски*, которые сильно увеличивают площадь поверхности корня и осуществляют всасывание воды и минеральных веществ. Утолщённые корни, так же как и стебли, могут быть покрыты перидермой или коркой.

МЕХАНИЧЕСКАЯ ТКАНЬ участвует в формировании каркаса растения, который обеспечивает сохранение положения в пространстве. Клетки мёртвой механической ткани (*склеренхимы*) содержат в целлюлозной клеточной стенке отложения *лигнина* — полимера сложного строения, который не пропускает воду и воздух и обеспечивает механические свойства. Если клетки имеют вытянутую форму, то их называют **волоками**, если нет — **склереидами**. Склереиды могут иметь разную форму; шаровидные или эллипсоидные склереиды называют **каменистыми клетками**.



Рис. 77. Чечевички на стволе вишни

NB

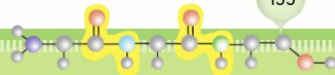
Волокна часто встречаются вместе с проводящими тканями, формируя сосудисто-волоконистые пучки.

Склереиды могут располагаться поодиночке и группами в листьях, стеблях, плодах. Например, каменные клетки в плодах груши можно отчётливо ощутить при пережёвывании из-за характерного скрипа на зубах.

Клетки живой механической ткани (*колленхимы*) содержат лишь небольшие утолщения целлюлозной клеточной стенки. Способность выполнять механическую функцию зависит у этой ткани от наличия воды. Когда вакуоли её клеток наполнены водой, давление воды в вакуолях обеспечивает упругость клеток, их тургор. При недостатке воды давление уменьшается, клетки теряют тургор и растение вянет.

С похожими изменениями содержания воды в вакуолях связано закрытие и открытие цветков в ответ на время суток или на погодные условия. Движения в ответ на внешние условия у растений называют **настиями**.

ОСНОВНАЯ ТКАНЬ, или **паренхима**, заполняет промежутки между другим тканями. Округлые тонкостенные клетки основной ткани лежат не так плотно, как в других тканях, т. е. значительный объём ткани занимают межклеточные пространства. В качестве дополнительных функций основная ткань может осуществлять запасание питательных или ненужных веществ (сердцевина стеб-



ля), фотосинтез (*мезофилл* — фотосинтезирующая ткань листа), обеспечивать проведение воздуха (аэренхима водных растений).

В корнях находится паренхима, которая передаёт водные растворы минеральных веществ, всасываемых корневыми волосками из почвы, в центральную часть корешка к проводящим тканям. В других частях растения паренхима также способствует транспорту растворов, но уже от проводящих тканей к другим клеткам растения.

NB

Особенностью паренхимы является её способность возвращаться к недифференцированному состоянию и формировать меристемы.

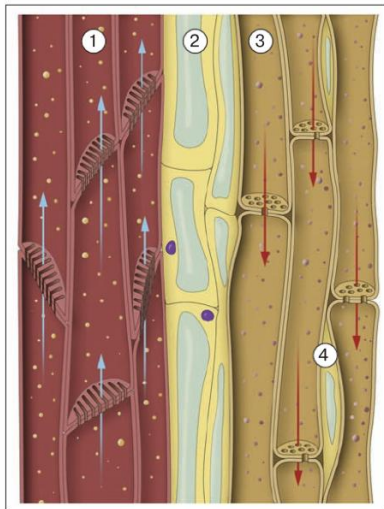


Рис. 78. Продольный срез стебля растения: 1 — ксилема; 2 — меристема (камбий); флоэма (3 — ситовидная трубка, 4 — клетка-спутница)

В случае повреждения основная ткань может превращаться в образовательную, формируя *раневую меристему*. Делящиеся клетки раневой меристемы быстро заполняют повреждение.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ. Проводящие ткани — это транспортная система растительного организма. Среди проводящих тканей выделяют флоэму и ксилему.

Флоэма, или **луб**, — живая ткань, которая проводит воду и органические вещества от листьев к корням. Флоэма образована ситовидными трубками и клетками-спутницами (рис. 78). *Ситовидные трубки* представляют собой вытянутые клетки, соединённые друг с другом. В местах соединения клеток в клеточной стенке есть поры, через них проходит вода и растворённые в ней органические вещества. Рядом с ситовидными трубками расположены *клетки-спутницы*, которые помогают прокачивать воду по ситовидным трубкам.

NB

Перенос воды по флоэме — энергозатратный процесс, так как он связан с работой ионных насосов.

Ксилема, или **древесина**, — мёртвая ткань, состоящая в основном из *сосудов* (см. рис. 78). Стенки сосудов утолщены лигнином, который не пропускает воздух и воду, сами сосуды представляют собой длинные полые трубки, соединённые друг с другом сквозными отверстиями. Сосуды проводят воду и растворённые минеральные соли от корней к листьям (рис. 79).

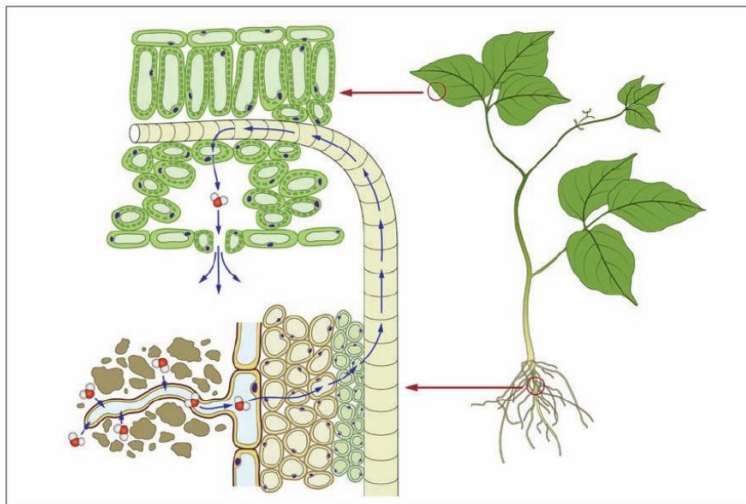


Рис. 79. Передвижение воды в растении

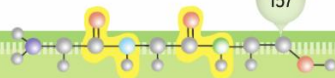
NB

Движение воды по сосудам достигается за счёт корневого давления — гидростатического давления воды, которое обеспечивает корень растения, а также капиллярного эффекта и постоянного испарения воды листьями.

В состав ксилемы и флоэмы кроме проводящих элементов (ситовидных трубок или сосудов) также могут входить клетки механической ткани (*древесинные* и *лубяные волокна*) и основной ткани (древесинная и лубяная паренхима). Содержание механических и паренхимных клеток, а также поперечное сечение проводящих элементов может меняться, что, например, приводит к формированию видимых невооружённым глазом *годовых колец* в древесине и лубе.

Функцию проведения воды и растворённых в ней веществ осуществляют также такие элементы ксилемы, как *трахеиды*. В отличие от сосудов, вытянутые клетки трахеид не имеют перфораций, и передвижение воды из клетки в клетку осуществляется через поры. Прочная клеточная стенка трахеид позволяет им выполнять не только проводящую, но и механическую функцию. Так, у хвойных деревьев отсутствует механическая ткань, и вместо неё прочность обеспечивают трахеиды.

АНАТОМИЯ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ. Ткани расположены в органах растения упорядоченно, слоями. Так, стебель окружён снаружи покровной тканью,



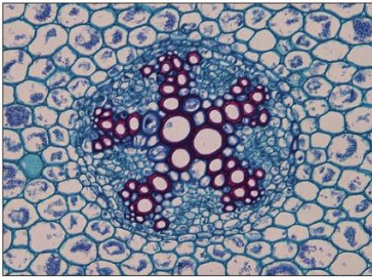


Рис. 80. Радиальный пучок корня

у двудольных и голосемянных растений находится образовательная ткань — *камбий*. Клетки камбия делятся, откладывая наружу клетки флоэмы, а внутрь — клетки ксилемы. У однодольных растений сосудисто-волокнистые пучки не содержат камбия и располагаются по спирали. В центре стебля расположена *сердцевина*, которая представляет собой слой основной ткани.

В корне можно обнаружить те же слои, что и в стебле, за исключением сердцевинки. Вместо сердцевинки в центре корня располагается *радиальный проводящий пучок*. В нём ксилема и флоэма располагаются радиально, чередуясь друг с другом, как спицы колеса (рис. 80).

На поперечном срезе листа можно увидеть окружающую его покровную ткань, сосудистый пучок (жилку), клетки мезофилла и межклетники (рис. 81).

ПИТАНИЕ, ДЫХАНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ. Выбрав «седелный» образ жизни и автотрофное питание, растения избавились от множества проблем, связанных с доставкой продуктов и утилизацией отходов жизнедеятельности. Для питания им нужен воздух, вода и немного минеральных веществ. Всё остальное они делают сами.

В клетках побега (в первую очередь в листьях), в их хлоропластах, на свету происходит поглощение углекислого газа и синтез углеводов в процессе фотосинтеза. Когда клеткам растения необходимо получить энергию, они окисляют углеводы в процессе клеточного дыхания; это происходит в митохондриях.

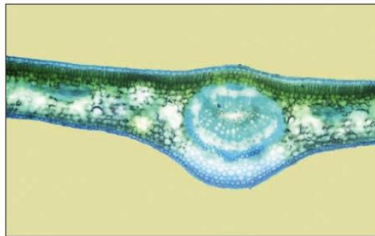


Рис. 81. Поперечный срез листа

под которой обнаруживается слой основной ткани, который называют корой. Кора всегда состоит из паренхимы и находится глубоко под покровной тканью. Не следует её путать с коркой, которая является многослойной покровной тканью. Под корой может располагаться флоэма, а ещё ближе к центру — ксилема. Флоэма и ксилема могут формировать сосудисто-волокнистые пучки (у травянистых растений) или располагаться неразрывными концентрическими кольцами (у древесных растений). Между флоэмой и ксилемой находится образовательная ткань — камбий. Камбий находится между флоэмой и ксилемой. Камбий делится, откладывая наружу клетки флоэмы, а внутрь — клетки ксилемы. У однодольных растений сосудисто-волокнистые пучки не содержат камбия и располагаются по спирали. В центре стебля расположена сердцевина, которая представляет собой слой основной ткани. В корне можно обнаружить те же слои, что и в стебле, за исключением сердцевинки. Вместо сердцевинки в центре корня располагается радиальный проводящий пучок. В нём ксилема и флоэма располагаются радиально, чередуясь друг с другом, как спицы колеса (рис. 80). На поперечном срезе листа можно увидеть окружающую его покровную ткань, сосудистый пучок (жилку), клетки мезофилла и межклетники (рис. 81). Выбрав «седелный» образ жизни и автотрофное питание, растения избавились от множества проблем, связанных с доставкой продуктов и утилизацией отходов жизнедеятельности. Для питания им нужен воздух, вода и немного минеральных веществ. Всё остальное они делают сами. В клетках побега (в первую очередь в листьях), в их хлоропластах, на свету происходит поглощение углекислого газа и синтез углеводов в процессе фотосинтеза. Когда клеткам растения необходимо получить энергию, они окисляют углеводы в процессе клеточного дыхания; это происходит в митохондриях. В отличие от побега корень растения не может фотосинтезировать, поэтому растение транспортирует углеводы (обычно это глюкоза, фруктоза, сахароза) по флоэме из листьев в корни. Клеткам корня для получения энергии из этих моносахаридов необходим кислород, без доступа кислорода

корень растения погибнет. Этим объясняется гибель лесов при затоплении, которое происходит, например, при формировании водохранилищ при строительстве ГЭС. Однако существуют растения, корни которых всегда полностью погружены в воду. Для обеспечения дыхания такие растения используют дыхательные корни, которые выступают над поверхностью воды и содержат отверстия для осуществления газообмена. В дыхательных корнях содержится *аэренхима* — воздухопроводящая ткань, по которой воздух может достигать подводных корней растения. Подводные корни, используя дыхательные корни, поглощают из атмосферы кислород и выделяют углекислый газ, успешно извлекая энергию из сахаров в ходе дыхания.

У растений существуют механизмы накопления продуктов обмена веществ либо избавления от них. Растения могут выделять (секретировать) избыточные ионы (они накапливаются в виде кристаллов солей, например оксалата кальция, в вакуолях или выделяются через специальные солевые желёзки). Ионы железа и некоторые органические кислоты накапливаются в листьях перед листопадом. Когда в почве много влаги и воздух насыщен парами воды, можно наблюдать **гуттацию** — выделение капель воды по краям листьев (рис. 82). Гуттация осуществляется через гидатоды — участки листа, в которые вода поступает по ксилеме, затем проходит через мезофилл и её излишек выделяется наружу.

Выделение (секреция) у растений связана не только с необходимостью избавиться от продуктов обмена веществ, но и с защитой (выделение муравьиной кислоты жгучими волосками крапивы или млечного сока из вакуолей клеток чистотела), с ловлей добычи (выделение слизистых полисахаридов и ферментов для ловли и переваривания насекомых листьями насекомоядных растений) (рис. 83 и 84). Нектарники цветков выделяют сладкую жидкость, привлекающую насекомых-опылителей.



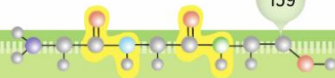
Рис. 82. Гуттация на листьях клубники



Рис. 83. Жгучие волоски на стебле крапивы



Рис. 84. Муха, пойманная листом росянки





Избавление от ряда вредных веществ, накопившихся в листьях, происходит во время листопада. Перед листопадом в клетках листа хлорофилл расщепляется для извлечения из него соединений азота; они перемещаются в другие части растения. Становятся видны красно-оранжевые пигменты листа — каротины и ксантофиллы. Затем между черешком листа и побегом формируется специальный слой, облегчающий опадение листа и предохраняющий побег от попадания влаги и микроорганизмов.

Вопросы и упражнения

1. Какие видоизменения побега могут быть использованы для вегетативного размножения?
2. Какие ткани вовлечены в процессы проведения воды, фотосинтеза и дыхания растений?
3. Сравните строение поперечного среза корня и стебля, перечислите сходства и различия.
4. Клетки меристемы не содержат лизосомы. Как вы думаете, почему?
5. У традесканции в клетках поверхностного слоя эпидермы нет хлоропластов, но они есть в замыкающих клетках устьиц. С чем это связано?
6. Опишите механизмы тропизмов и настий у растений.

Лабораторный практикум

7. Используя микроскоп, предметное и покровное стёкла, фильтровальную бумагу, пипетку, скальпель, приготовьте временный препарат листа или стебля комнатного растения и рассмотрите его под микроскопом. Попробуйте найти различные виды тканей на срезе.

§24

Ткани животных и человека

- Системы органов • Межклеточное вещество • Эпителиальная ткань
- Мышечная ткань • Миоциты • Нервная ткань • Нейроны • Глия
- Соединительная ткань • Матрикс

У животных выделяют четыре типа тканей: эпителиальную, мышечную, соединительную и нервную. В каждом типе различают несколько разновидностей тканей. Так, в соединительной ткани — это жировая, костная, хрящевая и кровеносная ткани.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ КЛЕТОК. Структура и функционирование различных тканей и органов определяется разнообразием их клеточного строения. Клетки разных тканей могут различаться размерами и формой, набором и относительным количеством органелл, наличием специфических гранул и т. п. Морфологические особенности клеток являются следствием различий в синтезируемых мРНК и белках. Их набор может различаться даже у внешне похожих клеток. При этом клетки одного организма имеют одинаковую ДНК, а различия в белках объясняются тем, что мРНК в разных клетках и в разное время считывается с различных её участков (см. § 19). Процесс формирования клеточной специализации называют *дифференцировкой* (см. § 29).

Наибольшим клеточным разнообразием отличаются организмы позвоночных животных. У них насчитывают более 200 типов клеток.

Самые крупные клетки — те, которые накапливают в себе какие-то вещества: женские половые клетки запасают вещества для обеспечения раннего развития зародыша (белки, рибосомы, тРНК, мРНК и др.), жировые клетки — излишки липидов. У человека такие клетки имеют диаметр не менее 100 мкм, в то время как размер многих других клеток обычно колеблется в пределах 20—30 мкм.

Структура клеток зависит от функции, которую они выполняют. Клетки, чьи функции одинаковы, у разных видов позвоночных гораздо более похожи друг на друга, чем клетки одной особи, но выполняющие разные функции (рис. 85).

Клетки эпителиальных тканей (у млекопитающих их насчитывают более 80 типов), выстилающих наружную поверхность и внутренние полости тела, обычно цилиндрической формы. Они богаты промежуточными филаментами, связаны друг с другом десмосомами и другими клеточными контактами, что обеспечивает прочность и непроницаемость клеточного слоя.

Клетки, функция которых заключается в поглощении или выведении веществ, обязательно имеют плазматическую мембрану с различными складками или микроворсинками. Кроме особенностей строения плазматической мембраны, клетки, всасывающие питательные вещества, отличаются большим количеством митохондрий в той части клетки, где сосредоточены лизосомы, для обеспечения работы белков в их мембранах.

Нервные клетки, обеспечивающие быстрое взаимодействие на больших расстояниях, имеют длинные отростки для передачи электрического сигнала.

Мышечные ткани содержат большое количество разнообразных актомиозиновых комплексов, ответственных за сокращение мышц. Поперечно-полосатые мышцы представляют собой многоядерный синцитий, который образуется в ходе эмбриональной дифференцировки при слиянии многих клеток.

ТКАНИ ЖИВОТНЫХ. Совокупность клеток организма, имеющих общее происхождение, строение и выполняемые функции, называют *тканью*. В многоклеточном организме количество клеток может достигать триллионов, поэтому

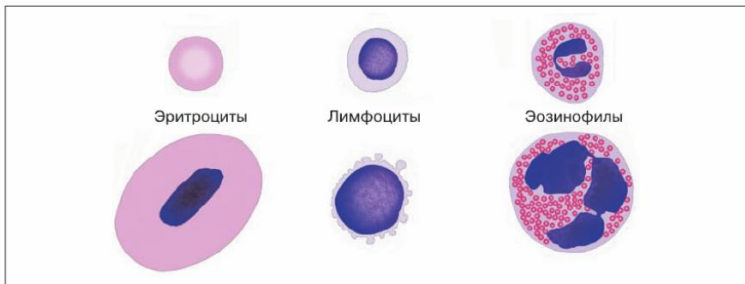


Рис. 85. Так выглядят некоторые клетки крови человека (верхний ряд) и лягушки в световом микроскопе. Клетки человека более мелкие, и эритроциты у него, как у всех млекопитающих, безъядерные

каждая ткань представлена миллионами клеток. Кроме них, в состав ткани входит **межклеточное вещество** — жидкости организма, волокна и жёсткие структуры, создаваемые клетками. Межклеточные компоненты обеспечивают клеткам ткани условия, необходимые для выполнения её функций, и сами участвуют в их осуществлении, порой играя даже более важную роль, чем клеточные компоненты.

Несмотря на большое разнообразие сред обитания и жизненных форм животных, количество необходимых им клеточных функций ограничено, поэтому набор тканей и свойства клеток в них являются довольно постоянными у всех организмов с наличием разных по функциям клеток.

NB

Ткани объединяют в группы по сходству функций, по характерным особенностям клеток и по количеству и составу межклеточного вещества.

У животных выделяют четыре группы тканей: эпителиальные, мышечные, нервные и соединительные.

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ исполняют в основном барьерные функции: отделяют организм от внешней среды, ограничивают полости тела, предотвращают свободный обмен веществами и клетками между разными секторами организма. Первая характерная особенность эпителиальных клеток — минимальное количество межклеточного вещества: клетки расположены плотными рядами и соединены друг с другом межклеточными контактами, ограничивающими возможность обмена веществ через межклеточное пространство. Вторая особенность — наличие опоры: внеклеточной *базальной мембраны*, на которой располагаются основания клеток. Третья особенность — полярность клеток: поскольку основание клетки обращено к базальной мембране, а верхушка — к полости тела или межклеточному пространству, то они находятся в разных условиях и выполняют разные функции. В связи с этим основание и верхушка эпителиальной клетки имеют разный состав мембранных белков на своей поверхности и разное микроскопическое строение.

Эпителиальные ткани различаются по форме клеток и по количеству их слоёв. В *однослойном эпителии* все клетки лежат на базальной мембране, а их форма зависит от типа обмена через создаваемый ими барьер. Плоские клетки составляют однослойный эпителий стенок сосудов, альвеол, оболочек внутренних органов; кубические клетки — эпителий протоков почек и многих желёз, столбчатые или призматические клетки — эпителий пищеварительных органов (рис. 86).

В *многослойном эпителии* только один слой клеток лежит на базальной мембране, поэтому верхние слои имеют меньшую жёсткость сцепления с ней и со временем отмирают или слущиваются. Такой эпителий покрывает участки, активно контактирующие с внешней средой: полость рта и носоглотки, покровы тела.

Переходный эпителий многослойный, но способен при растяжении превращаться в практически однослойный. Такой эпителий покрывает растяжимые части выделительной системы.

У некоторых организмов эпителиальные клетки могут сливаться, образуя многоядерную пластину — синцитий. Некоторые типы эпителиальных клеток несут реснички, ритмичное биение которых обеспечивает ток жидких сред по

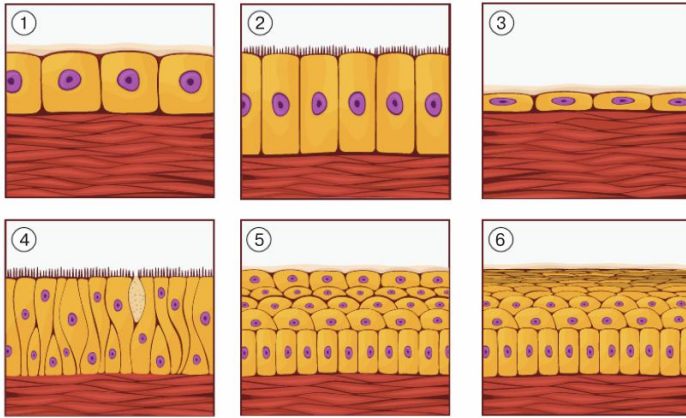


Рис. 86. Различные типы эпителиальных тканей

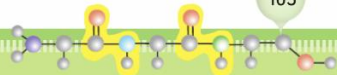
1 — однослойный кубический эпителий; 2 — однослойный столбчатый эпителий кишечника (имеет ворсинки на поверхности для увеличения площади обмена); 3 — однослойный плоский эпителий; 4 — однослойный эпителий бронхов (из-за разделения клеток по функциям и размеру становится псевдомногослойным); 5 — переходный эпителий; 6 — многослойный эпителий кожи (верхние слои из мёртвых ороговевших клеток)

верхности эпителия в нужном направлении; такую ткань называют *реснитчатым* или *мерцательным эпителием*.

Кроме типичных эпителиальных клеток в состав эпителия могут входить их производные. Часть клеток в слоях может быть видоизменена для производства слизи, защищающей эпителий от пересыхания и поддерживающей обмен веществ; такие клетки имеют бокаловидную форму, развитый аппарат Гольджи и большое количество везикул внутри. Из этих клеток в ходе эволюции сформировался секреторный эпителий, почти полностью состоящий из выделяющих клеток. Он покрывает секретирующие части желёз организма.

У стрекающих эпителиальные клетки, содержащие внутри скрученный под напряжением жёсткий филамент, используются для защиты и охоты: при прикосновении к такой клетке филамент выбрасывается наружу, или захватывая жертву, или протыкая покровы и вводя ядовитые вещества.

К эпителиальным тканям также относят клетки экзокринной и эндокринной секреции (см. § 28). В клетках экзокринной секреции, секретирующих ферменты в кишечный тракт, хорошо развиты шероховатая эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи, имеется большое количество секреторных пузырьков, которые направляются в просвет кишечника. В клетках эндокринной секреции (например, продуцирующих гормоны) секреторные пузырьки гораздо меньших размеров и сосредоточены в той части клетки, которая контактирует с кровяным руслом (рис. 87).



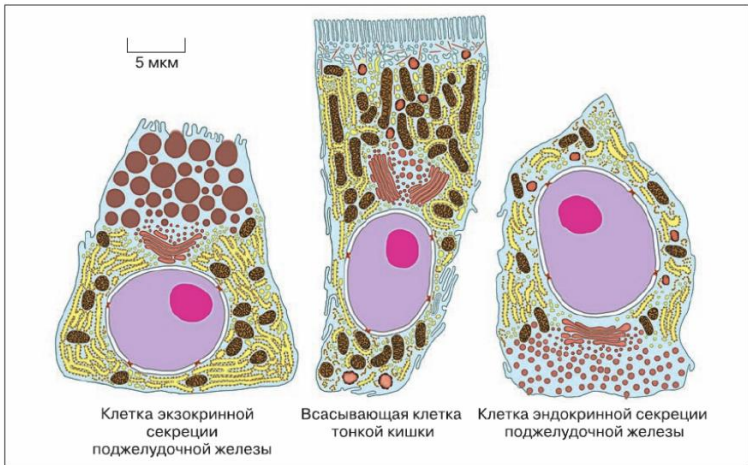


Рис. 87. Три типа эпителиальных клеток млекопитающего

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ под действием возбуждающего стимула изменяют свой линейный размер — сокращаются. Их типичной особенностью является наличие упорядоченных фибрилл и филаментов, смещение которых друг относительно друга вызывает движение более крупных пластин цитоскелета и изменение размера клетки (см. § 10). Поскольку это энергозатратный процесс, то клетки имеют большое количество митохондрий и запасы питательных веществ. Клетки мышечных тканей (*миоциты*) имеют вытянутую веретенообразную форму, поскольку при этом возможно более значимое изменение линейного размера.

Мышечные ткани имеют разное строение в зависимости от того, для чего нужно сокращение их клеток (рис. 88). **Скелетные мышцы** обеспечивают перемещение частей организма друг относительно друга. Их клетки собраны в плотные пучки, имеют большую длину и множество ядер, а филаменты внутри расположены чередующимися модулями, под микроскопом выглядящими как тёмные и светлые полосы, что дало им второе название — *поперечно-полосатые мышцы*. **Гладкие мышцы** обеспечивают тонус и изменение просвета внутренних органов. Их клетки намного меньше и расположены слоями, соединёнными межклеточными контактами; филаменты внутри расположены менее упорядоченно, и ядро в клетках только одно. Гладкие мышцы можно найти в стенках сосудов, желудка и кишечника, мочевыводящих протоков, желёз, а также внутри глазного яблока.

Отдельный тип мышечной ткани — это **сердечная ткань**, из клеток которой состоят камеры сердца. Её клетки (*кардиомиоциты*) крупные и имеют исчерченность, подобно скелетным мышцам, но при этом одноядерные и соединены многочисленными контактами, подобно гладким мышцам. Подобная структура позволяет им функционировать как единое целое, но при этом создавать боль-

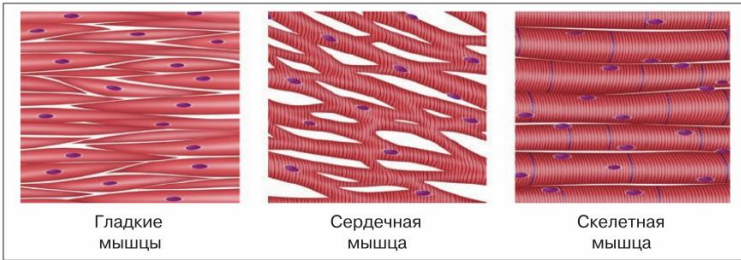


Рис. 88. Виды мышечной ткани

шую, чем у гладких мышц, силу сокращения. Характерная особенность сердечной ткани — *автоматия*: при отсутствии возбуждения клетки способны возбуждаться самостоятельно, создавая определённую частоту сокращений. Отдельные сердечные клетки утратили сократительную функцию, перейдя полностью на регуляторную: клетки *проводящей системы сердца* генерируют ритм возбуждения, распространяющийся через контакты на остальные кардиомиоциты, а *секреторные миоциты* выделяют регулирующий артериальное давление гормон атриопептин.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ выполняет функцию передачи сигнала между клетками и частями организма. Для нервных клеток (**нейронов**) характерно наличие крупных отростков, с помощью которых клетки контактируют друг с другом и передают возбуждение от клетки к клетке: передающий отросток называют **аксоном** (от греч. *axón* — ось), а принимающий — **дендритом** (от греч. *dendron* — дерево) (рис. 89). Передача возбуждения осуществляется по аксону в форме *потенциала действия* — специфического изменения напряжения на мембране клетки, которое создаётся с помощью тока ионов через белковые каналы на мембране клетки.

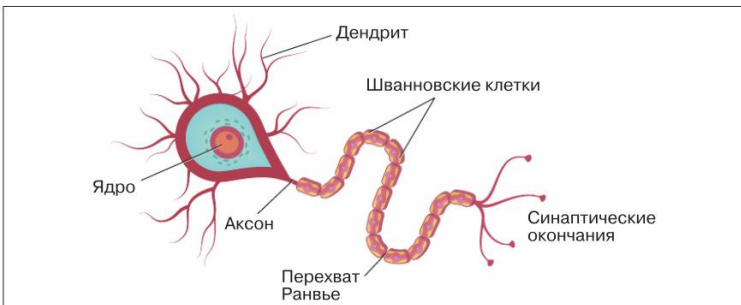


Рис. 89. Строение мультиполярного нейрона. Аксон покрыт изолирующими шванновскими клетками, между которыми имеются промежутки (перехваты Ранвье), конец аксона ветвится на несколько параллельных синаптических окончаний

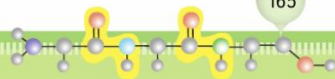




Рис. 90. Модель строения синапса

На окончаниях и аксона, и дендрита находятся расширения, образующие с соседними клетками специальный вид межклеточного контакта — *синапс*. В химическом синапсе сигнал передаётся с помощью химических веществ-переносчиков, называемых нейромедиаторами: окончание нейрона выделяет их пропорционально силе возбуждения, а клетка-мишень способна улавливать с помощью белков-рецепторов на поверхности (рис. 90).

Нейроны различаются по количеству отростков, соответствующему выполняемой ими задаче. *Биполярные нейроны* имеют один аксон и один дендрит, поэтому принимают сигнал только от одной клетки; такие клетки встречаются в чувствительных органах и нервных узлах — ганглиях. *Псевдоуниполярные нейроны* имеют один Т-образный аксон, который и принимает, и передаёт сигнал; их можно встретить в нервных ганглиях. *Мультиполярные клетки* — самые распространённые: у них множество дендритов, поэтому нейрон может принимать и обрабатывать информацию с большого количества клеток; такие клетки составляют органы центральной нервной системы и большинство нервов.

Некоторые *чувствительные нейроны* несут на дендритах специализированные рецепторы или же специализированные капсулы. Светочувствительные клетки глаза имеют сильно видоизменённое тело, способное улавливать фотоны видимого света. Обонятельные клетки встроены в эпителий, поэтому имеют плотные контакты с окружающими их клетками. У *секреторных нейронов* синаптическое окончание аксона преобразуется для выделения веществ не в синапс, а в кровоток.

Кроме передающих клеток к нервной ткани относится *глия* — вспомогательные клетки. Для клеток глии также характерно наличие отростков, но они не могут передавать по ним сигнал. *Звёздчатые астроциты* обеспечивают питание нейронов и регулируют их рост и контакты, а также создают барьер между кровью и межклеточным веществом мозга. *Олигодендроциты* своими отростками создают на поверхности аксона изоляционный слой, многократно ускоряющий прохождение сигнала (за пределами центральной нервной системы эту функцию выполняет другой вид глии — плоские *шванновские клетки*). Небольшие ветвящиеся клетки *микроглии* борются с патогенами внутри мозга. *Эпендимноциты* создают стенку желудочков и каналов мозга и схожи по строению с эпителиальными клетками (поэтому иногда их относят к эпителиальным тканям).

СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ создают внутреннюю среду для функционирования организма. Для них характерно большое содержание межклеточного вещества, часто преобладающего над клеточным. Состав и количество этого меж-

клеточного вещества (называемого *матриksom*) обеспечивают необходимые для органов жёсткость и упругость. Кроме того, упорядоченная структура волокон в нём создаёт основу для перемещения и роста клеток прилежащих тканей, а количество жидкости регулирует лёгкость миграции клеток и обмена веществ. Из-за широкого спектра выполняемых функций клетчатки соединительных тканей разнообразны по внешнему виду и строению, но характерной чертой большинства из них является способность создавать волокна и другие компоненты межклеточного вещества.

Соединительные ткани классифицируют по составу и количеству межклеточного матрикса. В *плотных соединительных тканях* матрикс состоит в основном из волокон коллагена-I и эластина, что придаёт им прочность и упругость. Упорядоченные параллельные волокна плотной соединительной ткани создают сухожилия и межкостные тяжи, а неупорядоченные волокна придают жёсткость коже и другим эпителиальным тканям. В *рыхлых соединительных тканях* волокон значительно меньше, и матрикс в основном представлен пептидогликанами. Такие ткани заполняют пространство между кожей и органами, а также окружают большинство органов, выполняя амортизирующие функции, снижая трение и создавая пространство для роста сосудов. В *ретикулярной (сетчатой) ткани* волокна представлены в основном коллагеном-III, создающим сетчатую структуру для роста и миграции других клеток; из такой ткани состоят селезёнка, костный мозг и лимфатические узлы (рис. 91). Клетки вышеперечисленных тканей имеют характерную звёздчатую форму.

В *костной ткани* матрикс представлен коллагеном и минеральными структурами, что придаёт ткани высокую прочность и жёсткость. Клетки костей (*остеоциты*) тоже звёздчатые и расположены упорядоченно в зависимости от типа и плотности образуемой ими кости. В *хрящевой ткани* матрикс плотный, но представлен большей частью пептидогликанами, клетки (*хондроциты*) почти сферические. В *жировой ткани* межклеточного вещества мало, а боль-

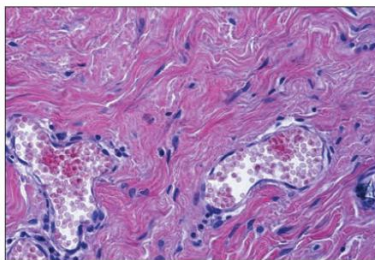


Рис. 91. Ретикулярная соединительная ткань; видны также срезы кровеносных сосудов

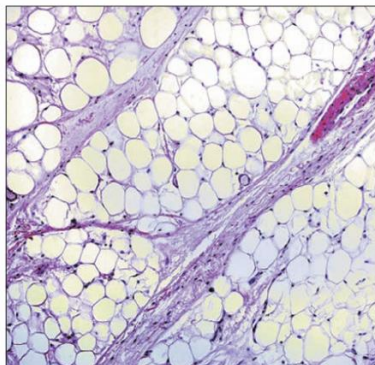


Рис. 92. Жировая ткань. Адипоциты полностью заполнены каплями жира; видны тяжи из соединительной ткани

шую часть занимают сферические жировые клетки (*адипоциты*), приспособленные для хранения триглицеридов; жировые клетки создают теплоизолирующий и амортизирующий слой под кожей, в мышцах и других органах (рис. 92).

Необычными видами соединительной ткани являются **кровь** и **лимфа**. В них межклеточное пространство заполнено жидкостью (называемой *плазмой*), а клетки немногочисленны и неспособны создавать большинство компонентов матрикса. В этих тканях клетки делятся на сферические или дискообразные транспортные (*эритроциты*) и на амёбообразные защитно-регуляторные (*лимфоциты*).

Вопросы и упражнения

1. Предположите, в каких частях организма можно встретить мерцательный эпителий.
2. Почему нейроны не могут получать питательные вещества самостоятельно, а требуют наличия вспомогательных клеток?
3. Исходя из материалов параграфа, предположите, какие ткани входят в состав зуба и глазного яблока.

§25

Органы и системы органов.

Покровы, опора и движение организмов

- Системы органов • Кожные покровы • Опорно-двигательная система
- Гидроскелет • Наружный скелет (экзоскелет) • Внутренний скелет (эндоскелет) • Осевые структуры (хорда, позвоночник, череп, грудная клетка)
- Пояса конечностей • Соединения костей • Сустав • Скелетные мышцы
- Сухожилия • Кожно-мускульный мешок • Проприоцептивная система

У небольших и просто устроенных организмов работа тканей по отдельности достаточно обеспечивает потребности организма, но с ростом размера и сложности существа появляется необходимость в скоординированной работе разных типов тканей для выполнения определённого процесса в масштабах организма.

Например, небольшой организм с нежесткими оболочками может осуществлять дыхание и выделение через эпителиальную ткань поверхности тела. С ростом размера обмена через поверхность тела становится недостаточно для насыщения всего организма кислородом, и появляется необходимость создания специализированных обменных структур, включающих эпителиальные трубки, соединительнотканые и мышечные оболочки для них, реснитчатые клетки. При этом осуществлять выделение через эти же структуры невозможно, так как продукты выделения ухудшают обменную функцию, поэтому возникают новые структуры для осуществления экскреторной функции. При дальнейшем усложнении таких систем внутри них появляются функционально обособленные участки, выполняющие определённую задачу (например, отфильтровывать выделяемые вещества из внутренней среды организма) и приспособленные конкретно для неё.

Многотканевые образования, выполняющие конкретную функцию в масштабах организма и обособленные структурно и регуляторно, называют *органами*.

Как следует из самого названия «организм», органы служат функциональными единицами строения живых существ. Но для осуществления процессов в масштабе организма нужно выполнить последовательно несколько функций: например, для пищеварения необходимо переместить пищу внутрь организма, перевести её в подходящее для усвоения состояние, усвоить, избавиться от не усвоенных компонентов. В большинстве случаев один орган не может выполнять все эти функции, поэтому работающие над одним процессом органы объединяются в **системы органов**. Для систем органов характерны *взаимодействие отдельных органов* для оптимального осуществления совместной работы, наличие систем *внешней и внутренней регуляции*, а также *целостность* (все участвующие в процессе структуры входят в систему, при изъятии отдельного органа выполнение процесса будет нарушено).

Как и в случае тканей, разнообразие живых организмов не означает такого же разнообразия органов и систем органов, поскольку необходимые для организма процессы одинаковы у всего живого. У животных выделяют *покровную, опорную, двигательную* (часто объединяемые в опорно-двигательную), *дыхательную, пищеварительную, выделительную, репродуктивную, циркуляторную, нервную, эндокринную и иммунную системы*.

NB

Основная задача всех систем — поддержание постоянства внутренних сред организма: объёма внутренних жидкостей организма, их ионного состава и pH, обеспечение функционирования клеток и тканей, сохранение температуры тела в пределах физиологической нормы.

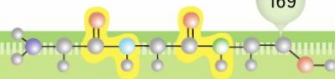
Совместная работа органов обеспечивает саморегуляцию организма в направлении сохранения оптимальных внутренних условий — *гомеостаз*.

ПОКРОВНАЯ СИСТЕМА органов — совокупность всех структур, отделяющих организм от внешней среды и защищающих его от непосредственного влияния внешних факторов. Простейшая покровная система представляет собой просто слой эпителиальной ткани, но она эффективна только для небольших организмов в оптимальных условиях среды.

К функциям покровной системы относятся:

- защита от механического повреждения поверхности организма;
- предотвращение потери жидкости через поверхность тела;
- защита от инфекции микроорганизмами через поверхность тела;
- поглощение ультрафиолетового излучения;
- в случае теплокровных организмов — изоляция тела от температурных эффектов окружающей среды;
- обеспечение возможности реагировать на факторы внешней среды.

Покровная система человека и других млекопитающих представлена **кожей**, покрывающей практически весь организм снаружи и являющейся самым крупным органом. Кожа состоит из верхнего слоя — *эпидермиса*, состоящего из многослойного эпителия, и *дермы* — «подкладки» из разных типов соединительной ткани.





Верхний слой эпидермиса состоит из *корнеоцитов* — небольших клеток, потерявших большинство органелл и заполненных белком кератином (ороговевших). Механические и температурные воздействия, а также деятельность микро-организмов вызывают постоянное разрушение или сдвигание верхнего слоя корнеоцитов, но скорость деления клеток базального слоя эпидермиса позволяет легко восполнить их потерю. Для предотвращения потери жидкости пространство между клетками заполнено липидами, количество которых увеличивается нижними слоями эпидермиса. Поглощение ультрафиолетового излучения и создание окраски тела обеспечивают клетки, содержащие тёмный пигмент меланин (*меланоциты*). Дерма обеспечивает необходимый уровень эластичности и пластичности кожи, а также соединяет её с другими органами. *Жировая прослойка* под дермой амортизирует механические воздействия и выполняет функцию термоизоляции других органов.

В коже содержится множество вспомогательных структур, направленных на поддержание её функционирования. *Сальные железы* выделяют смесь липидов, смазывающих поверхность кожи и защищающих её от пересыхания. *Потовые железы* выделяют избыток жидкости и охлаждают организм за счёт её испарения, предотвращая перегрев (и формируют запахи тела). Окончания чувствительных нейронов в дерме и нижних слоях эпидермиса обеспечивают ощущение прикосновения, сжатия и температуры. *Волосные луковицы* (фолликулы) производят сложные конструкции из упорядоченного кератина — волосы. Волосной покров защищает тело от грязи, перегрева или переохлаждения, с помощью чувствительных окончаний нервов внутри волосяных луковиц принимает участие в осязании. Фоликулярные гладкие мышцы способны изменять угол наклона волос (например, когда животное вздыбливает шерсть). Производные дермы — специализированные структуры из слоёв кератина, придающие жёсткость и твёрдость конкретным участкам тела: ногти, когти, копыта, рога.

У различных групп животных встречаются иные вариации строения покровной системы. Покровный эпителий может быть неороговевающим, покрытым белковой оболочкой — *кутикулой* (многие беспозвоночные), или несущим выделяющую защитную слизь железы (рыбы и амфибии). В состав кожи могут входить различно окрашенные или светящиеся клетки, а также специализированные железы: ядовитые, восковые, мускусные. Дополнительные кожные структуры включают различные чешуи, перья птиц, хитиновые покровы членистоногих, щетинки беспозвоночных, раковины моллюсков. Обновление защитного слоя может происходить не постоянно, а в результате *линьки* — сбрасывания целых слоёв эпидермиса или кутикулы.

ОПОРНАЯ СИСТЕМА — это совокупность всех структур, предотвращающих деформацию организма под действием давления и силы тяжести. Организмам небольшого размера для сохранения формы тела хватает жёсткости тканей, но по мере увеличения размера эта задача становится всё более сложной.

Один из вариантов сохранения формы тела — создание внутри него резервуара с жидкостью: поскольку жидкость практически несжимаема, то при наличии жёстких стенок форма резервуара не будет изменяться при внешнем воздействии. Кроме того, изменение силы сжатия стенок резервуара может регулировать его форму и соответственно форму тела. Подобную структуру называют **гидроскелетом**; он присутствует у кишечноротовых, червей и других видов водных беспозвоночных. У наземных животных гидроскелет встречается только

у некрупных видов, поскольку вес жидкости уже не компенсируется архимедовой силой. Другой вариант — создание жёсткой и прочной оболочки тела, которая могла бы как принимать на себя механические воздействия, так и противодействовать сжатию тела. Подобный вариант опорной системы называют **экзоскелетом**. У членистоногих экзоскелет состоит из хитина, укрепленного белками и минералами, и покрывает всю поверхность тела (рис. 93). У моллюсков и плеченогих экзоскелет (раковина) покрывает только часть тела и состоит из карбоната кальция на белково-хитиновой подложке. У черепах экзоскелет (панцирь) состоит из костей и чешуи.



Рис. 93. Экзвий — оставшийся после линьки экзоскелет цикады

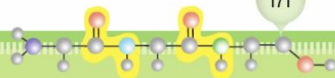
Третий вариант — создание внутри тела опорных структур, принимающих на себя массу организма, т. е. **эндоскелета**. Простейший эндоскелет в виде сети опорных игл встречается у губок. Погруженный скелет (располагающийся прямо под покровами тела) в виде раковины встречается у некоторых моллюсков, а в виде сети из кальцитовых структур — у иглокожих (кальцит — разновидность карбоната кальция). У хордовых скелет представлен центральной осью из хряща или кости, к которой прикреплены опорные структуры для остальных частей тела, также из хряща или кости.

NB

Эндоскелет выполняет не только опорную функцию, но и участвует в перемещении организма, а также защищает жизненно важные части тела.

Все структуры эндоскелета можно разделить на **осевые структуры** и **пояса конечностей**. У человека к осевым структурам относятся позвоночник, череп и грудная клетка. К поясам конечностей относятся кости рук и ног, а также узлы их прикрепления к осевому скелету: ключицы, лопатки, таз. Кости большей части осевого скелета и узлов прикрепления конечностей к нему *плоские*; они различаются только формой. Исключение — кости позвоночника, которые состоят из сочетания плоских отростков и дуг с губчатым (объемным и заполненным минеральными дугами, узор которых напоминает скелет губок) телом позвонка. Кости конечностей *губчатые*; при этом часть из них имеют внутри полость, в которой располагается костный мозг (такие кости называют *трубчатыми*). Губчатая структура объемных костей позволяет уменьшить их массу, сохраняя прочность и жесткость. Ещё большему уменьшению массы костей способствует наличие в них воздушных полостей — *пневматизация*; сильнее всего такие полости развиты у птиц, а у человека встречаются только в виде придаточных пазух носа и полости внутреннего уха.

Большая часть костей скелета человека (за исключением подъязычной кости) соединена в общую структуру посредством различных типов сочленений. Тип этих соединений зависит от вида соединяющего вещества и степени подвиж-



ности соединяемых костей друг относительно друга, которую это соединение должно обеспечивать. Если кости срастаются друг с другом без наличия промежуточной прослойки, то такое соединение называют *синоостозом*: оно обеспечивает максимальную прочность при минимальной подвижности и встречается в местах повышенной нагрузки (крестец, кости основания черепа). Если кости соединены пластинами плотной соединительной ткани, то соединения называют *синдесмозом*. Синдесмозы делятся на неподвижные *швы*, когда кости соединены подобно паззлу с помощью выступов и выемок на них, а соединительная ткань только заполняет небольшое пространство между их краями (кости крышки черепа), и подвижные *связки*, когда соединительная ткань имеет вид длинного тяжа, соединяющего головки соседних костей (встречается в конечностях для ограничения чрезмерной подвижности соединений) (рис. 94).

Наибольшее число вариантов существует у соединений с помощью хрящевой ткани. Если всё пространство между костями заполнено неволоконистой (гиалиновой) хрящевой тканью, то это *синхондроз*; такое соединение эластично и упруго, но его подвижность ограничена. Синхондрозы соединяют рёбра с грудиной. Если соединение между костями представляет собой волокнистый хрящ или сочетание хряща и плотной соединительной ткани, то его называют *симфизом*; симфизы частично подвижны и растяжимы, но единственный функционально сохраняющий подвижность — это лобковый симфиз между костями таза. Межпозвоночные диски состоят из двух типов хряща, поэтому они более подвижны, чем типичные синхондрозы, но менее растяжимы, чем типичные симфизы, и относятся к обеим категориям.

Самый подвижный тип соединения — *сустав*: он состоит из *суставной сумки*, окружающей соединение костей, *суставной жидкости*, его заполняющей, и *гиалинового хряща*, покрывающего кости внутри сумки. Форма костей внутри сустава задаёт направление, в котором кости могут двигаться друг относительно друга, суставная сумка и связки ограничивают растяжимость сустава, суставная жидкость и хрящи снижают трение.

ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА — это совокупность всех структур, обеспечивающих перемещение организма в пространстве и его частей относительно друг друга. У небольших организмов двигательная система представляет собой орга-



Рис. 94. Различные типы костных соединений: 1 — синоостозы основания черепа и синдесмозные швы его крышки; 2 — простые суставы фаланг пальцев и сложный запястный сустав; 3 — комплекс из сложного сустава и синдесмотических связок в колене

ноиды (жгутики и реснички), но увеличение массы и размера организма снижает эффективность таких способов перемещения, и в наземно-воздушной среде обитания они полностью неэффективны.

NB

Крупнейшие организмы, движение которых осуществляется с помощью ресничек — гребневники (тип *Ctenophora*) (рис. 95). Некоторые виды гребневников достигают длины 1,5 м.

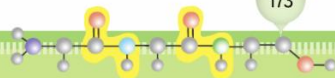
Основа двигательной системы — мышечная ткань. Мышечные клетки содержат толстые филаменты из белка миозина, способные перемещаться относительно тонких филаментов из актина при связывании с АТФ (см. § 10). Регулятором этого перемещения служат ионы кальция, поступающие в мышечную клетку при её возбуждении: чем больше кальций присутствует в мышце, тем дальше волокна смогут сместиться относительно друг друга и тем больше изменится размер клетки.

Простейшая двигательная система представляет собой перпендикулярные слои гладких мышц: продольный слой сокращает длину тела, а поперечный сокращает ширину, при этом увеличивая длину; чередование их сокращений обеспечивает горизонтальное перемещение. Часто подобные слои сливаются воедино с покровами тела, создавая **кожно-мышкульный мешок**, характерный для многих беспозвоночных, например дождевого червя. У более сложных организмов появляется опорная система, и с этого момента **двигательная система неразрывно связана с опорной по функциям и регуляции**: опорная система адаптируется для перемещения, а двигательная — для манипуляции опорной системой. Например, у организмов с гидроскелетом двигательная система в виде гладкомышечных слоёв окружает полость тела и сокращениями перемещает жидкость по ней, что приводит к изменению формы тела и смещению его центра тяжести. У некоторых животных с твёрдым скелетом (паукообразных, иглокожих) встречается гидравлическое перемещение придатков тела: нагнетание воды в каналы приводит к изменению формы части тела с этими каналами.

Усложнение придатков тела (плавники, конечности, крылья) и увеличение числа необходимых для функционирования организма движений привели к появлению **мышечных клеток скелетного типа** — длинных волокон с большим числом митохондрий и ядер. Волокна мышечных клеток объединяются в пучки, покрытые соединительнотканной оболочкой (**фасцией**) и формирующие собственно **мышцу (мускул)**. Между пучками располагаются жировые прослойки, играющие роль теплоизоляции, амортизации и запаса энергии. Снаружи мышца покрыта более толстым слоем фасции, на концах переходящим в толстые слои плотной соединительной ткани — **сухожилия**. Сухожилия прикрепляют мускул к пе-



Рис. 95. Гребневик *Mnemiopsis leidyi*; видны гребневые пластины из ресничек



ремещаемым им частям скелета — костям или хитиновым покровам. При сокращении клеток скелетной мышцы она натягивает сухожилия, что приводит к перемещению одной из прикрепленных к ним опорных структур относительно второй. В некоторых случаях мускулы не прикреплены к скелету и перемещают друг относительно друга мягкие ткани: мускулы ноги моллюсков, некоторые мимические мышцы человека.

Для регуляции работы мышц организм использует отдельную систему ощущения, называемую **проприоцептивной системой**. Внутри мускула имеются специализированные клетки (*мышечные веретёна*), покрытые соединительнотканной капсулой и обвитые нервными окончаниями: при растяжении мышцы происходит раздражение нерва в веретене. В сухожилиях находятся капсулы с нервными окончаниями: при сокращении мышцы сухожилие натягивается и нерв в капсуле раздражается. Сочетание сигналов этих чувствительных органов позволяет организму точно определять степень сокращения каждого мускула. Также мышцы характеризуются *тонусом* — степенью возбуждения мышцы при отсутствии сигнала о её активации. Регуляция тонуса оптимизирует расход ресурсов организма: повышенный тонус облегчает резкую активацию мускула, но увеличивает его жёсткость и требует больших затрат энергии, поэтому под-держивается не всегда и не во всех мышцах.

Вопросы и упражнения

1. Сравните строение кожных покровов и их производных у млекопитающих и птиц.
2. Сравните строение опорных систем у растений и животных.
3. Какие виды движения характерны для одноклеточных эукариот?
4. На примере дождевого червя и какого-либо вида млекопитающих объясните, как связано строение опорной системы организма и характерный для него вид движения.
5. С чем может быть связано наступление мышечного утомления?

§26

Питание и дыхание организмов

- Пищеварительная система • Рот • Глотка • Пищевод • Желудок
- Перистальтика • Кишечник • Полостное пищеварение • Пристеночное пищеварение • Печень • Поджелудочная железа • Дыхательная система
- Кожное дыхание • Трахеи • Жабры • Лёгкие • Нижние дыхательные пути
- Верхние дыхательные пути • Стандартный дыхательный объём • Жизненная ёмкость лёгких

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА — это совокупность органов, преобразующих питательные вещества в усваиваемую форму и обеспечивающих их вовлечение в обмен веществ внутри организма. Эволюционно она является полостью тела, преобразованной для поглощения питательных веществ, поскольку покровы тела уже не позволяли проводить свободный обмен через наружную по-

верхность. Увеличение размеров организмов и вариантов доступного им питания, а также выход на сушу привели к дальнейшей специализации полостных структур. Функции пищеварительной системы заключаются в следующем:

- измельчение пищи;
- преобразование веществ пищи в доступные для усвоения формы (собственно пищеварение);
- перемещение питательных веществ из пищеварительной системы в клетки тела (всасывание, усвоение);
- удаление непереваренных компонентов из организма (испражнение);
- предотвращение инфекций микроорганизмами, попадающими из внешней среды, в том числе с пищей.

Входное отверстие пищеварительной системы, обычно снабжённое сред- ствами отделения её от внешней среды, называют **ртом**. Его функция — защита от попадания нежелательных веществ внутрь системы. У большинства позвоночных, в том числе у человека, сразу за ртом находится специализированная зона измельчения пищи — *ротовая полость*. Её основа — кости челюстей, осуществляющие механическое отделение порций пищи (пищевые комки) и их растирание. На челюстях могут присутствовать вспомогательные структуры — роговые пластины (*клюв*) или жёсткие капсулы из дентина и эмали (*зубы*). Зубы формируются в дерме и различаются по своим функциям в зависимости от формы: удержание добычи (клыки), отделение частей твёрдой пищи (резцы), измельчение и растирание (коренные зубы, или моляры). В ротовую полость у наземных позвоночных выходит несколько пар *слюнных желёз* (рис. 96). На рисунке показаны только самые крупные пары желёз. Кроме них, имеется много более мелких желёз трубчатого строения на поверхности щёк, нёба, стенки глотки и языке. Выделяемая слюнными железами слюна смачивает пищевой комок за счёт содержащейся в ней воды, склеивает его с помощью слизистого гликопротеина *муцина*, уничтожает часть микроорганизмов в комке с помощью фермента *лизоцима* и начинает растворение углеводов с помощью фермента *амилазы*. Специализированная мышца — язык разминает пищевой комок и направляет его дальше по пищеварительной системе. Дополнительно язык несёт вкусовые, температурные и осязательные рецепторы, позволяющие анализировать пищу на пригодность к употреблению.

После ротовой полости пища направляется в **глотку** — воронкообразную камеру с мускульными стенками. По окружности глотка несёт кольцо лимфатических узлов (в просторечии их называют миндалинами или гландами), служащих компонентами иммунной системы. Скоординированное сокращение мышц глотки (глотание) приводит к продвижению пищевого комка далее, в пищевод (рис. 97).

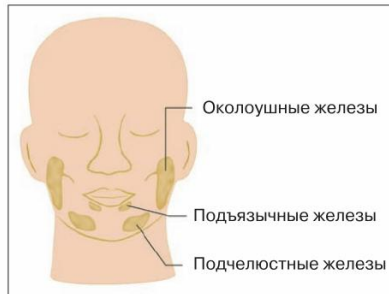


Рис. 96. Слюнные железы человека

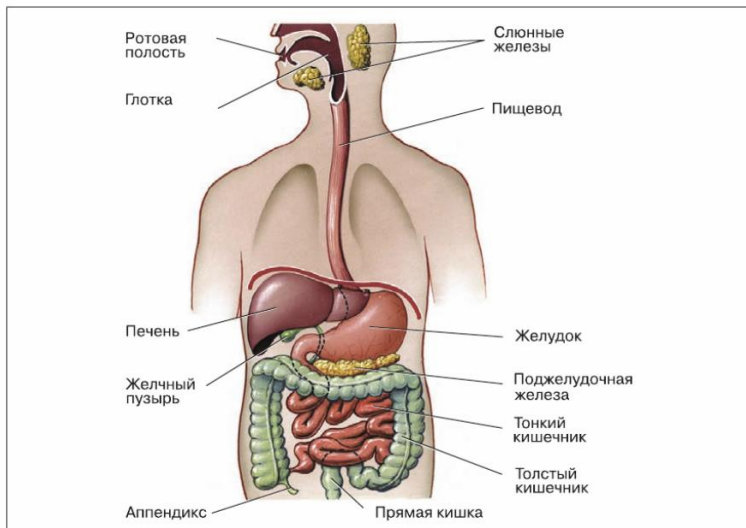


Рис. 97. Пищеварительная система человека

Пищевод — это прямая растяжимая трубка с мышечными стенками, с обоих концов снабжённая мышечными клапанами (**сфинктерами**). Его функция — создание направленного движения пищевого комка к желудку.

Желудок служит органом временного хранения, дезинфекции и переваривания поглощённой пищи. Это мешкообразный растяжимый (у человека в среднем до объёма 4—5 л) орган, отделённый от дальнейших пищеварительных путей пилорическим сфинктером. Желудок имеет изогнутую форму; это позволяет контролировать направление его растяжения и снижает давление пищевой массы на сфинктер. Стенки желудка содержат *секреторные клетки*, выделяющие пищеварительные ферменты, соляную кислоту (концентрация до 0,1 моль/л) и слизь (для защиты стенок желудка от кислоты). Основной из пищеварительных ферментов — пепсиноген; в кислой среде желудка он превращается в пепсин, расщепляющий белки на более мелкие пептиды. Соляная кислота уничтожает бактерии и создаёт реакцию среды, подходящую для действия ферментов. Также желудок выделяет гормоны, регулирующие действие других отделов пищеварительной системы. Растяжение стенки желудка регистрируется нервными окончаниями в ней, что позволяет регулировать пищевое поведение: при наполненном желудке чувство голода временно отключается. Стенки желудка имеют гладкомышечную прослойку, позволяющую осуществлять ритмичные сокращения объёма органа — *перистальтику*. Это способствует перемешиванию перевариваемой массы (химуса) и обеспечивает её порционное продвижение

через сфинктер в кишечник. Попадание в кровь токсичных веществ и механическое раздражение глотки запускают инверсию направления перистальтики и выбрасывание содержимого желудка обратно в глотку — рвоту.

NB

У некоторых животных (например, птиц и муравьёдов) пищевод и желудок выполняют функцию дальнейшего измельчения пищевой массы. Для этого в них возникли камеры со стенками из скелетных мышц, сокращение которых вызывает растирание пищи между стенками. Для увеличения эффективности такого процесса животные могут проглатывать небольшие камни, выполняющие функцию «внутренних зубов».

Кишечник — это длинный трубчатый орган (у человека его суммарная длина около 8 м), уложенный в брюшной полости и прикреплённый к соединительнотканной прослойке — брыжейке, предотвращающей запутывание кишок и обеспечивающей подведение сосудов к ним. По строению весь кишечник разделяется на *тонкий* (пищеварительно-всасывающий) и *толстый* (накопительно-всасывающий). В **тонкий кишечник**, в его начальную часть — двенадцатиперстную кишку, открываются протоки двух крупных **пищеварительных желёз** — *печени* и *поджелудочной железы* (рис. 98). Печень выделяет жёлчь,

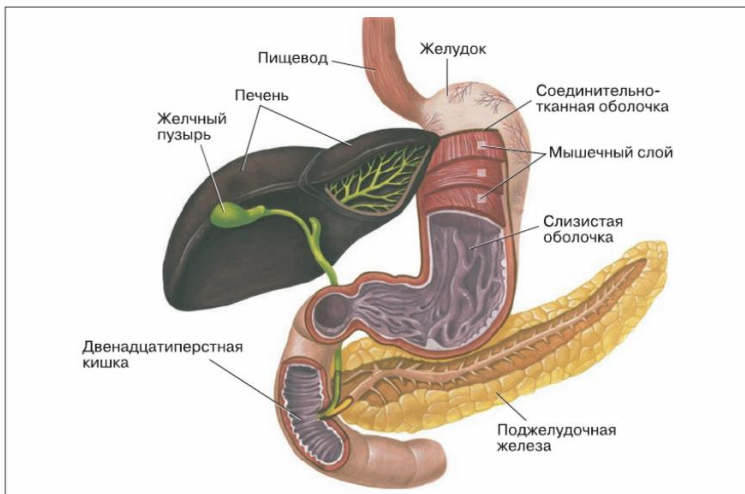


Рис. 98. Двенадцатиперстная кишка и схема открывающихся в неё протоков желёз: жёлчный пузырь при стимуляции выбрасывает жёлчь в жёлчный проток, поджелудочная железа выбрасывает панкреатический сок в поджелудочный проток. Оба протока сливаются и открываются в двенадцатиперстную кишку общим протоком, закрытым сфинктером Одди

которая эмульгирует (превращает в мелкие капли) жиры в химусе, облегчая их всасывание. Жёлчь выделяется непрерывно, накапливаясь в расширении печёночного протока — *жёлчным пузыре*, откуда высвобождается во время пищеварения. Поджелудочная железа выделяет поджелудочный сок, содержащий ферменты: липазы (расщепляют липиды до солей жирных кислот), амилазы (расщепляют углеводы до моносахаридов) и *пептидазы* (расщепляют белки до олигопептидов и аминокислот, основной из них трипсин). Кроме того, секреторные клетки кишечника выделяют кишечный сок, создающий щелочную среду, в которой эти ферменты могут работать. В результате действия продуктов секреции пищевая масса разрушается в просвете кишечника, т. е. происходит **полостное пищеварение**. Стенка тонкого кишечника покрыта множеством выступов-ворсинок, содержащих внутри сосуды, а эпителий кишечной стенки покрыт ещё более мелкими выступами — микроворсинками. Это многократно увеличивает площадь всасывания питательных веществ. Секреторные клетки у основания ворсинок выделяют слизь, в которой на поверхности ворсинок задерживаются пищеварительные ферменты, что обеспечивает расщепление и немедленное всасывание веществ — **пристеночное пищеварение**. Гладкомышечные слои в стенке кишечника осуществляют перистальтические сокращения, продвигающие химус по кишечнику, и маятниковобразные сокращения, осуществляющие перемешивание химуса и перевод его из полостного пространства в пристеночное. Концевая часть тонкого кишечника (подвздошная кишка) имеет меньше ворсинок, но больше лимфоидных островков, обеспечивающих кишечный иммунитет.

Толстый кишечник отделён от тонкого сфинктером, имеет более широкий просвет и стенку без ворсинок, но с секреторными впячиваниями — криптами. В толстом кишечнике всасывается вода и растворённые в ней вещества из химуса, после чего тот превращается в более плотную смесь непереваренных соединений — каловые массы. Кроме того, толстый кишечник населён сотнями видов симбиотических бактерий (суммарно называемых *микробиомом*), общая масса которых может достигать нескольких килограммов. Бактерии расщепляют и метаболизируют часть непереваренных веществ, в процессе выделяя более легко доступные соединения и витамины. Также бактериальный микробиом конкурентно вытесняет другие виды микроорганизмов, защищая кишечник от потенциально патогенных бактерий и грибов. Перистальтика толстого кишечника перемещает каловые массы к *прямой кишке*, где через сфинктер они испражняются наружу вместе с заселившими их бактериями.

NB

У некоторых организмов есть дополнительные модификации кишечника, улучшающие усвоение питательных веществ: у жвачных животных — добавочные камеры желудка, заселённые бактериями микробиома; у насекомых и рыб — пилорические выросты тонкого кишечника, увеличивающие время полостного пищеварения; у многих млекопитающих — червеобразный отросток толстого кишечника (аппендикс), продлевающий время взаимодействия микробиома кишечника с пищей. У человека аппендикс сильно редуцирован и участвует в поддержании иммунитета, а также выполняет функцию резервуара микробиома.

Органы пищеварительной системы работают последовательно и скоординировано: вид пищи стимулирует слюноотделение, жевание пищи и попадание её в желудок стимулируют выделение желудочного сока и перистальтику желудка, прохождение пищи через пилорический сфинктер вызывает выброс жёлчи и секрецию панкреатического сока, попадание пищи в тощую кишку тормозит секрецию желудочного сока и стимулирует перистальтику кишечника.

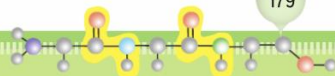
Усвоенные питательные вещества попадают в кровь и разносятся по тканям и органам, а излишек запасается в виде липидных капель в жировой ткани и в виде гликогена — в печени. Присутствие питательных веществ в крови и выделяемые жировой тканью гормоны угнетают чувство голода, что позволяет пищеварительной системе восстановить запас секретируемых веществ перед следующим приёмом пищи.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА — это совокупность структур, обеспечивающих газообмен между внешней и внутренней средами организма: образовавшийся в ходе метаболизма углекислый газ выводится во внешнюю среду, а необходимый для энергетических процессов кислород поступает в организм.

Простейший вариант дыхательной системы — **кожное дыхание**: если кровеносная система достаточно тонкая, то газы могут проходить через неё как внутрь, так и наружу. Кожное дыхание встречается у кишечнополостных, многих червей, а также служит вспомогательным механизмом у рыб (дыхание через стенку плавательного пузыря) и амфибий. Усложнение покровной системы и увеличение размеров тела вызывают развитие специализированных органов, общая черта которых — наличие доступных для газообмена эпителиальных тканей и максимальное увеличение их поверхности.

У многих членистоногих роль дыхательных структур играют **трахеи** — ветвящиеся трубочки, идущие от дыхалец на поверхности к каждому органу тела. У иглокожих дыхание происходит через систему заполненных водой трубочек, одновременно служащих компонентами двигательной системы. У многих водных организмов (ракообразные, рыбы, моллюски, амфибии) дыхание может осуществляться через **жабры** — пластины, состоящие из множества ворсинок. Эти ворсинки покрыты тонким эпителием, позволяющим осуществлять через него газообмен, и пронизаны сетью сосудов с кровью или тканевой жидкостью, обеспечивающих транспорт газов. Подобная система очень эффективно фильтрует газы из жидкости, но способна существовать только во влажном состоянии, поэтому полуводные ракообразные имеют специальные жаберные камеры, заполняемые водой при выходе на сушу.

У большинства крупных наземных организмов основным органом дыхательной системы служат **лёгкие**. Лёгкие млекопитающих имеют ячеистое строение: каждое лёгкое составлено из миллионов тонкостенных мешочков — *альвеол*. Альвеолы изнутри покрыты *сурфактантом*, т. е. поверхностно-активным веществом, противодействующим схлопыванию альвеол при выдохе. В альвеолах сурфактантом служит раствор липидов и белков. Сверхтонкая стенка альвеолы позволяет производить обмен газами между кровью и воздухом (растворённым в сурфактанте): углекислый газ по градиенту давления выходит наружу, а кислород поступает в кровь. Воздух в альвеолу и из неё поступает через небольшую воздухоносную трубочку — *бронхиолу*.



Альвеолы собраны в *лёгочные дольки* с помощью соединительной ткани, бронхиолы каждой дольки собираются в общую более крупную трубку — бронх. *Бронхи* собираются в единую укреплённую хрящами трубку — *трахею*, которая заканчивается *гортанью* — сложной хрящево-мышечной конструкцией, препятствующей попаданию твёрдых веществ и жидкости из глотки в трахею. Вместе эти структуры составляют **нижние дыхательные пути**. Их стенки покрыты мерцательным эпителием, обеспечивающим направленный отток образуемой им слизи и жидкости с попавшими в неё частицами от альвеол к глотке. Лёгкие находятся в замкнутой *плевральной полости*, находящейся внутри грудной клетки и ограниченной со стороны брюшины мышечной стенкой — *диафрагмой*. Приподнятие рёбер и сокращение диафрагмы вызывают расширение плевральной полости. Это снижает давление в ней, что приводит к расширению лёгких и затягиванию в них воздуха снаружи — вдоху. И наоборот, опускание рёбер и расслабление диафрагмы увеличивают давление на лёгкие и приводят к изгнанию воздуха из альвеол через бронхи — выдоху. Одновременно в дыхании задействован не весь объём лёгких, а только часть его — **стандартный дыхательный объём** (у человека он составляет около литра). При глубоком вдохе организм поглощает дополнительно *резервный объём вдоха*, а при глубоком выдохе выталкивает *резервный объём выдоха*. Сумма дыхательного и резервных объёмов составляет **жизненную ёмкость лёгких** — максимальный объём воздуха, одновременно задействованный в газообмене (у человека это 3,5—6 л). Но даже после максимального выдоха часть в воздуха в лёгких сохраняется из-за несхлопывания альвеол и дыхательных путей: это **остаточная ёмкость лёгких**.

ЭВОЛЮЦИЯ ЛЁГКИХ. Структура лёгких у животных постепенно усложнялась, начинаясь с мешкообразного расширения покровов тела. У лёгочных моллюсков лёгкое образуется из замкнутой части мантийной полости, активно снабжённой сосудами. У лёгочных членистоногих это впячивание наружного покрова, несущее *лёгочную книжку* — множество тонкостенных складок, аналогично жабрам. У двоякодышащих рыб и амфибий лёгкие представляют собой тонкостенные оплетённые сосудами мешки, произошедшие от выростов пищеварительной системы, воздух в которые нагнетается с помощью сокращения стенок глотки и ротовой полости. У амфибий также появляется трахея. У рептилий лёгкие разделены на множество небольших ячеек, к каждой из которых идёт бронхиола. Вдох и выдох обеспечиваются сокращением и расслаблением грудной клетки скелета (у крокодилов также появляется диафрагма). У птиц лёгкие дополнительно имеют выросты — дыхательные мешки. При вдохе воздух заполняет и лёгкие, и мешки, а при выдохе воздух из дыхательных мешков заполняет лёгкие: таким образом в лёгких всегда имеется насыщенный кислородом воздух.

Для сохранения возможности лёгочного газообмена во время питания возникла система **верхних дыхательных путей**. Они начинаются отверстиями — *ноздрями*, ведущими в *носовую полость*, разделённую на несколько ходов и служащую для согревания и увлажнения вдыхаемого воздуха. Клетки стенок носовой полости выделяют слизь, улавливающую твёрдые частицы. Кроме того, на задней стенке носовой полости располагается зона запаховой чувствительности — обонятельный эпителий (поэтому ноздри есть даже у рыб, хотя в дыхании они не участвуют). Носовая полость имеет несколько придаточных пазух, служа-

щих для увлажнения воздушного потока. Носовая полость открывается в *носоглотку*, опускающуюся в глотку.

У многих животных дыхательная система добавочно выполняет сигнальную функцию: сильный выдох воздуха из лёгких может вызывать колебания специализированных структур, создавая звуки разной высоты. У амфибий и рептилий роль звукогенерирующих структур играют стенки трахеи и гортани, у птиц — сложная хрящево-мембранная структура в бронхах (сиринкс). У млекопитающих звук издаётся голосовыми связками — тяжами соединительной ткани в просвете гортани, высота звука регулируется степенью натяжения связок специальными мускулами и положением остальных структур гортани.

Вопросы и упражнения

1. Найдите общие черты в том, как происходит пищеварение у гетеротрофных одноклеточных эукариот и у многоклеточных гетеротрофов.
2. Из каких отделов состоит пищеварительный тракт человека?
3. Как осуществляется полостное и пристеночное пищеварение?
4. В каких отделах пищеварительного тракта происходит переваривание углеводов; липидов; белков? Какие ферменты осуществляют переваривание этих веществ?
5. Как вы думаете, почему фермент, переваривающий белки (пепсин), выделяется из секреторных клеток в неактивной форме?
6. В каких отделах пищеварительного тракта происходит механическая обработка пищи, а в каких — химическая?
7. Охарактеризуйте эволюцию дыхательной системы у наземных животных.
8. Какие особенности есть у дыхательной системы птиц?
9. Почему жабры не могут осуществлять газообмен на воздухе?

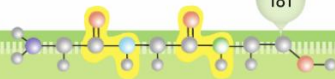
§ 27

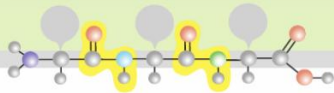
Транспорт веществ и выделение у организмов

- Транспортная (циркуляторная) система • Кровь • Кровеносные сосуды (артерии, вены, капилляры) • Сердце • Предсердия • Желудочки • Сердечный цикл • Большой круг кровообращения • Малый круг кровообращения
- Лимфатическая система • Лимфоузлы • Костный мозг • Селезёнка • Тимус
- Выделительная система • Почка • Нефрон • Первичная моча • Вторичная моча

ЦИРКУЛЯТОРНАЯ, или ТРАНСПОРТНАЯ, СИСТЕМА — это совокупность органов, выполняющих перемещение необходимых химических веществ между тканями и органами. В небольших организмах специализированная транспортная система не нужна: молекулы метаболитов перемещаются диффузией в жидкой межклеточной среде, но данный процесс недостаточно быстрый и недостаточно регулируемый для жизнеобеспечения более сложных организмов.

Для осуществления транспортных функций у животных используется специализированная соединительная ткань — **кровь**. Она состоит из жидкой





межклеточной среды — **плазмы**, и плавающих в ней клеток — **форменных элементов**. *Эритроциты* (красные кровяные клетки) содержат пигмент гемоглобин. У человека эритроциты имеют двояковогнутую форму и утратили ядро, чтобы лучше проникать в узкие капилляры. *Лейкоциты* (белые кровяные клетки) способны перемещаться самостоятельно с помощью ложноножек и делаться на группы в зависимости от состава выделяемых ими веществ и выполняемой функции. *Тромбоциты* (красные пластинки) маленькие, не имеют ядра и не окрашены.

Лейкоциты делят на две большие группы — *гранулоциты* и *агранулоциты*. Гранулоциты содержат гранулы выделяемых веществ, регулирующих воспалительные реакции. Среди гранулоцитов выделяют *нейтрофилы* (они наиболее распространены и противодействуют бактериальным инфекциям), *эозинофилы* (противодействуют паразитическим организмам), *базофилы* (поддерживают кровообращение). Агранулоциты гранул не имеют; в этой группе выделяют *макрофаги*, поглощающие бактерии и повреждённые клетки, и *лимфоциты*, осуществляющие иммунный ответ организма.

Кровь выполняет следующие функции:

- **Транспорт газов:** осуществляется белковыми структурами, способными присоединять к себе кислород и углекислый газ. У млекопитающих таким транспортёром служит гемоглобин эритроцитов.
- **Транспорт питательных веществ:** осуществляется белками-переносчиками из групп альбуминов и глобулинов, синтезируемых печенью.
- **Иммунная защита организма:** осуществляется различными группами лимфоцитов и синтезируемыми ими белками-иммуноглобулинами (см. § 4).
- **Поддержание транспортной системы в работоспособном состоянии.** Тромбоциты (красные пластинки) и содержащиеся в плазме крови белки (основной — фибриноген, при воздействии ферментов преобразующийся в волокна фибрина) могут формировать тромбы, препятствуя кровопотере при повреждении стенок сосудов. Противосвёртывающие ферменты (основной из них — гепарин) разжижают кровь и предотвращают формирование тромбов при отсутствии повреждений, что поддерживает свободное циркулирование крови.

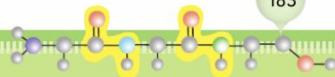
Кровь перемещается по специализированным транспортным структурам — **сосудам**, имеющим эпителиально-соединительнотканную стенку. По строению и функции разделяются на артерии, вены и капилляры. **Артерии** имеют слой гладких мышц в составе стенки, сокращение или расслабление которых регулирует давление жидкости в сосудах. **Вены** имеют растяжимые стенки с периодически расположенными сфинктерами, между которыми могут накапливаться некоторые объёмы крови, предотвращая чрезмерную нагрузку на другие части транспортной системы. **Капилляры** очень узкие и имеют поры в эпителии стенки. Через эти поры плазма крови с растворёнными в ней веществами движется в окружающие ткани, пока давление крови со стороны артерии не уравновесит давление тканевой жидкости. Давление со стороны вены значительно меньше давления тканевой жидкости, поэтому на венозном конце капилляра вещества движутся из тканей в полость сосуда.

Движение крови по сосудам осуществляется с помощью насосного органа — **сердца**. Сердце состоит из специализированной сердечной мышечной

ткани и разделено на камеры: **предсердия**, принимающие кровь из вен, и **желудочки**, нагнетающие кровь в артерии. Между предсердием и желудочком находится односторонний *створчатый клапан*, а между желудочком и выходящей из него артерией — односторонний *полулунный клапан*. Сокращение мышц стенки предсердия (систола) выталкивает кровь из него в желудочек. Расслабление стенок предсердия (диастола) снижает давление в нём и закачивает кровь из вены в камеру. Систола желудочка выталкивает кровь из него в артерию; створчатые клапаны препятствуют току крови обратно в предсердие. Диастола желудочка позволяет принять кровь из предсердия, а полулунные клапаны препятствуют току крови из артерий в желудочек. Систола камер происходит одна за другой, обеспечивая последовательное перемещение крови между ними — **сердечный цикл**. Постоянство сердечного цикла поддерживается специализированными структурами автоматии сердца — *пейсмекерами*, или *зонами генерации ритма*, которые с определённой частотой и задержкой возбуждают предсердие и желудочек (об автоматии сердца было рассказано в § 24).

По общей схеме транспортного цикла кровообращения кровеносные системы делят на замкнутые и незамкнутые. В **незамкнутых системах** отсутствуют капилляры; сердце закачивает в вены тканевую жидкость, содержащую транспортные белки, — *гемolimфу*. Артерии открываются в полость тела возле целевых органов, снабжая их питательными веществами. Сердце в таких системах состоит обычно из одной камеры. Незамкнутые циклы кровообращения характерны для членистоногих и большинства моллюсков.

В **замкнутых системах** артерии через капилляры соединены с венами, поэтому кровь и тканевая жидкость чётко разделены. Простейший замкнутый цикл кровообращения (несколько однокамерных сердец, один круг циркуляции) присутствует у кольчатых червей. У головоногих моллюсков и рыб сердце двухкамерное, и в цикле присутствуют вспомогательные структуры — усиленные мускулами сосуды жабр («жаберные сердца» у головоногих моллюсков, накопительные венозный и артериальный синусы у рыб). Кровь выталкивается сердцем в артерии, которые доходят до жабр, ветвятся в них на газообменные капилляры, затем снова собираются в артерии и разносят кровь к капиллярам органов, а те собираются в вены и возвращают кровь к сердцу. У амфибий появляются два круга кровообращения: малый — от сердца к лёгким, для обогащения крови кислородом, и большой — от сердца к органам. Каждый из кругов заканчивается в отдельном предсердии, которые открываются в общий желудочек; таким образом, сердце у амфибий трёхкамерное. У рептилий появляется неполная перегородка внутри желудочка, которая препятствует смешиванию бедной кислородом крови от органов и насыщенной кислородом крови от лёгких. Наконец, у крокодилов, птиц и млекопитающих перегородка в желудочке полная и сердце становится четырёхкамерным. **Большой круг кровообращения** начинается в левом желудочке и заканчивается в правом предсердии. **Малый круг кровообращения** начинается в правом желудочке, получающем от предсердия бедную кислородом кровь, и заканчивается в левом предсердии (рис. 99). При этом в большом круге кровообращения по артериям течёт богатая кислородом «артериальная» кровь, а в малом — бедная кислородом «венозная» (в венах наоборот).



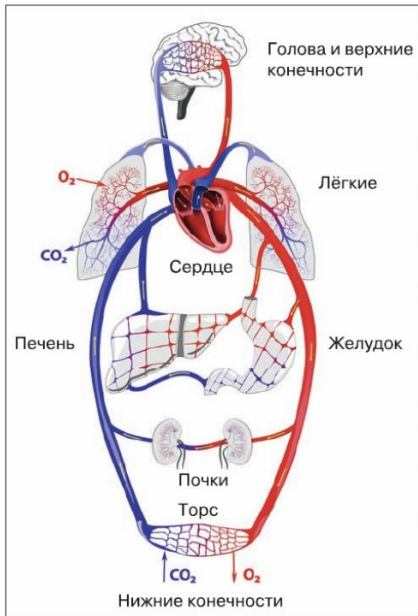


Рис. 99. Кровеносная система человека. Малый круг кровообращения разделяется на две ветви (по одной на каждое лёгкое). Большой круг кровообращения также разделяется на ветвь кровоснабжения мозга (а также головы и рук), путь кровоснабжения органов брюшной полости (а также тора и ног) и систему кровоснабжения самого сердца (коронарную)

Отток жидкости из капилляров в ткани превышает приток жидкости из тканей в капилляры. Излишек возвращается в вены с помощью вспомогательной транспортной системы — лимфатической. **Лимфатическая система** имеет тонкие открытые в межклеточное пространство капилляры без соединительнотканного компонента стенки, собирающие жидкость — *лимфу* в более крупные *лимфатические сосуды*. Лимфатические сосуды образуют в различных частях тела расширения — *лимфоузлы*, заселённые лимфоцитами и выполняющие иммунную функцию. Лимфа собирается в общий проток, открывающийся в полую вену — финальный сосуд большого круга кровообращения.

Кроме сердечно-сосудистой и лимфатической системы в циркуляторную систему входят вспомогательные органы. **Костный мозг** осуществляет воспроизводство всех видов клеток крови. **Селезёнка** производит часть лимфоцитов, хранит запас эритроцитов (функция депонирования) и участвует в разрушении повреждённых или старых клеток крови. **Печень** синтезирует белки крови, удаляет из неё инородные химические соединения

и утилизирует разрушенные клетки. **Тимус** участвует в развитии лимфоцитов и формировании иммунной системы крови и лимфы.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА — совокупность органов, осуществляющих выведение из организма нежелательных веществ и избытка жидкости. Весь процесс выделения можно разбить на три процесса: *фильтрацию* (отделение от внутренних жидкостей организма фракции, предназначенной для выделения), *секрецию* (целенаправленное выделение ненужных веществ) и *обратное всасывание / реабсорбцию* (поглощение избытка отфильтрованной жидкости организмом).

Простейшая форма выделительной системы — выделительная трубочка (*протонефридий*), встречающаяся у плоских червей и ланцетников. Это канал, отводящий избыток тканевой жидкости наружу и по пути выделяющий

в него часть ненужных организму веществ. У кольчатых червей, моллюсков и членистоногих выделительную функцию выполняет *метанефридий* — усложнённая форма выделительной трубочки, имеющая специализированные фильтрующий, накопительный и реабсорбционный сегменты. У насекомых, многоножек и паукообразных имеются *мальпигиевы сосуды* — тонкие фильтрующе-секреторные трубочки, выделяющие продукты обмена из гемолимфы в задние отделы кишечника.

У всех позвоночных животных основой выделительной системы служит **почка**. Это парный орган, состоящий из элементарных единиц — **нефронов** (рис. 100). Нефрон начинается с *фильтрационной капсулы* (по имени открывших и описавших её исследователей она была названа капсулой Шумлянского — Боумена), окружающей клубок капилляров. Под действием давления в капиллярах жидкость движется через поры в полость капсулы, при этом размер пор предотвращает фильтрацию клеток крови и большинства крупных молекул плазмы. Отфильтрованную жидкость называют *первичной мочой*. Капсула открывается в *проксимальный* (ближний) *извитой каналец*, в котором реабсорбируется значительная часть объёма воды и неорганических соединений и секретируются аммиачные продукты обмена веществ. Затем идёт *дистальный извитой каналец*: там секретируются излишки ионов и регулируется кислотность жидкости. У млекопитающих между проксимальным и дистальным канальцами располагается тонкая изогнутая трубка — *петля Генле*. Проходя по ней, моча создаёт в окружающих тканях высокую концентрацию ионов, благодаря чему в дистальном канальце реабсорбируется большое количество воды, что предотвращает потерю избытка жидкости. Получившаяся в дистальном канальце концентрированная *вторичная моча* переходит в собирательную трубочку, направляющую её в общую для всех нефронов почки собирательную ёмкость — *почечную лоханку*. Между канальцами и клубочком расположен юктагломеру-

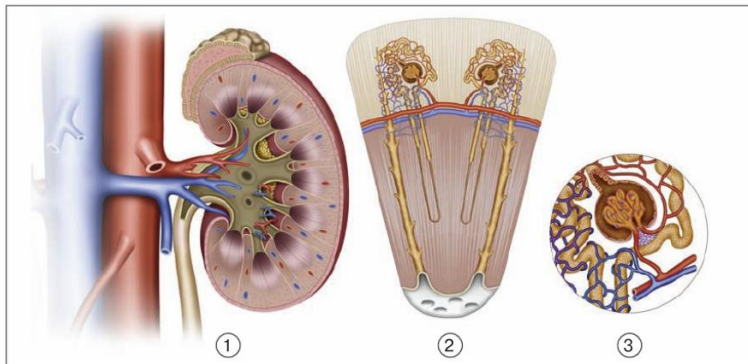


Рис. 100. Строение выделительной системы человека: 1 — общий план строения почки (видны надпочечник, почечные вена и артерия); 2 — нефроны и собирательные трубочки; 3 — капсула Шумлянско-го — Боумена

лярный (около клубочковый) аппарат. Это комплекс чувствительных клеток, реагирующих на концентрацию солей в моче и запускающий процессы регуляции её состава.

От каждой почечной лоханки идёт тонкая трубка — **мочеточник**. У амфибий, большинства рептилий и птиц мочеточники открываются в заднюю часть толстого кишечника — клоаку. У млекопитающих и рыб мочеточники сливаются в накопительный орган — **мочевой пузырь**, имеющий растяжимую стенку. Вторичная моча мочевого пузыря выводится наружу через **мочеиспускательный канал**, вход в который закрыт сфинктером.

Выделительная система тесно связана с циркуляторной: изменение объёма циркулирующей крови и давления в приносящей (перед клубочком) и выносящей (после клубочка) артериях нефрона влияет на объём формирующейся мочи. Кроме того, почка выделяет вещества, повышающие артериальное давление и усиливающие кроветворение.

К выделительной системе также относятся *печень* (выделяет отфильтрованные из крови вещества и продукты распада клеток вместе с жёлчью) и *потовые железы* (выделяют излишек жидкости).

Вопросы и упражнения

1. Чем отличается замкнутая кровеносная система от незамкнутой?
2. Охарактеризуйте эволюцию кровеносной системы от рыб до млекопитающих.
3. Каким образом могут быть разделены круги кровообращения в трёхкамерном сердце амфибий и рептилий?
4. Сравните функции двух транспортных систем организма — кровеносной и лимфатической.
5. Объясните, как строение капилляров соотносится с их функциями.
6. Какие процессы происходят при формировании мочи?

Точка зрения

7. Можно ли найти аналогии между транспортными системами растений и животных; между их выделительными системами?

§28

Регуляция и раздражимость у организмов

- Эндокринная система • Гипоталамус • Гипофиз • Щитовидная железа
- Паращитовидные железы • Надпочечники • Половые железы (гонады)
- Эпифиз • Нервная система • Раздражимость • Возбудимость
- Периферическая нервная система • Нерв • Рецептор • Рефлекс
- Рефлекторная дуга • Центральная нервная система • Нервные узлы (ганглии) • Спинной мозг • Головной мозг • Высшая нервная деятельность

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА — одна из двух регуляторных систем организма, осуществляющая поддержание гомеостаза на уровне всего организма с помощью выделяемых в кровь веществ. В отличие от большинства других систем органов, эндокринная система представлена отдельными железами или секретиру-

ющими клетками, расположенными в разных отделах организма (рис. 101). Эндокринная система действует через *гормоны* — сигнальные соединения, перемещающиеся в плазме крови с помощью белков-транспортёров. Гормон способен связываться со специфическими белками-рецепторами на поверхности клеток или внутри них, поэтому эндокринная клетка может регулировать работу любой ткани, имеющей рецепторы к её гормону. Секретция гормонов и её остановка происходят при действии на эндокринную клетку определённых факторов, чаще всего при взаимодействии определённых веществ с мембранными рецепторами клетки.

Основа иерархии эндокринной системы человека — *гипоталамо-гипофизарная ось*. **Гипоталамус** — отдел промежуточного мозга, выделяющий *рилизинг-факторы*. Эти вещества стимулируют или блокируют секрецию определённых гормонов другим отделом промежуточного мозга — **гипофизом**. Гипофиз — это железа, способная выделять так называемые *тропные гормоны*, регулирующие функцию других эндокринных желёз. Под действием этих желёз изменяется внутренняя среда организма, что улавливают рецепторы гипоталамуса и изменяют количество и состав рилизинг-факторов по механизму обратной

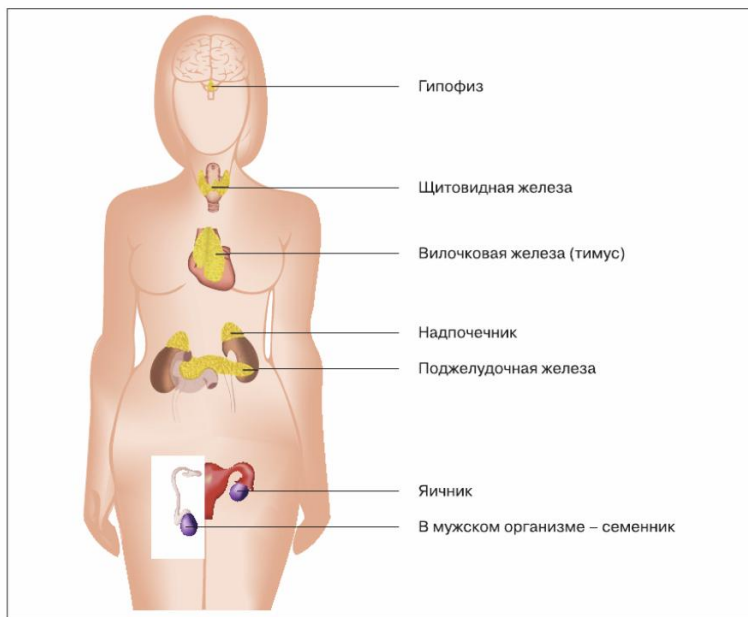


Рис. 101. Эндокринная система человека

связи. Кроме рилизинг-факторов, гипоталамус выделяет гормоны вазопрессин и окситоцин, которые через гипофиз отправляет в кровяток. *Вазопрессин* (или антидиуретический гормон, АДГ) регулирует реабсорбцию в почках, задерживая жидкость в организме и увеличивая кровяное давление. *Окситоцин* регулирует половое поведение и участвует в регуляции схваток при родах и работе молочных желёз. Гипофиз через тропные гормоны регулирует деятельность надпочечников, щитовидной железы, женских половых желёз. Кроме того, гипофиз выделяет *соматотропин* (гормон роста), регулирующий изменение линейных размеров организма через увеличение активности синтеза белков и роста костей.

Щитовидная железа и примыкающие к ней **паращитовидные железы** лежат на передней поверхности трахеи. Щитовидная железа выделяет гормоны *тироксин* и *трийодтиронин*, увеличивающие активность метаболических процессов в тканях, потребление ими кислорода и глюкозы и, как следствие, способствующие росту тканей. Синтез этих гормонов зависит от наличия в организме иода, поэтому дефицит этого элемента приводит к снижению активности большинства тканевых процессов и компенсаторному разрастанию щитовидной железы. Также щитовидная железа выделяет гормон *кальцитонин*, усиливающий рост костей за счёт увеличения захвата кальция из крови. Паращитовидные железы выделяют *паратиреоидный гормон* (паратгормон), оказывающий обратный эффект — увеличение концентрации кальция в крови за счёт разрушения костной ткани.

Надпочечники — железы, лежащие в жировой капсуле на поверхности почек. Они имеют сложное строение и разделены на корковую и мозговую зоны. В корковой зоне выделяются *минералокортикоиды* (гормоны, регулирующие выведение ионов), *глюкокортикоиды* (гормоны, регулирующие углеводный обмен) и *половые гормоны* (регулируют развитие вторичных половых признаков до развития и активации половых желёз). У человека основной минералокортикоид — *альдостерон*, задерживающий в организме натрий, а вместе с ним и воду; основной глюкокортикоид — *кортизол*, обеспечивающий перевод глюкозы из крови в запас и снижающий её расход (гормон пассивного ответа на стресс). В мозговой зоне выделяется *адреналин* — гормон активного ответа на стресс. Он учащает дыхание и сердцебиение, увеличивает кровяное давление (всё это приводит к увеличению доступности кислорода тканям), замедляет процессы пищеварения.

Половые железы (гонады) выделяют половые гормоны, регулирующие особенности метаболизма полов и их половое поведение. Женские гонады — **яичники**, расположенные в брюшной полости. Они выделяют женские половые гормоны — *эстрогены*, обеспечивающие развитие женских половых органов и вторичных половых признаков, ограничивают линейный рост организма и регулируют женский гормональный цикл и беременность. Основной гормон яичников человека — *эстрадиол*; также во время активации яйцеклетки в яичнике образуется жёлтое тело, вырабатывающее другой эстроген — *прогестерон*. Мужские гонады — **семенники**, расположенные в выросте брюшной полости ниже таза — мошонке. Семенники выделяют мужские половые гормоны — *андрогены*, обеспечивающие развитие мужских половых органов и вторичных половых признаков, увеличивающие синтез белков и рост тканей и стимулирующие потребление глюкозы и липидов клетками. Основной гормон семенников человека — *тестостерон*. Половые железы в норме выделяют незначительное количество гормо-

нов противоположного пола, увеличение их количества приводит к появлению несоответствующих полу вторичных половых признаков.

Поджелудочная железа несёт на наружной поверхности зоны эндокринной секреции — островки Лангерганса. Они синтезируют гормоны регуляции обмена глюкозы — *инсулин* и *глюкагон*. Инсулин увеличивает потребление глюкозы тканями и накопление в печени гликогена. Глюкагон, наоборот, повышает распад гликогена до глюкозы и выход глюкозы в кровь. Синтез этих гормонов регулируется не гипоталамо-гипофизарной осью, а концентрацией глюкозы в крови.

Пищеварительная система синтезирует большой комплекс гормонов, регулирующих действие отдельных органов этой системы. *Гастрин* выделяется желудком в ответ на растяжение и стимулирует образование желудочного сока. *Холецистокинин* и *секретин* выделяются тонким кишечником и стимулируют выделение жёлчи и панкреатического сока, а образование желудочного сока тормозят. *Серотонин* кишечника регулирует перистальтику и всасывание пищи. *Соматостатин* поджелудочной железы тормозит синтез остальных кишечных гормонов. *Грелин* желудка и поджелудочной железы выделяется при их неактивности и регулирует ощущение голода.

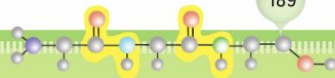
Эпифиз — железа на поверхности промежуточного мозга, выделяющая *мелатонин*. Этот гормон регулирует поведение и влияет на активность гипофиза. Поскольку выделение мелатонина зависит от степени освещённости, то он регулирует суточный цикл поведения животного, а также сезонные изменения поведения и метаболизма (гон, спячка, линька).

Эндокринная функция есть и у других органов. Печень выделяет *соматомедины*, активируемые гормоном роста и обеспечивающие его локальные эффекты. Также она выделяет *ангиотензиноген*, в почках превращающийся в гормон регуляции кровяного давления *ангиотензин*. Почки выделяют *эритропоэтин*, стимулирующий кроветворение. Клетки иммунной системы и тимус выделяют регуляторы иммунного ответа — *тимозин*, *интерлейкины*, *интерфероны*. Жировые клетки выделяют *лептин*, снижающий накопление жиров и подавляющий ощущение голода. Сердце выделяет *натрийуретический пептид* (атриопептин), снижающий кровяное давление за счёт снижения реабсорбции натрия в нефронах.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА — основная регуляторная система организма. В отличие от эндокринной, осуществляющей эффекты удалённо на широкий спектр тканей, нервная система действует контактно на конкретную мишень, что позволяет осуществлять более точную регуляцию, но требует для этого большего числа структур.

Функции нервной системы — восприятие внешней и внутренней информации, её обработка и создание адекватной ответной реакции организма. Они осуществляются за счёт **раздражимости** (способности изменять характеристики метаболизма в ответ на определённую силу раздражителя) и **возбудимости** (способности генерировать специфическую ответную реакцию — потенциал действия — в ответ на раздражение определённой силы) нейронов.

Всю нервную систему можно разделить на периферическую и центральную (ЦНС, центральная нервная система). **Периферическая нервная система** обеспечивает восприятие информации о состоянии организма и внешней среды, её передачу к центральным органам, а также формирование реакции организма. Основные единицы строения этой системы — нерв и рецептор.





Нерв — это волокно, сформированное аксонами периферических нейронов. Аксоны в нерве покрыты миелиновой оболочкой и соединительнотканной оболочкой, что обеспечивает высокую скорость передачи сигнала по ним и изоляцию отдельных аксонов. По нервам информация, закодированная в виде последовательности потенциалов действия, перемещается от рецепторов к ЦНС и от ЦНС к органам-мишеням. **Рецептор** — это дендрит чувствительного нейрона, осуществляющий восприятие сигнала определённой модальности (характеристики среды) (не путать с белками-рецепторами!). Многие специализированные рецепторы имеют сложно устроенные структуры, обеспечивающие восприятие ими состояния внешней среды, что позволяет выделить их в отдельную **сенсорную систему** органов. У человека к ним относятся следующие органы:

- **Зрительный рецептор.** Состоит из видоизменённых светочувствительных нейронов, формирующих сетчатку, и глазного яблока, являющегося оптическим аппаратом.
- **Слуховой рецептор.** Состоит из собирающего звуковые волны внешнего уха, трансформирующего сигналы среднего уха, и волосковых клеток, воспринимающих колебания жидкости внутреннего уха.
- **Вкусовой рецептор.** Состоит из вкусовых сосочков — чувствительных клеток, погружённых в тело языка и реагирующих на разные химические характеристики пищи.
- **Обонятельный рецептор.** Состоит из слизистого эпителия, в который встроены дендриты нейронов, несущие реснички, покрытые чувствительными к различным химическим веществам белками.
- **Вестибулярный рецептор.** Состоит из волосковых клеток, воспринимающих движение мембраны в мешочках вестибулярного аппарата (показывает положение тела в пространстве и его линейное перемещение) и жидкости в его канальцах (показывает поворот и угловое ускорение).
- **Рецепторы температуры, прикосновения, давления, проприорецепторы.** Дендриты чувствительных нейронов покрыты различными соединительнотканными капсулами и чувствительными белками, обеспечивающими восприятие соответствующей модальности сигнала.

Рецепторы внутренней среды находятся в сосудах и протоках органов, и обеспечивают восприятие изменения рН, растяжения стенок, концентраций определённых веществ.

NB

У животных имеются и другие типы рецепторов: боковая линия у рыб (рецептор колебаний среды), теплочувствительные ямки змей (рецептор температурного зрения), антенны членистоногих (тактильный и обонятельный рецептор), вибриссы млекопитающих (тактильный рецептор).

Основным механизмом деятельности периферической нервной системы является **рефлекс** (от лат. *reflexus* — отражённый). Это автоматический специфический ответ на определённый тип раздражителя. Рецептор возбуждается в ответ на раздражение, сигнал по идущему от него аксону (**афферентному нерву**) достигает ЦНС, где передаётся на идущий к органу-мишени аксон (**эфферентный нерв**), который обеспечивает реакцию на стимул-раздражитель.

Совокупность участвующих в осуществлении рефлекса структур называют **рефлекторной дугой**, сложность которой зависит от сложности центрального компонента рефлекса (рис. 102).

В зависимости от органа-мишени периферическую нервную систему делят на *соматическую* (мишень — скелетная мускулатура) и *вегетативную* (мишени — внутренние органы). В свою очередь, вегетативную нервную систему делят на *симпатическую* (оказывает адреналиноподобные эффекты, активируется для противодействия стрессу) и *парасимпатическую* (оказывает противоположные симпатической эффекты). Системы различаются по строению эффекторного звена рефлекса (число нейронов, положение нервных узлов, используемые нейромедиаторы).

Центральная нервная система обеспечивает обработку информации с рецепторов и регуляцию ответа на неё. В простейшем случае она представлена отдельными **нервными узлами (ганглиями)**, в которых различные афферентные нервы могут взаимодействовать друг с другом; подобная структура наблюдается у кишечнорастворимых. С усложнением организма количество нервных узлов увеличивается, и они начинают сливаться. Параллельно в ганглиях образуются специализированные нейроны, не выходящие за пределы узла и только обеспечивающие изменение возбуждения периферических нейронов — *модуляцию* информации. При усложнении сенсорных систем каждый ганглий начинает обрабатывать только часть информации — происходит специализация нервных узлов. Такая система из частично слитых специализированных ганглиев наблюдается у червей, иглокожих, моллюсков и членистоногих. У хордовых почка спинных ганглиев сливается, образуя *спинной мозг*, а окологлоточные и сенсорные ганглии совместно формируют *головной мозг*.

И головной, и спинной мозг имеют общие особенности строения. Они окружены соединительнотканной оболочкой, и с помощью отростков астроцитов глии изолированы от кровеносной системы, что препятствует свободному попаданию веществ и клеток из крови в ткань мозга (*гематоэнцефалический барьер*). Роль обменной жидкости в мозге выполняет *ликвор*, заполняющий

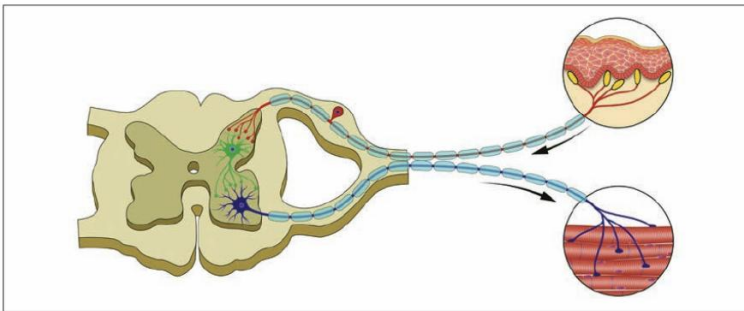


Рис. 102. Схема рефлекторной дуги. Красным цветом обозначен чувствительный нейрон, зелёным — вставочный нейрон, синим — двигательный нейрон

пространство между оболочками мозга и систему внутренних полостей мозга — *желудочков*. Анатомически в мозге выделяются белое и серое вещество: белое составляют миелинизированные аксоны, а серое — тела нейронов и глия.

Спинальный мозг находится внутри позвоночного канала и служит основным регулятором рефлексов тела. Внутренняя его часть представлена телами нейронов, а наружная — нервными путями, идущими в головной мозг или от него. Исходящие из спинного мозга эффекторные нервы (спинномозговые, 31 пара) обеспечивают моторную функцию всех скелетных мышц. Кроме того, в спинной мозг собирается информация о всей чувствительности поверхности тела, информация с проприорецепторов и внутренних рецепторов боли и температуры, передающаяся затем в головной мозг. За счёт этого спинной мозг является необходимым звеном всех соматических рефлексов и способен обеспечивать базовую координацию движений тела без задействования вышестоящих отделов ЦНС: отдергивание конечности, взаимное торможение мышц сгибателей и разгибателей конечностей, поочерёдное сгибание конечностей при движении.

Головной мозг находится внутри защитной костной структуры — черепной коробки. Он состоит из **ствола мозга**, отвечающего в основном за поддержание гомеостаза и регуляцию базовых типов поведения, и **переднего мозга**, обеспечивающего обработку и анализ сенсорной информации (рис. 103). Основные элементы ствола мозга — **ядра** — представляют собой группы близко расположенных нейронов, обрабатывающих один и тот же процесс.

Первый орган ствола мозга — расположенный у основания черепа *продолговатый мозг* (рис. 104). Он служит центром поддержания жизненно важных автоматизированных процессов и отвечает за рефлекторную регуляцию дыхания, сердцебиения, артериального давления, глотания, рвоты и кашля, а также участвует в координации информации о движении тела. Следующий отдел ствола — *мост* (иногда его называют варолиевым мостом), отвечающий за принятие слуховой, вкусовой и вестибулярной информации, а также за поддержание функционирования внутренних органов (регулирует слюноотделение, перистальтику, глубину дыхания, мочеиспускание). Кроме того, голубое ядро и рети-

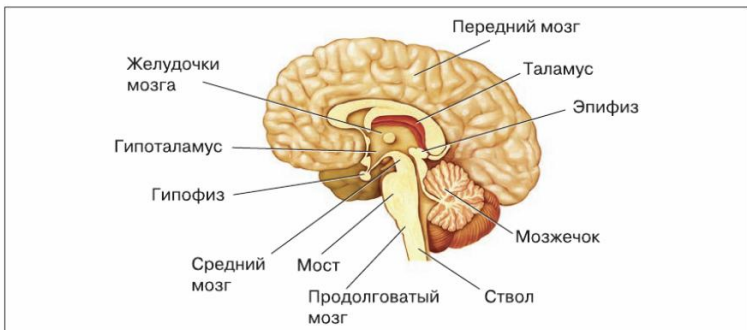


Рис. 103. Головной мозг человека (продольный разрез)

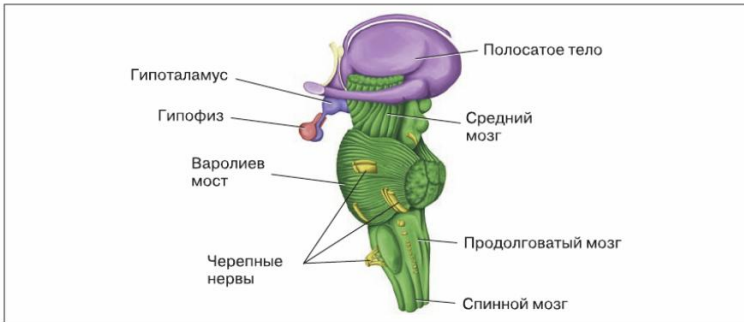
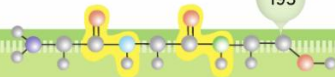


Рис. 104. Ствол мозга и базальные ганглии

кулярная формация моста участвуют в регуляции режима сна — бодрствования. С задней частью моста связан **мозжечок** — полусферический орган, почти целиком состоящий из серого вещества. **Мозжечок** координирует поступающую от переднего мозга программу моторных действий с информацией от вестибулярного аппарата и проприорецепторов, регулирует рефлексы поддержания позы, а также обеспечивает запоминание последовательности точных движений — моторную память.

Выше моста расположен *средний мозг*, обеспечивающий поддержание позы тела, тонус мышц, движение глаз, координирование восприятия слуха и зрения, поддержание бодрствования. У рыб и амфибий в среднем мозге осуществляется конечная обработка зрительной и слуховой информации. За средним мозгом следует *промежуточный мозг*, включающий таламус, гипоталамус, гипофиз и эпифиз. *Таламус* обеспечивает сбор всей сенсорной информации (кроме обонятельной) перед передачей её в передний мозг, а также обеспечивает базовые сенсорные рефлексы (например, поворот глаз или головы в сторону нового объекта), участвует в поддержании суточного цикла поведения. *Гипоталамус* контролирует эндокринную систему, а также обеспечивает базовые пищевое, защитное и половое поведение. У организмов без переднего мозга другие типы поведения также формируются на базе таламуса и гипоталамуса.

Передний мозг обеспечивает обработку сенсорной информации (восприятие), её обработку (мышление) и хранение (память), в совокупности формирующую поведение и сознание — **высшую нервную деятельность**. Он возник у рыб в качестве запоминающего центра обонятельной луковицы мозга. У амфибий появились структуры, способные не только хранить, но и обрабатывать информацию. У рептилий возникли специализированные зоны для обработки сенсорной информации определённой модальности. У птиц в переднем мозге выделились неспецифические зоны, способные обрабатывать информацию разных модальностей в комплексе. Наибольшего развития передний мозг достиг у млекопитающих, у которых появилась **мозговая кора**: покровный слой серого вещества из шести рядов нейронов, разделённый на элементарные блоки обработки информации — колонки. Кора собрана в складки для увеличе-



ния обрабатывающей поверхности и разделена на два полушария, отвечающие за обработку информации с разных половин тела. Информация со всех рецепторов, кроме зрительных и обонятельных, передаётся по нервам, перекрещивающимся на уровне ствола мозга, поэтому каждое полушарие получает сигналы от сенсорных частей противоположной половины организма.

Кора разделена на зоны первичной обработки сенсорной информации (*первичная сенсорная кора*), прилегающие к ним зоны дальнейшего анализа сенсорных данных (*вторичная сенсорная кора*), и зоны обработки информации разных модальностей в комплексе (*ассоциативная кора*).

Под корой находятся структуры более древнего происхождения, формирующие базовые механизмы высшей нервной деятельности. *Базальные ганглии* (полосатое тело, бледный шар, прилежащее ядро) лежат по бокам от таламуса и отвечают за формирование программы моторных действий и поведения на основании системы вознаграждения, участвуют в обучении. Вместе с рядом расположенными *миндалинами* мозга базальные ганглии участвуют в формировании эмоций. Располагающийся ниже *гиппокамп* служит путём проведения информации от таламуса к коре, формирует память и эмоции.

Основным механизмом работы центральной нервной системы служит **условный рефлекс**: при воздействии на нервную систему одновременно значимого и незначимого стимулов незначимый стимул начинает вызывать такой же ответ, что и значимый. Отвечает за это механизм долговременной памяти — изменение структуры синапса между нейронами при его частой активации. Через модифицированный синапс возбуждение нейрона происходит быстрее, что позволяет информации быстрее пройти обработку. Сложные последовательности условных рефлексов складываются в особенности мышления, поведения и эмоций организма.

Кроме вышеперечисленных систем в организме представлены и другие, с более узкими функциями. *Иммунная система* обеспечивает защиту организма от патогенных микроорганизмов и ошибочно функционирующих клеток тканей. *Репродуктивная система* производит гаметы и обеспечивает возможность их слияния при половом акте. *Теплогенерирующая система* представлена бурой жировой тканью. Для обеспечения развития детёныша предназначены специализированные структуры: скорлупообразующие железы рептилий и птиц, плацента и молочные железы млекопитающих.

Вопросы и упражнения

1. Почему эндокринные железы пищеварительного тракта не регулируются гипоталамо-гипофизарной осью?
2. Предположите эволюционный смысл противоположного действия половых гормонов на линейный рост организма.
3. В чём эволюционный смысл разделения вегетативной нервной системы на симпатическую и парасимпатическую?
4. Предположите, какие нарушения регуляции могут приводить к образованию почечных и жёлчных камней.
5. Попробуйте изобразить систему регуляции пищеварения, выделения или кровообращения в виде алгоритмической схемы.

- Интеграция клеток • Клеточные контакты • Плазмодесмы • Эндокринная и нервная регуляция • Фитогормоны • Медиаторы

ИНТЕГРАЦИЯ КЛЕТОК МНОГОКЛЕТОЧНОГО ОРГАНИЗМА. Специализируясь на выполнении определённых функций, клетки многоклеточного организма выполняют их более эффективно, но при этом они становятся более зависимыми от результатов работы других клеток. Клетки кишечника обеспечивают организм строительными материалами, но сами нуждаются в кислороде, который им поставляют эритроциты; клетки органов чувств получают информацию о состоянии внешней среды, а нервная система эту информацию перерабатывает и даёт сигналы, каким образом организм должен реагировать, и т. д. Таким образом, все клетки организма оказываются взаимозависимыми.

У млекопитающих разделение клеточных функций привело, например, к тому, что клетки, использующие глюкозу (мышечные, клетки печени и многие другие), не умеют сами определять, когда она появляется в крови. А ведь этим клеткам необходимо быстро транспортировать глюкозу через плазматическую мембрану. Как клетки решают эту задачу? И главное, как они делают это быстро, пока концентрация глюкозы в крови высокая? Оказывается, скорость клеточного ответа обеспечивается предварительным запасом необходимых для поглощения и расщепления глюкозы белков и клетки только ждут сигнала для их использования. Определить наличие глюкозы в крови умеют клетки поджелудочной железы, синтезирующие инсулин. Они заранее создают запас гормона в секреторных пузырьках и располагают их рядом с клеточной поверхностью (рис. 105). Присоединение глюкозы к рецепторам этих клеток запускает процесс экзоцитоза. Инсулин выходит в кровяное русло и разносится по всему организму. Рецепторы инсулина в клетках печени, мышечных и др., т. е. в клетках-мишенях, присоединяют инсулин и запускают реакцию слияния с плазматической мембраной также заранее

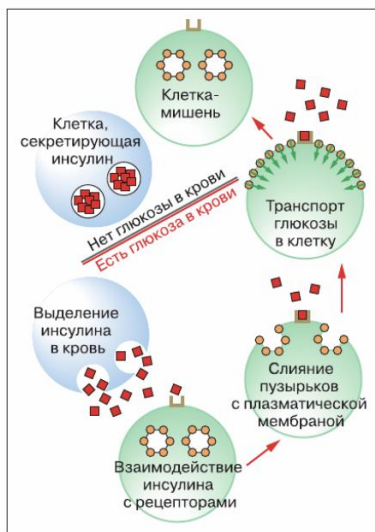


Рис. 105. Схема клеточных ответов на повышение содержания глюкозы в крови

заготовленных пузырьков. В мембране этих пузырьков находятся многочисленные белки — переносчики глюкозы. Как только они оказываются в плазматической мембране, начинается перекачивание глюкозы в клетку. Это происходит до тех пор, пока в крови есть инсулин, а он поступает в кровь, пока не исчерпана вся глюкоза. Как только глюкоза будет перекачана в клетки, из крови исчезнет инсулин, из плазматической мембраны клеток-мишеней отделается и уйдут в цитозоль пузырьки с переносчиками и клетки будут ждать следующего появления инсулина.

Для того чтобы все клетки организма работали как единое целое, необходима чёткая согласованность их деятельности. Другими словами, дифференциация клеток требует их **интеграции** (от лат. *integratio* — восполнение).

КЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ. Координация работы различных клеток внутри организма достигается сложной системой их взаимоотношений. Соседние клетки взаимодействуют друг с другом с помощью особых участков плазматических мембран. Эти участки называют **клеточными контактами**.

Существуют клеточные контакты двух типов. Первый тип — *щелевые контакты* — представляют собой каналы, через которые клетки могут обмениваться с ионами и низкомолекулярными соединениями: аминокислотами, нуклеотидами, витаминами, некоторыми регуляторными веществами, что необходимо для нормального функционирования не только отдельного органа, но и организма в целом. Эти каналы клетки могут закрывать и открывать.

Например, в сердечной мышце через такие каналы мышечные клетки быстро обмениваются сигналом и действуют одновременно: сердечная мышца сокращается. У животных клеток эти каналы образованы пронизывающими (трансмембранными) белками, у растений — мембранами (рис. 106). Именно по таким мембранным каналам (их называют **плазмодесмами**) транспортируется сахара из фотосинтезирующих клеток во все остальные клетки растения.

Второй тип клеточных контактов, среди которых так называемые *десмосомы*, обнаружен у животных (см. рис. 29). Это также участки соединения трансмембранных белков соседних клеток, но эти белки не образуют каналов. Они располагаются плотно друг к другу, формируя площадку, к которой со стороны цитоплазмы каждой клетки присоединяются промежуточные филаменты. Наличие таких контактов обеспечивает прочность и одновременно гибкость тканей животных.

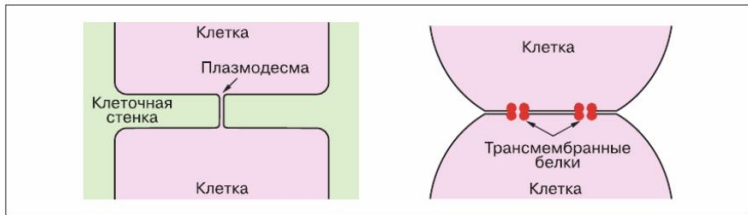


Рис. 106. Схема клеточных контактов, по которым идёт обмен низкомолекулярными соединениями: у растений (плазмодесмы, *слева*) и у животных (щелевые контакты, *справа*)

Подобные контакты, в которых вместо концов промежуточных филаментов с трансмембранными белками взаимодействуют латерально расположенные пучки актиновых филаментов, могут отвечать за согласованное движение клеток, например, перистальтику кишечника или перемещение клеток эктодермы при образовании нервной трубки у зародышей.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КЛЕТОК С ПОМОЩЬЮ ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ. Кроме непосредственных контактов, существуют межклеточные взаимодействия, осуществляемые на расстоянии с помощью специальных химических веществ. Молекулы одних таких регуляторных веществ очень быстро разрушаются, поэтому воздействуют только на близко расположенные клетки. Так обычно действуют *простагландины* (см. § 6). Они постоянно синтезируются, и клетки с их помощью как бы сообщают соседям о своём существовании. При нарушении клеточных процессов синтез простагландинов увеличивается, они диффундируют на большее расстояние, вызывая реакцию многих клеток. Так развивается воспалительный процесс, активируется сокращение гладкой мускулатуры. На подавлении синтеза простагландинов основано действие целого класса обезболивающих и жаропонижающих лекарств, в частности такого распространённого, как парацетамол.

Есть другие вещества, которые по кровеносному руслу способны достигать самых отдалённых клеток, влияя на их функции. К ним относятся *гормоны* — продукты желез внутренней секреции. У человека и других млекопитающих их известно несколько десятков. Они обеспечивают *эндокринную регуляцию* всех этапов жизнедеятельности организма (рис. 107, *слева*). На тот или иной гормон реагируют клетки-мишени, в которых имеются соответствующие рецепторы,

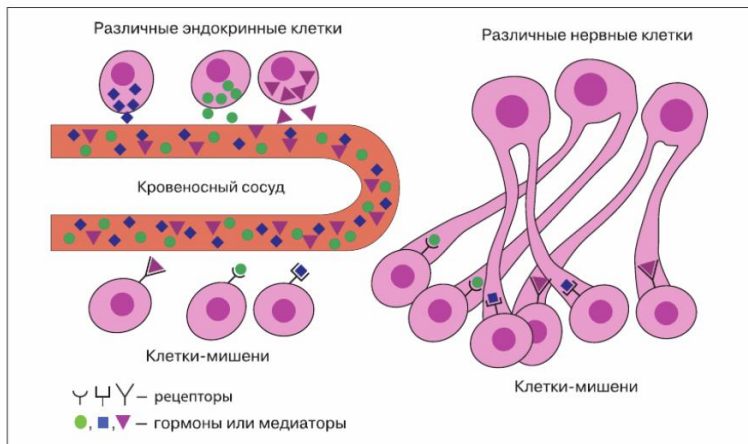
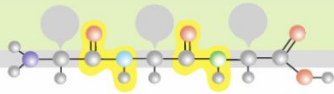


Рис. 107. Сравнение способа передачи сигнала при эндокринной (*слева*) и нервной регуляции (*справа*)



способные связаться с молекулой гормона. Взаимодействие гормона с рецептором служит сигналом для начала синтеза новых или активации уже существующих белковых молекул (см. § 17).

Синтез самих гормонов регулируется сигналами о состоянии организма, поступающими от всех рецепторных клеток в промежуточный мозг и далее в гипофиз — центральную железу внутренней секреции.

Некоторые гормоны имеют пептидную природу (инсулин), другие являются жироподобными веществами (стероидные гормоны), третьи — производными аминокислот (адреналин).

Гормоны известны не только у позвоночных, но и у высокоразвитых беспозвоночных животных: моллюсков, ракообразных, насекомых. У насекомых гормоны регулируют такие важные этапы жизни организма, как рост, линька, метаморфоз и половое размножение.

РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ. Координация роста и развития тканей и органов растений осуществляется двумя генетически запрограммированными механизмами. Вы знаете, что для включения (или выключения) процессов транскрипции необходимы как внутренние, так и внешние сигналы. Внешние сигналы — это те, которые включают экспрессию генов, необходимых для функционирования растения в создавшихся условиях: температуры, длины светового дня и т. д. Внешние сигналы осуществляют временную координацию развития. Внутренними сигналами, осуществляющими пространственную координацию развития, служат **фитогормоны** (от греч. *phyton* — растение).

Ещё в прошлом веке были открыты пять классов фитогормонов: *ауксины*, *гиббереллины*, *цитокинины*, *абсцизовая кислота* и *этилен*. Позднее к ним добавились другие классы и продолжают добавляться новые. Ауксины — это производные аминокислот, цитокинины — нуклеотиды, гиббереллины и абсцизовая кислота — полиизопрены, этилен — непредельный углеводород.

Фитогормоны вырабатываются в интенсивно растущих тканях: кончиках корней, верхушках стеблей, молодых листьях, а затем током жидкости переносятся к другим частям растения, стимулируя их деление, рост и развитие.

От гормонов животных фитогормоны отличаются тем, что они действуют сразу на несколько органов и тканей, вызывая у них различные ответы. Может быть, поэтому их предпочитают называть *регуляторами роста*, или *ростовыми факторами*. Другая их особенность заключается в том, что они могут работать совместно в одной ткани, стимулируя либо ингибируя один другого. Один и тот же гормон в разных концентрациях может вызывать противоположные ответы. На один и тот же гормон растения разных видов также могут отреагировать противоположным образом.

Фитогормоны интенсивно изучались и продолжают изучаться. В исследованиях механизмов развития растений (в частности, мутаций генов, нарушающих нормальный ход развития) с использованием молекулярно-генетических методов были обнаружены мутации, которые никак не были связаны с фитогормонами. Эти данные указывают на то, что у семенных растений существуют *генетические программы развития*. Их реализация — это последовательная цепь молекулярных процессов, где каждый последующий служит причиной следующего. В этой программе фитогормонам могут достаться роли вторичных мессенджеров, доставляющих информацию от клетки к рецептору, получившим внешний

сигнал (например, повышение температуры), до клеток, реализующих ответ организма.

НЕРВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ЖИВОТНЫХ. У животных, кроме эндокринной, существует *нервная регуляция*. Нервные клетки образуют в организме сеть, соединяющую клетки, которые должны действовать согласованно. Они обеспечивают очень быструю передачу сигнала конкретным клеткам, для которых он предназначен. По длинным отросткам нервных клеток сигнал передаётся в виде электрического импульса, а межклеточная передача осуществляется через специальные клеточные контакты (синапсы) химическим путём с помощью **медиаторов** (от лат. *mediator* — посредник), вырабатываемых нервными и рецепторными клетками (слуховыми, зрительными, вестибулярными и т. д.) (рис. 107, *справа*). Медиаторы, которые участвуют в передаче сигналов между нервными клетками, а также между нервными и мышечными клетками, называют *нейромедиаторами*.

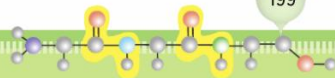
Среди нейромедиаторов в головном мозге имеются вещества, которые называют *эндорфинами*. По своему действию они напоминают вещества, похожие на опиум и морфий. Их найдено около двух десятков. Они выполняют множество различных функций, в частности, уменьшают чувство голода и снижают болевые ощущения. С действием эндорфинов связывают и возникновение чувства удовольствия; при этом они не вызывают интеллектуальной заторможенности.

Наркотики опиоидного ряда взаимодействуют с рецепторами эндорфинов в нервных синапсах и имитируют их действие, прежде всего снижая болевой синдром (не случайно их используют при хирургических операциях), одновременно вызывая чувство эйфории. При регулярном поступлении наркотика организм снижает выработку медиаторов, уменьшается количество синапсов, что постепенно приводит к нарушениям очень многих регуляторных систем организма, повреждаются иммунная система, печень, лёгкие, сердце. Если поступление наркотика прекращается, человек испытывает мучительную боль, депрессию (наступает так называемая ломка). Это во многом связано с прекращением выработки организмом собственных эндорфинов. Опасно даже разовое использование этих наркотиков, так как их вводят внутривенно, при этом велик риск заражения такими заболеваниями, как СПИД, гепатит В, сифилис. Итогом являются снижение сопротивляемости самым «безбидным» вирусам и гнойным инфекциям, развитие дистрофических изменений головного мозга и заболевания костной и зубной ткани.

NB

Нервная система в основном обеспечивает быструю, но кратковременную реакцию организма в ответ на изменение внешних условий, в то время как эндокринная система регулирует метаболические процессы, лежащие в основе развития и размножения организмов.

Многие процессы в организме животных регулируются совместной деятельностью нервной системы и системы желез внутренней секреции.



Вопросы и упражнения

1. Как вы думаете, какая система — нервная или желез внутренней секреции — возникла в эволюции раньше?
2. Заболевание сахарный диабет у человека развивается, если организм не может усваивать глюкозу. Как вы думаете, почему введение инсулина иногда помогает больным, а иногда нет?
3. В чём особенности нервной регуляции по сравнению с эндокринной?
4. Сравните ответ организма на появление сахара у прокариот (см. § 17) и эукариот.

§ 30

Контроль индивидуальности многоклеточного организма

- Иммуитет • Имунная система • Антигены • Антитела • Лимфоциты:
Т- и В-клетки • Клетки памяти • Иммунизация • Аутоиммунные реакции
- Аллергия

Все живые организмы обладают способностью защищать себя от проникновения чужеродных агентов: различных паразитов (вирусов, бактерий, грибов, простейших), а также макромолекул, отличающихся по своему составу от аналогичных молекул данного организма, которые могут нарушать согласованную работу клеток.

Иммуитет (от лат. *immunitas* — освобождение, избавление) — это действия организма, направленные на сохранение своей целостности и индивидуальности. Частное проявление иммуитета — невосприимчивость к инфекционным заболеваниям. Иммуитет иногда подразделяют на **гуморальный**, в котором участвуют белковые молекулы (в том числе антитела, см. § 4), присутствующие в плазме крови и других жидкостях организма, и **клеточный**, при развитии которого антитела не образуются, а главными «действующими лицами» являются различные клетки. Сейчас мы знаем, что многие гуморальные и клеточные факторы работают совместно.

Также выделяют врождённый и приобретённый иммуитет.

ВРОЖДЁННЫЙ ИММУИТЕТ. Этот вид иммуитета ещё называют *видовой*. Им обладают все многоклеточные организмы. Врождённый иммуитет могут обеспечивать генетические особенности организма. Дело в том, что инфекционные агенты способны проникнуть в неповреждённые животные клетки, только если на плазматической мембране таких клеток имеются рецепторы, с которыми могут контактировать поверхностные молекулы бактерии или вируса. Если такого рецептора нет, то заражения не произойдёт. Вот почему мыши не болеют СПИДом, а лягушки — столбняком.

Защитой организму также служат непроницаемые покровы и специальные выделения, например выделения слюнных и потовых желез у млекопитающих. В этих выделениях содержатся бактерицидные вещества, прежде всего молочная кислота. Бактерицидными свойствами обладают слёзы, слюна, слизи.

Врождённый гуморальный иммунитет обеспечивается наличием во многих жидкостях организма, в том числе и плазме крови, фермента лизоцима, который растворяет клеточную стенку бактерий и таким образом убивает их. В плазме крови находятся также интерфероны, подавляющие трансляцию вирусной мРНК и, следовательно, размножение вирусов. В плазме крови находятся белки, которые при появлении микроорганизмов связываются с углеводами на их поверхности и затем формируют канал в их мембране, через который в клетку микроорганизма поступают вода и ионы Na^+ , что ведет к её гибели. Кроме того, у животных существуют специальные клетки, например *фагоциты*, способные захватывать и разрушать попавшие внутрь микроорганизмы.

Важным процессом в развитии врождённого иммунитета у животных является *воспаление*. Оно начинается после усиления кровотока и увеличения проницаемости стенок кровеносных сосудов в месте проникновения патогенов. Затем к месту воспаления перемещаются фагоцитирующие клетки, которые уничтожают микроорганизмы. Только после этого начинается восстановление повреждённого участка ткани.

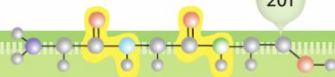
Как система врождённого иммунитета узнаёт, какие клетки и вещества «чужие», а какие «свои»? Оказалось, что для опознавания микроорганизмов и вирусов существуют специальные рецепторы. Они взаимодействуют с некоторыми типичными молекулами в составе микроорганизмов и вирусов. Это белки, полисахариды клеточной стенки бактерий и грибов, одно- и двухцепочечные РНК вирусов и др. Узнаются также участки повреждения тканей и клеток по появлению гидрофобных участков белков, которые в норме спрятаны от водного окружения либо внутри липидного слоя мембран, либо в результате сворачивания белка.

У беспозвоночных врождённый иммунитет связан со структурами и молекулами, находящимися в гемолимфе, и также основан на распознавании и последующем фагоцитозе «чужих» агентов.

Растения также обладают врождённым иммунитетом. Кутикула и клеточные стенки мешают проникновению патогенов в межклеточное пространство и внутрь клеток, если только они не повреждены. Устойчивость к проникновению патогенов у многих растений определяется наличием токсичных для патогенов химических соединений, например *фитонцидов*. Патогены и сами могут избегать виды растений, у которых отсутствуют вещества, необходимые для роста и развития инфицирующего агента.

У растений есть ещё один механизм защиты от патогенов. Он основан на том, что растительные клетки узнают, что они инфицированы и включают работу белков, вызывающих клеточную гибель (см. § 33). Другими словами, инфицированная клетка погибает вместе с патогеном, не давая ему распространиться по соседним клеткам.

ПРИБРЕТЁННЫЙ ИММУНИТЕТ. Считается, что этот вид иммунитета появился у челюстноротых позвоночных около 500 млн лет назад. Система приобретённого иммунитета возникла на базе врождённого и использует некоторые из его компонентов, но обладает более эффективными способами распознавания чужеродных молекул и клеток, т. е. обеспечивает большую специфичность иммунного ответа, его адаптивность (от лат. *adapto* — приспосабливаю), отсюда второе название приобретённого иммунитета — *адаптивный иммунитет*.



Врождённый и приобретённый иммунитет работают совместно, причём система врождённого иммунитета быстрее (иногда через несколько минут) вступает в борьбу с патогенами, затем она подаёт сигналы системе приобретённого иммунитета, для начала работы которой иногда требуется несколько суток.

ИММУННАЯ СИСТЕМА. У позвоночных животных важную функцию защиты организма взяла на себя **иммунная система**: селезёнка, красный костный мозг, вилочковая железа (тимус), фабрициева сумка (у птиц), лимфатические узлы и лимфоидная ткань в пищеварительной и дыхательной системах. Это те органы, где возникают, созревают и накапливаются самые главные клетки иммунной системы — **лимфоциты**, являющиеся разновидностью лейкоцитов (белых кровяных клеток). Вместе с другими лейкоцитами и эритроцитами лимфоциты входят в состав крови. В плазме крови находятся многочисленные белки, также участвующие в создании иммунитета.

Задача иммунной системы — узнавать и уничтожать чужеродные для организма макромолекулы. Вы знаете, что каждый организм отличается от любого другого организма (даже того же самого вида) сочетанием макромолекул, присущих только ему. Таким образом, иммунная система контролирует индивидуальность организма.

Из истории науки

Клеточная теория иммунитета и открытие роли фагоцитоза в борьбе с инфекцией принадлежат русскому биологу Илье Ильичу Мечникову (1845—1916), а теория образования свободных антител предложена немецким иммунологом Паулем Эрлихом (1854—1915). Оба они в 1908 г. получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине «за признание их трудов по иммунитету». Дальнейшее развитие иммунологии привело к формированию *клонально-селекционной теории* образования антител (от лат. *selectio* — выбор). Её создание связывают с именем австралийского иммунолога, нобелевского лауреата Фрэнка Макфарлейна Бёрнета (1899—1985).

Существует бесчисленное разнообразие патогенов (микроорганизмов и вирусов). Они быстро размножаются, изменяются и часто находят способы обмануть систему иммунной защиты организма. Некоторые из них выделяют токсины, которые не замечаются системой врождённого иммунитета, но смертельно опасны для организма (например, токсины возбудителей ботулизма, столбняка и пр.). Другие патогены нападают на клетки иммунной системы и уничтожают их. Так поступает золотистый стафилококк, убивающий фагоцитирующие клетки — макрофаги. А бактерии туберкулёза приспособились жить внутри макрофагов.

NB

В основе приобретённого иммунитета лежит способность клеток иммунной системы распознавать антигены — вещества чужеродного происхождения — и удалять эти антигены или несущие их клетки.

Чужеродные вещества — **антигены** (от греч. *anti* — против и *genes* — рождающий) — это полимеры с молекулярной массой более 10 000: полипептиды, гликопротеиды, гликолипиды, а также нуклеиновые кислоты, отличающиеся по

своей структуре от собственных макромолекул организма. Иногда бывает достаточно отличия одной аминокислоты в полипептиде или одного моносахарида в полисахариде, чтобы вещество было опознано как «чужое».

Способностью узнавать антигены обладают лимфоциты. У млекопитающих и птиц есть два типа лимфоцитов: *T*- и *B*-клетки, названные так потому, что, образовавшись в костном мозге, они окончательно созревают либо в вилочковой железе — тимусе (отсюда ***T*-лимфоциты**), либо в костном мозге у млекопитающих или в фабрициевой сумке у птиц (от лат. *bursa Fabricii*, отсюда ***B*-лимфоциты**).

Существуют *T*-лимфоциты трёх типов, два из которых имеют в плазматической мембране рецепторы для опознавания антигенов. Подобные рецепторы есть и в мембране *B*-лимфоцитов. Кроме того, в плазме крови находятся свободные иммуноглобулины, или **антитела** — глобулярные белки, способные соединяться с антигенами. Антитела синтезируются *B*-лимфоцитами.

Каждый лимфоцит несёт на своей поверхности рецепторы одного сорта. Разнообразие рецепторов огромно, и для каждого антигена всегда находятся рецепторы, которые взаимодействуют с ним как ключ с замком (рис. 108) (см. § 58).

Связывание антигена с рецептором *B*-лимфоцита приводит к развитию **гуморального иммунитета**. *B*-лимфоцит получает сигнал к размножению, и образуется много генетически идентичных клеток — **клон**; затем эти клетки начинают активно синтезировать антитела (см. рис. 108). Таким образом, рецептор *B*-лимфоцита служит как бы образцом антитела, который может синтезировать данный клон клеток. При встрече с антигенами антитела соединяются с ними и «вызывают огонь на себя», привлекая фагоциты, которые поглощают и разрушают комплекс антиген — антитело.

T-лимфоциты обычно не способны непосредственно взаимодей-

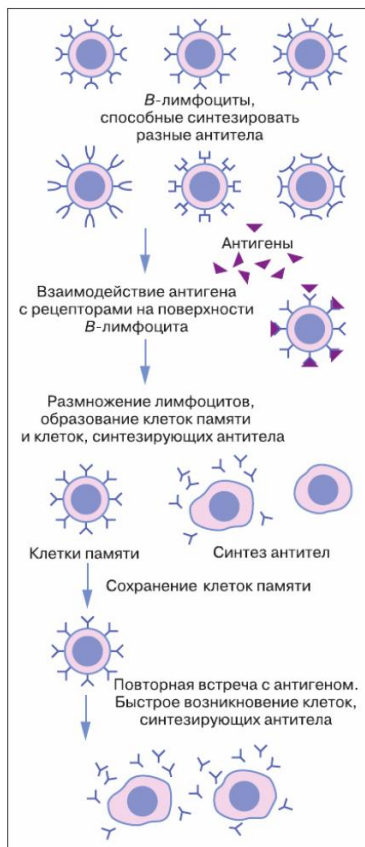
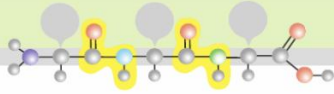


Рис. 108. Схема развития гуморального иммунитета



вать с антигеном. Им помогают в этом другие клетки иммунной системы — макрофаги, дендритные клетки и некоторые другие. В этих клетках происходит необычный процесс. Они поглощают антиген путём эндоцитоза, разрезают его на короткие (15—20 аминокислотных остатков) пептиды и пришивают их к специальному белку, который затем отправляется в плазматическую мембрану и оканчивается на её внешней поверхности. Этот белок узнают *T*-лимфоциты. Соединение *T*-лимфоцита с белком происходит так, что он «вынужден» одновременно присоединить свой рецептор к пептиду, являющемуся частью молекулы антигена. Если связь получилась крепкой, т. е. если они подходят друг к другу как ключ к замку, то *T*-лимфоцит активируется, отсоединяется от клетки и «отправляется искать» клетку с данным антигеном. Присоединившись к ней, лимфоцит через некоторое время убивает её, сам оставаясь неповреждённым. Так развивается **клеточный иммунитет**.

Система приобретённого иммунитета развивалась на базе иммунитета врождённого, и некоторые клетки и белки задействованы и в том и в другом случае.

Как же лимфоциты отличают антигены от молекул своего организма? Оказывается, в лимфоцитах зародыша синтезируются самые разные иммуноглобулины, в том числе и такие, которые способны взаимодействовать с макромолекулами самого зародыша, т. е. с собственными антигенами. Но лимфоциты зародыша, контактирующие с собственными антигенами, погибают в результате апоптоза.

NB

К моменту рождения организма все лимфоциты, способные вырабатывать рецепторы к собственным макромолекулам, исчезают. Так организм «учит» иммунную систему отличать «своё» от «чужого».

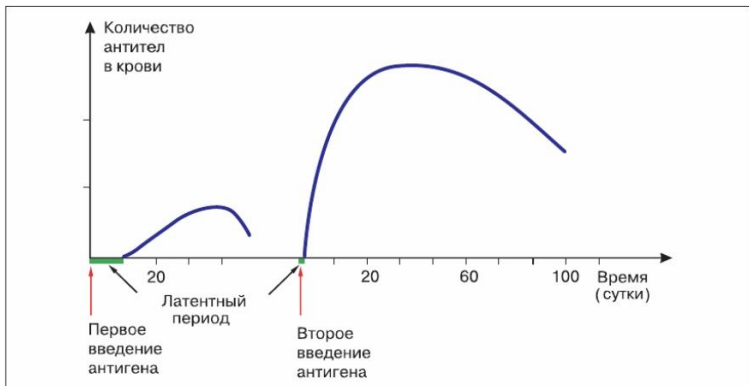


Рис. 109. Динамика накопления антител при первичной и вторичной встрече с антигеном

Иммунитет, развивающийся в ответ на первую встречу с антигеном, называют **первичным иммунитетом**.

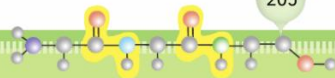
У иммунной системы есть свойство «помнить» те чужеродные макромолекулы, которые уже попадали в организм прежде. В этом важную роль играют **клетки памяти** (см. рис. 108). Это *T*- и *B*-лимфоциты, синтезированные ещё при первой встрече с антигеном и «запомнившие» возбудителя. Они могут жить, циркулируя в крови, много лет. При повторной встрече с антигеном клетки памяти начинают быстро размножаться и продуцировать клетки, синтезирующие антитела, причём антитела образуются быстрее, в большем количестве, они эффективнее связываются с антигеном, поэтому организм быстрее справляется с инфекцией (рис. 109). Вот почему многими болезнями не болеют повторно.

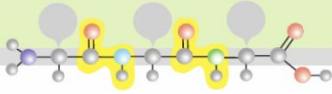
На этом же явлении основана система предохранения от инфекционных заболеваний, которую называют *прививками*, *вакцинацией* или **иммунизацией**. Во время прививки в организм вводят ослабленные или убитые вирусы или бактерии, не способные вызвать заболевание. Однако организм воспринимает макромолекулы на их поверхности как антигены, поэтому включается синтез антител и образуются клетки памяти. При попадании же в организм активных болезнетворных агентов быстро достигается высокая концентрация антител, как и положено при повторном введении антигена. Это **вторичный иммунитет**.

Известно, что прививки, сделанные в детском возрасте против многих заболеваний (оспы, полиомиелита и некоторых других), способствуют выработке иммунитета, который сохраняется до конца жизни. Но есть такие заболевания, иммунитет к которым сохраняется недолго. Например, прививки против гриппа действуют обычно около года. Причина здесь не в плохой работе иммунной системы, а в том, что нуклеиновая кислота вируса очень быстро изменяется — мутирует. В результате макромолекулы на его поверхности становятся другими, и организм вынужден вырабатывать на них другие антитела. Вот почему прежний иммунитет оказывается неэффективным.

Антитела в плазме крови существуют недолго, затем они разрушаются. Если ввести в организм антитела, созданные другим организмом, то на короткий срок возникнет **пассивный иммунитет**. Пассивный иммунитет имеется у новорождённых: материнские антитела попали в их организм через плаценту и в составе молока. **Приобретённый пассивный иммунитет** формируется при введении в организм антител, выделенных из крови других организмов; примеры таких антител — противозёноцефалитный или противостолбнячный иммуноглобулины.

НАРУШЕНИЯ В РАБОТЕ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ. Иногда происходит такой сбой в работе иммунной системы, что она начинает синтезировать антитела к каким-то белкам своего собственного организма. Возникает **аутоиммунная реакция**. Это тяжёлейшее заболевание, часто приводящее к гибели организма. Среди аутоиммунных заболеваний — инсулинозависимый, или «юношеский», диабет, при котором гибнут клетки поджелудочной железы, вырабатывающие инсулин. Наиболее тяжёлые аутоиммунные заболевания — те, которые поражают сразу много органов и тканей. Например, при системной красной волчанке аутоантитела образуются к эритроцитам, лейкоцитам и тромбоцитам крови, к ДНК и гистонам; при рассеянном склерозе *T*-лимфоциты разрушают оболочку нервных волокон; при ревматоидном артрите воспаляются суставы.





Иногда на повторное введение антигена наблюдается чрезмерная реакция. Она может вызывать изменения в отдельных тканях или органах, тогда возникает **аллергия** (от греч. *allos* — иной, *ergon* — действие). Примеры аллергических реакций — крапивница, сенильная лихорадка, аллергический ринит, пищевая или лекарственная аллергия. Но бывает, что реакция затрагивает многие органы, в этом случае говорят об **анафилаксии** (от греч. *ana* — наоборот и *phylaxis* — защита). К анафилаксиям относят анафилактический шок, астматический статус — реакции, которые могут закончиться смертью пациента. Реакция может развиваться очень быстро в ответ на повторное попадание в организм некоторых лекарств, пищевых продуктов, при укусе насекомых.

В некоторых случаях иммунную систему выключают, применяя специальные вещества. Например, человеку для сохранения жизни необходимо сделать пересадку какого-то органа, взятого от другого организма. Если иммунную систему не выключить, то пересаженный орган будет подвергаться иммунной реакции, начнётся его отторжение. Подавление иммунной системы предотвращает отторжение, но одновременно делает организм уязвимым для любой инфекции.

Известны случаи, когда иммунная система выключается сама либо в результате врождённого порока, либо вследствие инфекционного заболевания. Таким заболеванием является **синдром приобретённого иммунодефицита** (СПИД). Вирус, вызывающий это заболевание, поселяется в клетках одного из типов Т-лимфоцитов и со временем разрушает их. Лишённая этих клеток иммунная система не создаёт иммунитета, и организм может погибнуть от самой безобидной инфекции.

Борьба с вирусом СПИДа затруднена тем, что он может долгое время находиться в латентном состоянии (см. § 20), и, кроме того, при созревании вирусных частиц они покрываются оболочкой, заимствованной от плазматической мембраны лимфоцитов. Выработка иммунитета к такому вирусу приводит к тому, что иммунная система начинает атаковать сама себя. Один белок вирусного происхождения всё-таки имеется в его оболочке. Но коварство вируса СПИДа заключается ещё и в том, что ген, кодирующий этот белок, очень быстро меняется и иммунитет, выработанный к нему, «устаревает» раньше, чем начинает работать.

ИММУННАЯ СИСТЕМА И ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫЕ ОПУХОЛИ. Причины возникновения опухолей различны: это и вирусы, и многие химические и физические воздействия, приводящие к изменению дифференцированного состояния клеток. Особенною опухолевых клеток является изменение свойств их поверхности, которое выражается в исчезновении не только рецепторов для приёма сигналов, посылаемых другими клетками, но и специальных структур, связанных с образованием межклеточных контактов. Такие клетки выходят из-под контроля организма, теряют дифференцированное состояние, бесконечно делятся, не реагируя на своих соседей. Отдельные клетки могут обособиться, проникнуть в кровеносный сосуд и перенестись током крови из одной части организма в другую, образовав опухоль на новом месте. Так происходит **метастазирование** (от греч. *meta* — между, через) опухоли.

Есть опухоли, клетки которых приобретают специфические антигены на своей поверхности либо в результате мутаций, вызванных какими-либо химиче-

скими веществами, либо экспрессией генов онкогенных вирусов. Такие клетки могут быть замечены иммунной системой и уничтожены. Если иммунологический контроль ослаблен, эти клетки дают начало злокачественной опухоли. Доказательством служит большая частота возникновения опухолей при развитии СПИДа, у больных аутоиммунными заболеваниями и тех людей, которым трансплантировали органы, т. е. тех, кого лечат лекарствами, подавляющими иммунитет.

На основании подобных данных долгое время считалось, что иммунная система не только защищает организм от проникновения чужеродных веществ, но и осуществляет контроль целостности организма, реагируя на опухолевые клетки, которые стали «чужими» для организма в результате изменений их клеточной поверхности. Ф. М. Бёрнет считал иммунологический надзор за состоянием клеток главной функцией иммунной системы.

Однако злокачественные опухоли могут развиваться и при нормальной работе иммунной системы. Причин здесь много. Прежде всего, опухолевые клетки — это собственные клетки организма, и далеко не всегда они несут особые антигены, которых нет в нормальных клетках. Кроме того, многочисленность опухолевых клеток обеспечивает в них высокую частоту генных мутаций (см. § 47). В результате опухолевые клетки меняются, ускользая от иммунного контроля, при этом они могут не только менять свои взаимоотношения непосредственно с иммунной системой, но и действовать через изменение контроля со стороны нервной и нейроэндокринной систем.

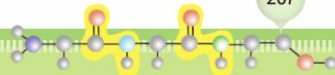
Тем не менее в борьбе с онкологическими заболеваниями наметился прогресс. Прежде всего, появились методы диагностики, позволяющие обнаружить опухоль в самом начале её появления, когда возможно успешно уничтожить её хирургическим или терапевтическим путём. В настоящее время успешно разрабатываются методы иммунотерапии опухолей. На основе знаний о работе иммунной системы разрабатываются и уже успешно используются различные подходы: и адресная доставка токсинов к клеткам опухолей, и создание противоопухолевых вакцин, и введение интерферона, стимулирующего клетки T-лимфоцитов-убийц, и многое другое.

Вопросы и упражнения

1. Как вы думаете, какие процессы происходят в клетках, синтезирующих антитела, в течение латентного периода (см. рис. 109)?
2. Каким образом иммунная система организма отличает свои молекулы от чужих?
3. Сравните систему защиты организма от вирусной инфекции, основанную на выработке антител, с той, которая базируется на действии интерферона.
4. С помощью рисунка 108 опишите происхождение и функции клеток памяти.
5. Проанализируйте текст параграфа и ответьте на вопрос: всегда ли врождённый иммунитет является неспецифическим?

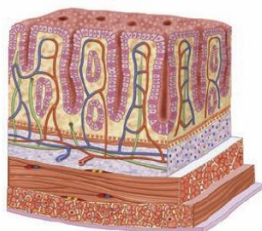
Поиск, анализ и переработка информации

6. Найдите в параграфе два термина, которые в нём не объяснены и ранее в учебнике не объяснялись. Используя дополнительные источники информации, кратко опишите, что означают эти термины.



ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

1. Какие ткани представлены на рисунке и к какому органу они могут относиться?



2. Перечислите все гормоны, участвующие в регуляции гомеостаза после употребления человеком в пищу бутерброда.

3. Взято по 100 случайных клеток соединительной, нервной, мышечной и эпителиальной тканей человека. Расположите эти группы по возрастанию количества молекул ДНК в них.

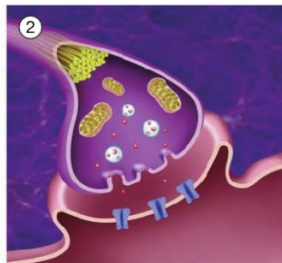
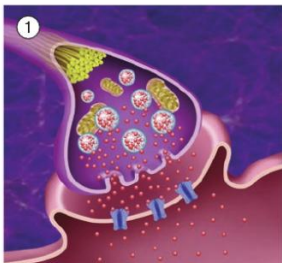
4. Какие функции выполняет гематоэнцефалический барьер?

5. Какие ткани животных и растений выполняют сходные функции, а какие являются уникальными для животных и для растений?

6. Вспомните типы межклеточных контактов и определите, какие из них встречаются в эпителиальных тканях, а какие в мышечных.

7. Болезнь Паркинсона — медленно прогрессирующее хроническое нейродегенеративное неврологическое заболевание. Оно характеризуется разрушением и гибелью нейронов важных подкорковых структур мозга, что ведёт к затормаживанию работы коры головного мозга. Основные симптомы этой болезни — мышечная скованность, тремор, невозможность контролировать положение тела в пространстве.

Один из признаков болезни Паркинсона — нарушение регуляции работы мышц. На рисунке изображены синапсы здорового человека (1) и человека с болезнью Паркинсона (2). Определите, какие изменения происходят в работе синапсов и предложите способы коррекции этих нарушений. Используя доступные источники информации, проверьте свои предположения.



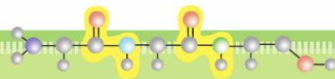
ГЛАВА VI. индивидуальное развитие и размножение организмов

Для того чтобы понять и усвоить материал данной главы, вам нужно вспомнить:

- как устроены гены про- и эукариот;
- как образуется мРНК и какие функции она выполняет;
- где образуются простагландины и в чём заключается их роль в организме;
- в чём состоят защитные функции белков;
- какие вещества служат рецепторами в плазматической мембране.

Изучив эту главу, вы сможете:

- сравнивать особенности разных способов размножения организмов;
- характеризовать основные этапы онтогенеза;
- определять, какой набор хромосом содержится в клетках растений основных отделов на разных этапах жизненного цикла;
- изображать циклы развития организмов в виде схем;
- решать задачи на подсчёт хромосом в клетках многоклеточных организмов в разных фазах митотического цикла;
- готовить и описывать микропрепараты клеток представителей разных царств (бактерий, инфузорий, лука и др.).



§31 Самовоспроизведение клеток. Митоз

- Клеточный и митотический циклы • Интерфаза • Митоз • Фазы митоза: профаза, протетафаза, метафаза, анафаза, телофаза • Кариокинез
- Цитокинез • Хромомеры • Сестринские хроматиды • Полосы деления
- Клеточная пролиферация • Полиплоидные клетки

Существование клетки с момента её возникновения до исчезновения называют **клеточным циклом** или **жизненным циклом клетки**. Клетки возникают только в результате деления предшествующей (материнской) клетки и могут погибнуть или исчезнуть, разделившись на две дочерние. Жизненный цикл одноклеточных организмов можно рассматривать как синоним клеточного цикла.

NB

Основой клеточного деления является репликация всех молекул ДНК и точное распределение реплицированных молекул между дочерними клетками.

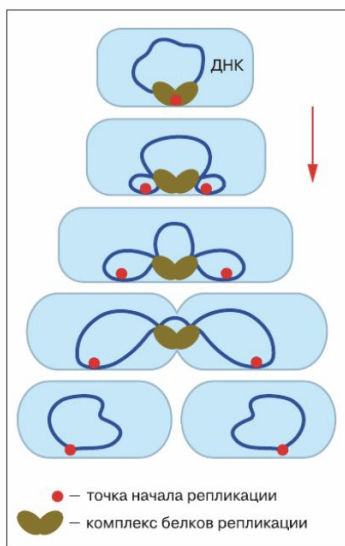


Рис. 110. Схема репликации и деления клетки прокариот

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК ПРОКАРИОТ.

В клетках прокариот кольцевая молекула ДНК прикреплена к специальным белкам на плазматической мембране участком, в котором начинается двуправленная репликация. Одновременно с репликацией ДНК клетка растёт, специальные белки перемещают точки начала репликации по плазматической мембране в противоположных направлениях, и реплицированные молекулы ДНК по степени отдаляются друг от друга (рис. 110). Когда полностью реплицированные молекулы ДНК окончательно отдалятся друг от друга, происходит разделение материнской клетки на две дочерние.

Деление клеток прокариот, а также и одноклеточных организмов, таких как, например, дрожжи, полностью зависит от наличия питательных веществ в окружающей их среде.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК ЭУКАРИОТ.

Если клетки прокариот реплицируют ДНК и растут одновременно, то у эукариотических клеток процессы репликации, роста клеток и их деления разобщены во времени. Само деление осуществляется

в два этапа: вначале делится ядро — этот процесс называют **кариокинезом** (от греч. *karyon* — ядро и *kinesis* — движение), затем происходит разделение цитоплазмы — **цитокinesis**. При делении ядер хроматин конденсируется, и в световой микроскоп становятся видны хромосомные нити. Отсюда ещё одно название процесса деления ядра — **митоз** (от греч. *mitos* — нить). Иногда митозом называют весь процесс деления клетки — и деление ядра, и разделение цитоплазмы. Хотя не всегда деление ядер сопровождается цитокinesisом.

Клеточный цикл делящихся клеток чаще называют **митотическим циклом**. Период между делениями клетки называют **интерфазой** (от лат. *inter* — между). Название этой стадии возникло ещё в XIX в., когда о деятельности клеток могли судить только по изменениям их морфологии, так как единственным инструментом исследования был световой микроскоп.

В интерфазной клетке хроматин располагается более или менее равномерно по всему объёму ядра, и долгое время считалось, что некомпактизованные хромосомы, беспорядочно переплетаясь, образуют клубок нитей, не различимых в световой микроскоп. Только на границе XX и XXI вв. учёные смогли, выделив ДНК из конденсированных идентифицированных хромосом и окрасив их в разные цвета, установить, что хроматин каждой хромосомы занимает свою компактную территорию в интерфазном ядре (*хромосомную территорию*).

Поскольку заметные морфологические изменения клеток происходили во время деления, то к ним и было приковано внимание биологов, а период между делениями получил название промежуточного или фазы покоя. На самом деле в интерфазе происходят важнейшие события клеточной жизни: транскрипция, трансляция и репликация.

Время, которое клетка тратит непосредственно на деление, составляет обычно 1—3 ч (эмбриональные митозы много короче, см. § 32). Основную часть жизни клетки находят в интерфазе (рис. 111). Длительность интерфазы, а вместе с ней и всего митотического цикла, может варьировать в широких пределах у разных организмов и у различных клеток одного и того же организма. Довольно распространены циклы длительностью 18—20 ч. Встречаются циклы, которые занимают несколько суток.

Удвоение молекул ДНК начинается не сразу после митоза. Вначале клетка растёт, восстанавливая свой размер до размеров материнской клетки. В это время в ней синтезируются РНК и белки, увеличивается количество органелл. В том числе делятся митохондрии и пластиды (способом, похожим на деление клеток прокариот). После этого клетка начинает готовиться к удвоению ДНК,

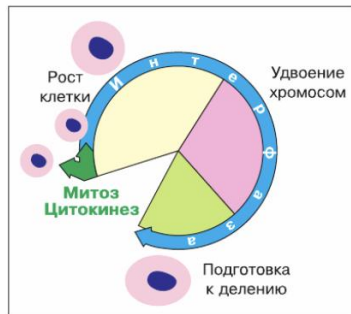


Рис. 111. Схема клеточного цикла

в частности, синтезирует необходимые для репликации белки. Это *постмитотический*, или *пресинтетический*, период интерфазы. Как только клетка приступит к репликации, начинается *синтетический* период интерфазы. Репликация молекул ДНК происходит не одновременно во всех репликациях; в первую очередь удваиваются те районы, где идёт интенсивная транскрипция. Одновременно с репликацией ДНК в цитоплазме синтезируются гистоны и негистоновые белки хроматина, они транспортируются в ядро, соединяются с ДНК — хромосомы удваиваются.

Клеточный центр также готовится к делению. Центриоли отдалаются друг от друга, и рядом с каждой из них перпендикулярно к ним начинают расти дочерние центриоли. Однако клеточный центр продолжает функционировать как единая структура.

После удвоения хромосом клетка начинает подготовку к делению — это *постсинтетический*, или *премитотический* период. В это время синтезируются белки, из которых во время митоза будут собираться микротрубочки веретена деления и моторные белки, обеспечивающие разделение хромосом и их движение, а также белки, вызывающие конденсацию хромосом в профазе.

Перед самым началом деления транскрипция прекращается, петли хроматина быстро сворачиваются, превращаясь в **хромомеры** — плотно упакованные участки хроматина; хромомеры сближаются. С этого момента в световой микроскоп в ядрах можно наблюдать хроматиновые нити толщиной 200—400 нм.

В цитоплазме в это время разрушаются микротрубочки, функционировавшие в интерфазе, и образуются новые уже от двух клеточных центров. Так начинается **профаза** митоза (рис. 112).

В профазе происходит дальнейшая конденсация хроматина. Хромосомы постепенно становятся значительно короче и при этом утолщаются, но каждая хромосома остаётся на том же месте, которое она занимала в интерфазном ядре. В конце профазы сестринские хроматиды слегка отделяются друг от друга, сохраняя связь только в центральной области. Вокруг

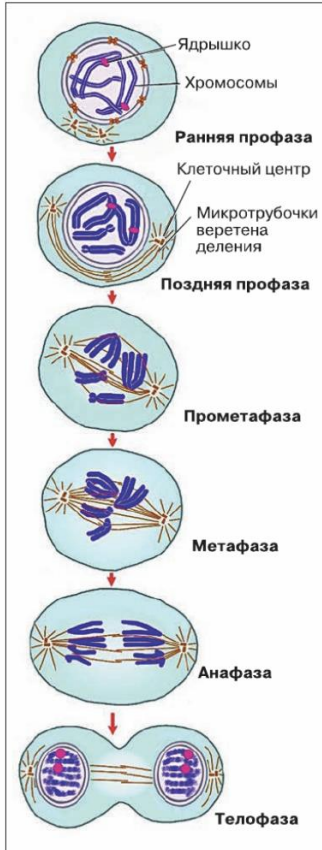


Рис. 112. Схема митоза в животной клетке

центромеры начинают собираться белки, которые впоследствии будут взаимодействовать с микротрубочками и обеспечивать движение хромосом.

В цитоплазме в это время происходит образование *веретена деления* (митотического веретена, см. § 10). Растущие из двух клеточных центров микротрубочки как бы раздвигают их. К концу профазы клеточные центры оказываются с противоположных сторон ядра, образуя два **полюса деления**. Профаза заканчивается, когда разрушается ядерный матрикс, и, как следствие этого, распадается на мелкие пузырьки ядерная оболочка и исчезает ядрышко. В цитоплазме в это время на мелкие пузырьки распадутся мембраны эндоплазматической сети и аппарата Гольджи.

NB

У растений клеточного центра нет, веретено у них образуется за счёт переориентации микротрубочек уже после исчезновения ядерной оболочки.

После исчезновения ядерной оболочки хромосомы оказываются в цитозоле; наступает следующая стадия митоза — **прометафаза** (от греч. *meta* — между). К белкам в области центромерного района каждой хромосомы быстро присоединяются дополнительные белки, а затем с двух сторон прикрепляются пучки микротрубочек, соединённых с разными полюсами.

У растений клеточного центра нет, и микротрубочки одним концом вначале соединяются с центромерными районами хромосом, и только потом их противоположные концы собираются вместе, образуя два полюса веретена деления.

Затем микротрубочки, соединённые с хромосомами, начинают выравниваться по длине. В результате хромосомы передвигаются с того места в клетке, где они были в момент разрушения ядерной оболочки, к центру клетки до тех пор, пока их центромерные районы не окажутся на равном расстоянии от обоих полюсов.

Когда все хромосомы расположатся в экваториальной плоскости клетки, наступает стадия **метафазы**. В метафазе лучше всего видно, что каждая хромосома удвоена — состоит из двух хроматид. Хроматиды содержат одинаковые копии ДНК, поэтому их называют **сестринскими хроматидами** (рис. 113).

Стадия метафазы очень короткая. Сразу же после выстраивания хромосом в центре клетки центромерные районы сестринских хроматид разъединяются и хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. Начинается **анафаза** — стадия, во время которой белки, соединённые с центромерными районами сестринских хроматид, двигаются вдоль микротрубочек

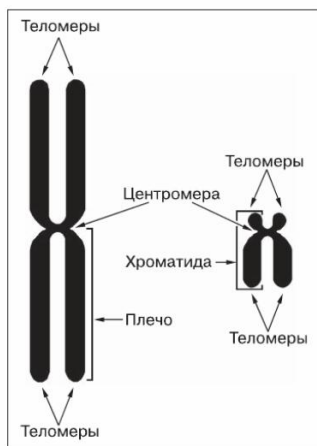


Рис. 113. Морфология и относительные размеры самой длинной (равноплечей) и самой короткой хромосом человека

и переносят сестринские хромосомы к разным полюсам. Микротрубочки при этом постепенно укорачиваются.

Вокруг хромосом, собранных у полюсов, формируется ядерная оболочка, образуется два ядра и наступает **телофаза** (от греч. *telos* — конец). Во время телофазы хромосомы претерпевают изменения, обратные тем, которые происходили с ними в профазе: они довольно быстро деконденсируются и становятся неразличимыми в световой микроскоп. Образуются ядрышки.

NB

Митоз — это способ деления ядер эукариотических клеток, при котором каждое из двух вновь возникающих ядер получает генетический материал, идентичный тому, который имело исходное ядро.

Если деление ядра сопровождается цитокинезом, то из материнской клетки возникают две дочерние. Увеличение количества клеток путём митоза называют **клеточной пролиферацией** (от лат. *proles* — потомство и *fero* — нести). Для многоклеточного организма размножение клеток является необходимым условием роста и развития.

В некоторых случаях деления цитоплазмы не происходит, и тогда возникают двуядерные или многоядерные клетки.

Разделение цитоплазмы у растений и животных происходит по-разному. В растительных клетках на месте расположения метафазных хромосом строится клеточная стенка, разделяющая материнскую клетку на две дочерние. Активное участие в этом строительстве принимают остатки веретена деления, формирующие специальную структуру — *фрагмопласт* и определяющие место строительства клеточной стенки. Животные клетки делятся перетяжкой, в образовании которой также участвуют микротрубочки бывшего веретена деления и микрофиламенты.

Если клеточные органеллы были более или менее равномерно распределены по всему объёму цитоплазмы, то после цитокинеза они окажутся в дочерних клетках примерно в равном количестве.

Описанный вариант, или тип, митоза, называемый **открытым**, характерен для животных, растений и некоторых простейших. Однако у многих простейших и грибов известны варианты, промежуточные между делением прокариот и делением у высших эукариот. Это свидетельствует о том, что митоз в том виде, который мы наблюдаем у животных и растений, появился не сразу, а прошёл длительный путь эволюции.

Прежде всего, оказывается, у панцирных жгутиконосцев (простейшие) каждая хромосома постоянно связана со своим белковым комплексом, локализованным на мембране (правда, не плазматической, а внутренней ядерной). Во время деления эти белковые комплексы постепенно перемещаются на противоположные стороны ядра, растаскивая хромосомы. Веретено деления, клеточный центр и центриоли отсутствуют, однако есть пучки микротрубочек, которые находятся в цитоплазме. Они продавливают ядерную оболочку, не нарушая её целостности, и как бы «указывают направление движения», но не участвуют в нём.

Ещё один вариант митоза демонстрируют простейшие, живущие в кишечнике термитов. У них в цитоплазме есть клеточный центр с центриолами и микротрубочки разной длины. Длинные идут сквозь ядро, не нарушая целостности ядерной оболочки (как описано выше), короткие прикрепляются к ядерной оболочке недалеко от полюсов. Разделение сестринских хромосом и их движение в направлении полюсов происходит так же, как панцирных жгутиконосцев — с помощью белков, перемещающихся по внутренней мембране ядерной оболочки, но, как только они приближаются к полюсам, короткие микротрубочки (через посредничество белков, расположенных между двумя ядерными мембранами) соединяются с ними и «подтягивают» хромосомы ближе к полюсу.

У дрожжей обнаружен вариант, когда в ядре создаётся пучок длинных микротрубочек, концы которых закреплены в двух белковых комплексах, расположенных на противоположных сторонах ядра и связанных с внутренней ядерной мембраной. Там же закреплены короткие микротрубочки, которые соединяются с белками центральных районов хромосом и разносят сестринские хроматиды на две стороны ядра. Так происходит митоз у дрожжей, причём, если у делящихся дрожжей, *Schizosaccharomyces pombe*, хромосомы во время деления конденсированы, то у почкующихся дрожжей, *Saccharomyces cerevisiae*, видимой конденсации не происходит.

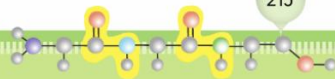
Расхождение хромосом во всех случаях сопровождается удлинением ядра, которое затем делится перетяжкой. При этом удлиняется клетка, а затем тоже делится перетяжкой.

Этот тип митоза, при котором расхождение сестринских хромосом происходит без нарушения целостности ядерной оболочки, носит название **закрытого**. Известен ещё один тип митоза — **полузакрытый митоз**, при котором ядерная оболочка разрушается только на полюсах, и через это отверстие входят микротрубочки, соединяясь с хромосомами во время прометафазы (так происходит при первых делениях в зародышах двукрылых насекомых).

Митоз наиболее распространённый, но не единственный тип деления клеток. Практически у всех эукариотических организмов обнаружено так называемое прямое деление ядер, или **амитоз**. При амитозе не происходит конденсация хромосом и не образуется веретено деления, а ядро делится перетяжкой или фрагментацией, оставаясь в интерфазном состоянии. Считается, что генетический материал при этом распределяется между дочерними ядрами случайным образом. После амитоза клетки обычно не способны приступить к митотическому делению и вскоре погибают.

Амитозом делится макронуклеус инфузорий. Характерен амитоз для клеток, заканчивающих своё развитие: отмирающих эпителиальных клеток, фолликулярных клеток яичников и т. д. Встречается амитоз и при патологических процессах: воспалении, злокачественном росте и др.

РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ КЛЕТОК. Жизнь клеток многоклеточного организма находится под строгим организменным контролем. Контролируется рост клеток, их выживание и дифференцировка, а также клеточная пролиферация. Для того чтобы клетка начала готовиться к репликации ДНК, ей необходи-



мо не только вырасти до размеров материнской клетки, но и получить специальные сигналы от других клеток, которые свидетельствуют о том, что организму нужны новые клетки.

В ответ на присоединение сигнальных молекул к рецепторам на плазматической мембране клетка запускает синтез необходимых для репликации белков.

Если сигнал, запускающий подготовку к делению, не получен, клетка переходит в состояние покоя, другими словами, выходит из митотического цикла. Однако она может снова войти в него или вступить на путь дифференцировки.

Дальнейший контроль обеспечивают молекулярные механизмы самой клетки. Прежде чем начать репликацию, клетка проверяет целостность молекул ДНК. Закончив репликацию, клетка проверяет, вся ли ДНК удвоена, и только после этого начинает готовиться к делению. Перед анафазой проверяется, правильно ли прикреплены все хромосомы к микротрубочкам веретена деления.

Молекулярная машина контроля устроена так, что клетка на некоторое время задерживает начало следующего события митотического цикла, давая время для завершения предыдущего процесса, однако, если нарушения не устраняются, запускается синтез белков, вызывающих клеточную гибель (подробно см. § 33).

НАРУШЕНИЯ МИТОЗА. Правильное течение митоза может быть нарушено различными внешними воздействиями: высокими дозами радиации, некоторыми химическими веществами.

Например, под действием рентгеновских лучей ДНК хромосом может разрываться. Хромосомы в таком случае тоже разрываются. Разорванные молекулы ДНК могут быть соединены ферментами репарации. При репарации разрывов может быть восстановлена прежняя структура хромосом, но могут произойти хромосомные перестройки, т. е. возникнуть хромосомы с изменённой морфологией (рис. 114). Могут появиться фрагменты хромосом без центромерного района. Такие фрагменты не способны прикрепиться к микротрубочкам веретена де-

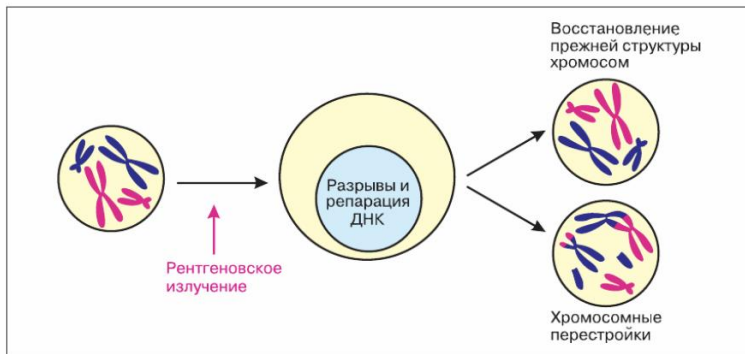


Рис. 114. Возникновение хромосомных перестроек

ления, и поэтому они либо не включаются в дочерние ядра, либо случайно попадут только в одно ядро. Как следствие, вновь возникшие клетки будут иметь хромосомный набор, отличающийся от набора материнской клетки. Раньше или позже они погибают.

Некоторые химические соединения, не свойственные живым организмам (спирты, эфиры), нарушают согласованность митотических процессов. Одни хромосомы начинают двигаться быстрее, другие отстают. Отставшие хромосомы могут не включиться в формирующиеся дочерние ядра.

Иногда в делящейся клетке образуется не два, а три или четыре полюса деления, что ведёт к возникновению соответственно трёх или четырёх дочерних клеток. При таком делении нарушается весь слаженный механизм распределения хромосом. Метафазная хромосома, состоящая из двух сестринских хроматид, может взаимодействовать одновременно только с двумя полюсами. Если полюсов больше, то каждая хромосома вынуждена «выбирать», с какими двумя полюсами из трёх или четырёх ей взаимодействовать. Этот выбор совершается случайным образом. В результате каждая дочерняя клетка получает не весь набор хромосом, а только его часть (рис. 115). Клетки, получившие неполный набор хромосом, как правило, оказываются нежизнеспособными и погибают.

Есть химические вещества, которые препятствуют образованию микротрубочек, но не влияют на способность хромосом к разделению центромерных районов и не мешают их деконденсации. К числу таких веществ относят, например, *колхицин* и *колцемид*. Воздействуя ими на делящиеся клетки, можно остановить митоз на стадии прометафазы. Через некоторое время в конденсированных хромосомах произойдёт разделение центромерных районов и сестринские хроматиды станут самостоятельными. Однако без веретена деления они не смогут разойтись к полюсам клетки и останутся лежать рядом. Образующаяся ядерная оболочка объединит все хромосомы в одно ядро. В результате возникнет клетка, которая содержит удвоенный набор хромосом по сравнению с материнской. (Напомним, что все соматические клетки в норме содержат диплоидный набор хромосом — $2n$). Клетки, у которых число хромосом $3n$ и больше, называют **полиплоидными клетками** (от греч. *poly* — много, *plous* — кратный и *eidōs* — вид).

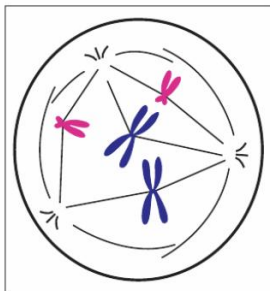


Рис. 115. Взаимодействие хромосом с тремя полюсами при нарушении нормального хода митоза

Вопросы и упражнения

1. В чём разница между понятиями «митотический цикл» и «митоз»?
2. Как вы считаете, почему периоды интерфазы перед синтетическим и после него получили двойные названия?
3. Митоз является симметричным процессом относительно метафазы. Продемонстрируйте это, заполнив таблицу:

Стадия	Процессы, происходящие		
	с хромосомами	с ядрышком	с ядерной оболочкой
Профаза			
Прометафаза			
Метафаза			
Анафаза			
Телофаза			

4. Чем телофазная хромосома отличается от профазной?
5. Препараты для анализа хромосом готовят следующим образом. Прежде всего клетки помещают в гипотонический раствор, где они набухают. После обработки растворами, останавливающими процессы жизнедеятельности, суспензию клеток наносят на предметное стекло, клетки лопаются, и их содержимое растекается по стеклу и прилипает к нему. Затем препарат красят и анализируют под микроскопом. Объясните, почему на таких препаратах хромосомы на стадии метафазы занимают большую площадь, чем профазные хромосомы.
6. В какое время митотического цикла происходит репликация ДНК митохондрий и пластид?

Лабораторный практикум

7. Изучите морфологию фаз митотического деления на самостоятельно приготовленном препарате корешка лука («Практикум», работа 11 «Митоз в клетках корешка лука»). Попробуйте на этом препарате увидеть зоны клеточного деления, роста и дифференцировки клеток (см. § 23).
8. Изучите хромосомы на готовых микропрепаратах клеток различных организмов.

§ 32 Онтогенез. Эмбриональное развитие

• Онтогенез • Эмбриогенез • Зигота • Дробление • Бластула • Бластомеры
 • Морула • Бластоциста • Гастрюла • Зародышевые листки: эктодерма, энтодерма, мезодерма • Нейрула • Дифференцировка клеток • Эмбриональная индукция • Тотипотентные и плюрипотентные клетки

Индивидуальное развитие особи от момента её зарождения и до конца жизни называют **онтогенезом** (от греч. *ontos* — сущее и *gene sis* — происхождение), или жизненным циклом организма.

ОНТОГЕНЕЗ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ, живущих в благоприятных условиях, обычно заключается в том, что возникшие после деления дочер-

ние особи растут. У эукариот в это время может происходить обновление оргanelл материнского организма. Достигшая определённого размера клетка опять делится надвое.

В ходе онтогенеза у одноклеточных организмов (так же как и у многоклеточных) в ответ на изменения условий внешней среды меняется не только интенсивность внутриклеточных процессов, но и спектр синтезируемых белков. При неблагоприятных условиях внешней среды бактерии образуют эндоспоры или превращаются в цисты (см. § 22).

ОНТОГЕНЕЗ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ начинается с *предзародышевого*, или *проэмбрионального*, развития — **проэмбриогенеза** (от греч. *embryon* — зародыш), в него включают развитие половых клеток и оплодотворение.

Следующий период онтогенеза — **эмбриональное развитие**, или **эмбриогенез**, начинается с зиготы и заключается в размножении клеток, их дифференцировке и формировании тканей и органов. Зародыш развивается либо в материнском организме, либо в яйце. У родившейся (или вылупившейся из яйца) особи не всегда полностью сформированы все органы и ткани, в таком случае необходим *период постэмбрионального развития*, чтобы образовалась взрослая особь, способная к воспроизводству себе подобных. *Период взрослого состояния* продолжается до тех пор, пока особь способна к размножению, затем наступает *старость* и *смерть* организма.

Не у всех многоклеточных присутствует каждый из периодов онтогенеза. Например, у грибов, водорослей и лишайников зародыш отсутствует. Относительная продолжительность различных периодов онтогенеза у разных видов также может различаться. Так, у млекопитающих наиболее продолжительным является период, когда организм находится во взрослом состоянии. У многих насекомых, наоборот, стадия взрослого организма самая короткая. Иногда насекомое во взрослом состоянии живёт всего несколько часов и после откладывания яиц погибает; так происходит, например, у подёнок.

При *половом размножении* развитие начинается с одной клетки — **зиготы** (от греч. *zygote* — соединённая в пару). Зигота обычно возникает при *оплодотворении* — слиянии двух половых клеток. (О видах размножения организмов, формировании половых клеток и оплодотворении будет рассказано в § 35 и 36).

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЖИВОТНЫХ. Первый этап эмбриогенеза назы-

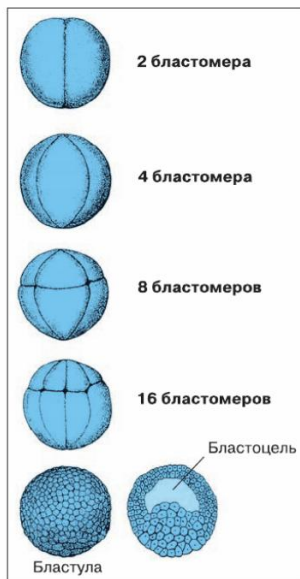


Рис. 116. Дробление и образование бластулы у амфибий

вают **дроблением**. В ходе дробления из зиготы образуются вначале две клетки, затем четыре, восемь и т. д. (рис. 116). Их называют **бластомерами** (от греч. *blastos* — росток, *meros* — часть).

Для синтеза ДНК и деления зиготы и бластомеров используется энергия и вещества, накопленные ранее в цитоплазме женской половой клетки — яйцеклетки. Митотические деления следуют быстро одно за другим. У лягушки первые 13 делений проходят через каждые 30 минут. Укорочение клеточного цикла достигается за счёт того, что одни стадии значительно ускоряются, другие совсем выпадают. Так, отсутствует рост клеток после митоза и с каждым делением размеры бластомеров уменьшаются. Благодаря запасам веществ, в том числе белков-ферментов, сделанным во время образования женской половой клетки, все репликоны одновременно вступают в репликацию, т. е. резко сокращается время синтеза ДНК. Подготовка к митозу и сам митоз также проходят быстрее.

Последовательные этапы зародышевого развития рассмотрим вначале на примере лягушки (см. рис. 116). В результате полного дробления возникает полый пузырёк, оболочка которого образована одним или несколькими слоями бластомеров, — **бластула**. Полость бластулы называют **бластоцеллем**. Иногда бластоцель практически отсутствует, и бластомеры очень тесно прилегают друг к другу, образуя плотный шар клеток. В этом случае говорят о **моруле** (от лат. *morula*, уменьшит. от *morum* — тутовая ягода).

Морула образуется у млекопитающих. У мыши после четвёртого деления бластомеры быстро сближаются, образуя щелевые контакты, позволяющие обмениваться низкомолекулярными веществами и ионами. Таким образом, в 16-клеточной моруле имеется уже два сорта клеток — наружные, контактирующие друг с другом, с внутренними клетками и с внешней средой, и внутренние, которые общаются друг с другом и с наружными клетками, но с внешней средой не взаимодействуют. Таким образом, наружные и внутренние клетки получают различающиеся внешние сигналы, и их развитие также идёт по-разному. Из внутренних клеток развивается зародыш, а большая часть потомков наружных клеток образует **трофобласт** (от греч. *trophē* — питание), который в дальнейшем участвует в образовании **плаценты** (от греч. *placus* — лепёшка) и обеспечивает внедрение зародыша в стенку матки. На стадии 64 клеток морула превращается в **бластоцисту** — тонкостенный пузырёк, образованный клетками трофобласта и заполненный жидкостью, которую они секретируют. Только внешняя бластоциста напоминает бластулу. Производные внутренних клеток образуют небольшую группу на одной стороне пузырька.

Когда число клеток зародыша достигает нескольких сотен или тысяч (у разных видов по-разному), начинается следующий этап эмбриогенеза — **гастрюляция**, т. е. образование **гастрюлы** (от греч. *gaster* — желудок) (рис. 117). Установлено, что у лягушки ему предшествует увеличение длительности митотического цикла, появление асинхронности деления клеток, впервые в жизни зародыша происходит транскрипция мРНК.

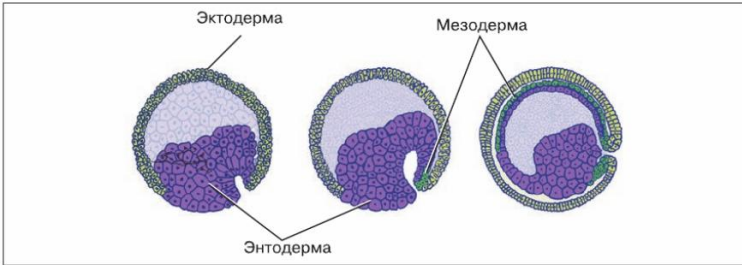


Рис. 117. Последовательные этапы гаструляции у амфибий (продольный срез через зародыш)

Во время гаструляции продолжающие быстро размножаться клетки становятся подвижными и начинают активно перемещаться относительно друг друга. В результате в зародыше возникают отчётливо выраженные пласты клеток — **зародышевые листки**. Зародыш становится двуслойным, состоящим из наружного зародышевого листка — **эктодермы** (от греч. *ectos* — снаружи, *derma* — кожа) и внутреннего — **энтодермы** (от греч. *entos* — внутри). У всех животных, кроме губок, кишечнополостных и гребневиков, формируется и третий слой — **мезодерма** (от греч. *mesos* — средний). Он образуется из клеток, внедряющихся между экто- и энтодермой.

Следующим этапом эмбрионального развития является образование тканей — **гистогенез** и органов — **органогенез**. У позвоночных этот этап начинается с образования зачатка нервной системы (рис. 118). Это стадия **нейрулы** (от новолат. *neurula*, уменьшит. от греч. *neuron* — нерв). У нейрулы на будущей спин-

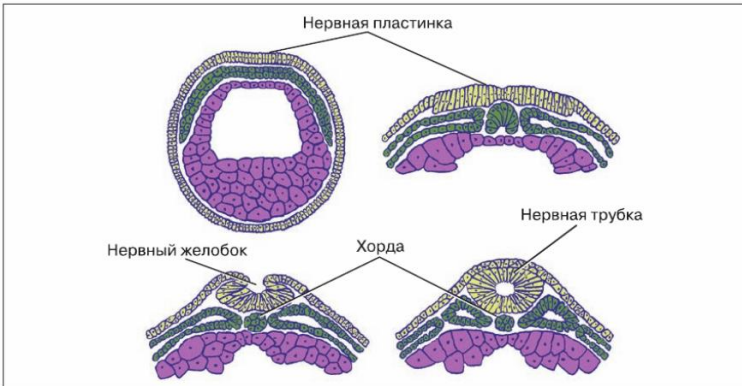


Рис. 118. Образование нервной трубки и хорды у амфибий (поперечный срез через зародыш)

ной стороне зародыша обособляется часть клеток эктодермы в виде длинной пластинки. Края пластинки сближаются, образуется вначале желобок, а затем трубка, которая оказывается погружённой под клетки эктодермы. В последующем из передней части трубки формируется головной мозг и органы чувств, а из задней — спинной мозг и периферическая нервная система.

Органы и ткани организма образуются из определённых частей зародыша. Из эктодермы, кроме нервной системы, формируются покровы тела: наружный эпителий, кожные железы, роговые чешуи и т. д. Органы пищеварения и дыхания развиваются в основном из клеток энтодермы. Мезодерма даёт начало мышечной, хрящевой и костной ткани, кровеносной и выделительной системам.

Экто-, энто- и мезодермальное происхождение того или иного органа не означает, что клетки зародышевых листков обладают какими-то особыми «органными» свойствами. И хотя классификация органов по их происхождению в эмбриогенезе из определённого зародышевого листка довольно распространена, нужно помнить, что, во-первых, развитие органа происходит всегда только при взаимодействии клеток разных участков зародыша; во-вторых, почти каждый орган или ткань развивается из клеток двух, а иногда и всех трёх зародышевых листков. Например, кожа млекопитающих развивается из экто- и мезодермы.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК. Процесс формирования специфических свойств клеток в ходе индивидуального развития называют **дифференцировкой** (от лат. *differentia* — различие).

Как из единственной клетки возникает сложный организм с разнообразными органами и тканями, клетки которых специализированы на выполнении разных функций, т. е. являются дифференцированными? На этот и другие вопросы ищет ответы **эмбриология** — наука о зародышевом развитии организмов. Первые впечатляющие достижения эмбриологии были получены в XX в. при пересадках частей одного зародыша другому у иглокожих и амфибий.

С появлением современных технологий эмбриология расширила круг изучаемых объектов и вышла на новый уровень, включив в себя молекулярную и клеточную биологию, генетику и эволюционное учение. Сейчас это направление исследования носит название *биология развития*.

Установлено, что дифференцировке предшествует процесс **детерминации** (от лат. *determination* — определение), по сути, это определение клеточной судьбы. Детерминацию нельзя заметить по биохимическим или морфологическим изменениям клеток. Детерминированное состояние клеток обнаруживается при их пересадке в несвойственное им место другого зародыша, где они продолжают дифференцироваться в том направлении, в котором развивались бы в норме.

Так, несколько blastomeres, взятых из любого участка зародыша амфибии — донора (от лат. *donare* — дарить) на стадиях бластулы и ранней гастрюлы и пересаженных в другой зародыш — реципиент (от лат. *recipiens* — принимающий), будут развиваться в структуру, определяемую местом пересадки. На стадии поздней гастрюлы пересадка участка зародыша в любое другое место не изменит направления его развития: из каждой эктодермы разовьются производ-

ные эктодермы, и из зачатка нервной трубки — нервная система и т. п. Как следует из этих экспериментов, в данном случае детерминация происходит в период между ранней и поздней гаструлой.

Детерминация осуществляется за счёт двух механизмов. Первый определяется дополнительной перемещением цитоплазмы, и в результате дробления бластомеры получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки (рис. 119). Таким образом, бластомеры, имея одинаковые наборы хромосом, оказываются неравноценными по составу цитоплазмы. Эти первичные различия в составе цитоплазмы приводят к тому, что транскрипция в разных частях зародыша будет регулироваться разными цитоплазматическими сигналами и поэтому начнётся с различных участков ДНК. Появление разных мРНК и белков повлечёт за собой дальнейшее изменение цитоплазмы и плазмалеммы клеток. Это, в свою очередь, усилит различия в транскрипционной активности генов. Чем старше зародыш, тем сильнее различаются клетки в разных его частях и тем больше необратимость этих различий.

Некоторые части зародыша на той или иной стадии развития выделяют вещества, которые влияют на окружающие их клетки, заставляя развиваться в определённом направлении. Впервые это было выяснено немецким эмбриологом Гансом Шпеманом (1869—1941) и его последователями. Они взяли у зародыша на стадии поздней гаструлы участок эктодермы, который должен был развиваться в нервную трубку, и трансплантировали его в эктодерму брюшной стороны другого зародыша, находящегося примерно на той же стадии развития. Оказалось, что в месте трансплантации начали развиваться сначала нервная трубка, затем другие компоненты осевых органов. В результате в зародыше-хозяине возник вторичный зародыш, который отличался от первичного лишь размерами (рис. 120). Г. Шпеман назвал это явление **эмбриональной индукцией** (от лат. *inductio* — побуждение), во время которой трансплантат выступает в роли организатора, направляющего развитие окружающих клеток. Таким образом, клетки донора синтезируют некие молекулы, которые оказывают влияние на дифференцировку окружающих их клеток реципиента. Эти и другие подобные молекулы получили название **морфогенетических детерминант**, или **морфогенов**.

Эмбриональная индукция — это второй механизм детерминации, который развивается при взаимодействии клеток или тканей.

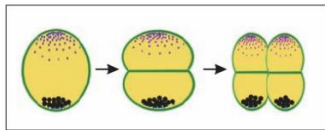
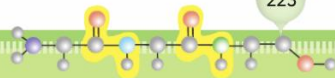


Рис. 119. Возникновение различий в составе цитоплазмы бластомеров

После оплодотворения проникновение спермия в яйцо вызывает дополнительное перемещение цитоплазмы, и в результате дробления бластомеры получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки (рис. 119). Таким образом, бластомеры, имея одинаковые наборы хромосом, оказываются неравноценными по составу цитоплазмы. Эти первичные различия в составе цитоплазмы приводят к тому, что транскрипция в разных частях зародыша будет регулироваться разными цитоплазматическими сигналами и поэтому начнётся с различных участков ДНК. Появление разных мРНК и белков повлечёт за собой дальнейшее изменение цитоплазмы и плазмалеммы клеток. Это, в свою очередь, усилит различия в транскрипционной активности генов. Чем старше зародыш, тем сильнее различаются клетки в разных его частях и тем больше необратимость этих различий.



Рис. 120. Вторичный зародыш амфибии (внизу), образовавшийся в результате эмбриональной индукции



NB

Для развития зародыша важен не только состав цитоплазмы различных его клеток, но и характер клеточных взаимодействий.

Уже при возникновении двух первых бластомеров каждый из них «знает» о существовании другого. У лягушки, например, бластомеры после первого деления дробления равноценны друг другу и, если их разделить, из каждого бластомера разовьётся нормальный головастик, который затем превратится в лягушку. Но если один из первых двух бластомеров убить, но не изолировать от другого, то из оставшегося живым бластомера начнёт развиваться только половина тела зародыша (рис. 121).

Каждый организм развивается при участии обоих механизмов детерминации, но у разных организмов относительный вклад каждого из них может быть различным. Так, у насекомых преобладает *мозаичный тип развития*, так как у них уже на стадии бластодермы можно указать клетки, из которых будет развиваться тот или иной орган взрослой особи, независимо от места его трансплантации, в то время как у млекопитающих преобладает *регул яционный тип развития* (детерминация путём индукции).

Клеточная специализация усиливается по мере роста и развития зародыша. Зигота представляет собой недифференцированную, или **тотипотентную** (от лат. *totus* — весь), клетку — из неё возникают все типы клеток будущего организма, а также клетки внезародышевых органов и тканей, обеспечивающих развитие зародыша (например, плаценты). У млекопитающих тотипотентными являются зигота и самые первые бластомеры. Клетки внутренней клеточной массы бластоцисты **плюрипотентны** (от лат. *pluralis* — множественный) — из них возникают все типы клеток организма, но не клетки внезародышевых тканей.

По мере увеличения числа бластомеров во время дробления появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. По мере развития зародыша многие клетки перестают делиться и специализируются на выполнении тех или иных функций. Чем сильнее специализированы клетки, тем в большей степени они зависят друг от друга. В таком организме невозможно удалить какую-либо часть без ущерба для всего организма.

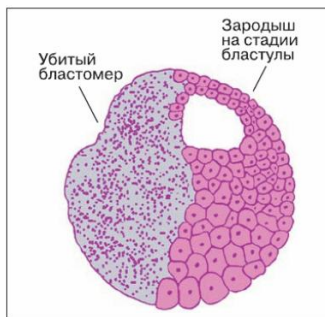


Рис. 121. Развитие зародыша после гибели одного из двух бластомеров

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

НА РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША. Развитие зародыша в той или иной степени зависит от внешней среды. Например, зародыши моллюсков получают извне воду, кислород, неорганические вещества; эмбрионы рыб и амфибий нуждаются только в кислороде и воде, а в яйца птиц поступает лишь небольшое количество кислорода. Что же касается млекопитающих, то их эмбриональное развитие находится в полной за-

висимости от материнского организма. Зародыш получает от матери и кислород, и воду, и органические и неорганические вещества.

В ходе эволюции выработались строго определённые взаимоотношения развивающихся зародышей с внешней средой. Если изменяются условия внешней среды, нормальное развитие зародыша может нарушиться, причём незначительное изменение свойств зародыша на начальных этапах развития лавинообразно повлечёт за собой многочисленные нарушения структуры и функций организма в более позднем возрасте. Факторами, влияющими на развитие зародыша, служат физические, химические (в том числе лекарственные препараты) и биологические агенты. Они меняют взаимоотношения клеток, что впоследствии приводит к снижению жизнеспособности эмбриона и рождению особи с различными заболеваниями и уродствами. Например, при токсоплазмозе (см. § 22), перенесённом матерью во время беременности, велик риск появления у ребёнка значительных нарушений органов зрения и даже патологии мозга.

ЭМБРИОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ. У цветковых растений при половом размножении онтогенез также начинается с зародыша. Зародыш развивается в семязачатке, который после оплодотворения называют **семенем**.

При делении зиготы образуются две клетки, которые различаются по своим морфологическим и физиологическим особенностям. Из одной формируется собственно зародыш, из другой возникают клетки, которые помогают растущему зародышу потреблять питательные вещества из окружающих тканей. При достижении зародышем определённых размеров клетки начинают дифференцироваться и можно различить закладки будущих тканей и органов растения. Это первичный стебель, семядоли (одна у однодольных или две у двудольных) и первичный корешок.

При формировании зародыша растений не происходит перемещения клеток, как у животных. Органы и ткани возникают за счёт изменения скорости и направления деления клеток и их дифференцировки.

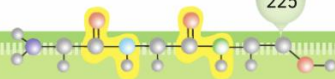
Величина, форма зародыша, его расположение в семени различаются у разных видов растений. Развитие зародыша сопровождается накоплением питательных веществ, обычно это жиры и полисахариды, реже белки. Постепенно метаболическая активность клеток зародыша уменьшается, резко снижается содержание воды в тканях, и семя переходит в состояние покоя.

Вопросы и упражнения

1. Пользуясь рисунком 111, измените схему клеточного цикла и длительность фаз для бластомеров.
2. В чём принципиальное отличие онтогенеза многоклеточных организмов от онтогенеза одноклеточных?
3. Чем вы объясните тот факт, что различия в структуре плазмалеммы влияют на транскрипционную активность клеток?

Лабораторный практикум

4. Познакомьтесь с этапами эмбрионального развития земноводных («Практикум», работа 14, опыт 3).



§33

Постэмбриональное развитие

- Постэмбриональное развитие: прямое и непрямое • Регенерация
- Клеточные культуры • Типы роста • Регуляция роста • Стволовые клетки
- Старение • Программируемая клеточная гибель • Апоптоз

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ¹ РАЗВИТИЕ ЖИВОТНЫХ. Среди самых разных типов животных широко распространено **непрямое постэмбриональное развитие**, или **развитие с метаморфозом** (от греч. *metamorphosis* — превращение). У таких организмов зародышевый период заканчивается рождением личинки, которая иногда даже отдалённо не напоминает взрослый организм. Например, личинки насекомых, таких как бабочки (рис. 122, *внизу*), мухи, комары, головастики лягушки отличаются от взрослых особей не только внешним видом, но и средой обитания, и способом питания — это позволяет потомству не конкурировать с взрослыми особями своего вида. У видов, ведущих малоподвижный образ жизни (например, у некоторых видов морских ежей), плавающая личинка способствует расселению. Часто у личинок развиваются специальные личиночные органы (например, ротовой аппарат у гусениц), которые максимально приспособлены к выполнению основной функции личинки — питания. При превращении личинки во взрослую особь эти органы разрушаются до низкомолекулярных веществ. Их используют размножающиеся клетки особей зачатков, из которых развиваются органы взрослого организма. У многих насекомых эта перестройка организма происходит во время специальной стадии — **куколки**. Из куколки выходит вполне сформированная взрослая особь, готовая к размножению.

У других видов только что родившийся организм отличается от взрослого в основном меньшими размерами и недоразвитием некоторых органов; в частности, в зачаточном состоянии находится половая система. В этом случае говорят о **прямом постэмбриональном развитии**. Прямое развитие мы наблюдаем у ряда беспозвоночных (рис. 122, *вверху*), у рыб, птиц и млекопитающих. После рождения (или вылупления из яйца) организм растёт.

У человека в первые десять лет жизни скорость роста очень высокая, затем она снижается, при этом разные части организма растут с различной скоростью. Например, руки и ноги растут с большей скоростью, чем голова и туловище, поэтому пропорции тела у ребёнка и взрослого сильно различаются. Такой тип роста называют **аллометрическим** (от греч. *allos* — иной), в отличие от **изометрического роста**, когда скорость роста одинакова для всех органов организма.

Ещё одна характеристика типа роста организма — его продолжительность: **ограниченный** или **неограниченный**. Изометрический неограниченный рост наблюдается у рыб и рептилий, также он характерен для грибов, водорослей и многолетних растений, хотя скорость роста со временем у них снижается. Млекопитающие, птицы, насекомые и однолетние растения имеют ограниченный рост.

¹ Иногда постэмбриональный период разделяют на *ювенильный* (от лат. *juvenilis* — юношеский, детский возраст, не достигший полового созревания) и *период взрослого организма*.

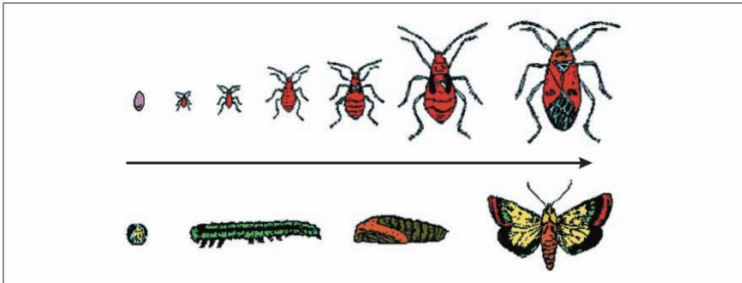


Рис. 122. Примеры насекомых с прямым (клоп, *вверху*) и непрямым (бабочка, *внизу*) развитием

Рост органов в основном происходит за счёт размножения клеток путём митоза. Этот способ называют **гиперплазией**, когда клетки не различаются по размерам, и новые клетки встраиваются в уже существующие структуры.

Другой способ роста — **гипертрофия**; в этом случае число клеток не меняется, но увеличивается их размер. Так, очень крупными становятся полиплоидные клетки личиночных органов у двукрылых насекомых, которым предстоит погибнуть во время метаморфоза, в то время как соседние клетки, из которых в куколке разовьются органы имаго, остаются диплоидными. У человека гипертрофия наблюдается в жировой ткани, клетки которой, переполненные жировыми включениями, потеряли способность делиться (см. рис. 92).

РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА. У большинства позвоночных скоординированный рост органов всего тела регулируется *соматотропином*, или *гормоном роста*. У млекопитающих он синтезируется в передней доле гипофиза. Синтез гормона роста в свою очередь регулируется двумя гормонами, которые синтезируют гипоталамус: *соматoliberин* стимулирует секрецию гормона роста, а *соматостатин* тормозит её. В регуляции клеточной пролиферации участвуют *ростовые факторы* (см. § 4).

ВЗРОСЛОЕ СОСТОЯНИЕ ОРГАНИЗМА. Организм считается взрослым, когда он достигает способности к размножению. У позвоночных животных период взрослого состояния самый продолжительный. У ряда видов насекомых, наоборот, это самая короткая стадия жизненного цикла.

У насекомых клеточные деления у взрослых особей прекращаются, исключение составляют будущие половые клетки — они продолжают размножаться и у взрослых мужских организмов. У взрослых мужских особей млекопитающих и птиц также активно размножаются клетки зародышевого пути (см. § 36); кроме того, клеточные деления происходят в ряде тканей, где место изношенных клеток занимают новые. Это в основном кроветворная, лимфоидная и эпидермальная (покровная) ткани.

Источником новых клеток в обновляющихся тканях служат в основном **стволовые клетки**. Так называют клетки, сохраняющие способность к делению. Стволовые клетки есть во многих тканях. После каждого деления стволовой клетки одна из вновь образованных клеток остаётся стволовой, а другая начи-

нает дифференцироваться в специализированную клетку. Потомки одной стволовой линии могут дифференцироваться в несколько разных типов клеток. Например, все клетки крови возникают из одних и тех же стволовых клеток костного мозга. Иногда могут делиться и дифференцированные клетки.

В разных тканях клетки обновляются с различной скоростью. В некоторых тканях, например, нервной, клетки не делятся, но в них постоянно обновляются белки и внутриклеточные структуры.

У растений способность к делению сохраняют клетки образовательной ткани, например камбия; клетки основной ткани также могут возвращаться в недифференцированное состояние и начинать делиться.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОГРАММЫ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ. Некоторые дифференцированные клетки в постэмбриональный период могут изменить свою специализацию и начать синтезировать другой набор мРНК и белков. Это явление лежит в основе процесса **регенерации** (от позднелат. *regeneratio* — возобновление). Например, при заживлении раны окружающие её клетки переходят в недифференцированное состояние, размножаются, а затем дифференцируются в новом направлении — другими словами, происходит их *репрограммирование*.

Регенерировать могут многие растения, а среди животных — кишечноротовые, плоские и круглые черви. Среди позвоночных известны только редкие случаи регенерации отдельных участков тела, например хвоста у ящериц.

Чем более сложно организовано животное, тем труднее изменить специализацию клеток. Тем не менее, в XX в. учёным удалось вырастить организм амфибии, а затем и млекопитающего, используя пересадку ядра из дифференцированной клетки взрослого организма в яйцеклетку, предварительно лишённую собственного ядра (рис. 123). Эти эксперименты показали, что ядро дифференцированной клетки сохраняет информацию обо всех типах клеток организма, а дифференциация клеток определяется цитоплазмой и межклеточными взаимодействиями.

В настоящее время стало возможным активировать работу генов, которые возвращают дифференцированную клетку в недифференцированное состояние,



Рис. 123. Схема эксперимента по пересадке ядра дифференцированной клетки в яйцеклетку

а затем размножать их и превращать в клетки нужного типа. Технология репрограммирования клеток в настоящее время уже используется в медицине.

Некоторые клетки в дифференцированном состоянии хотя и не делятся, но способность к делению не теряют. Они могут приступить к размножению при появлении специальных стимулирующих веществ. Химическая природа некоторых из них известна. Их используют для того, чтобы стимулировать деление клеток. Например, лейкоциты крови — это дифференцированные клетки, потерявшие способность к делению. Но если их выделить из крови и обработать веществами-стимуляторами, то, помещённые в питательный раствор, они пройдут несколько клеточных делений. Клетки, живущие в искусственной среде (*in vitro* — в пробирке, вне организма, в отличие от *in vivo* — в организме), называют **клеточными культурами**.

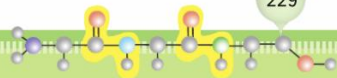
Если животные клетки, живущие в искусственной среде, т. е. в культуре, начинают размножаться, то можно наблюдать, как они располагаются по дну и стенкам сосуда, в котором находится питательный раствор. Движение клеток продолжается до тех пор, пока они не начнут соприкасаться друг с другом. Контакт поверхностей соседних клеток приводит к остановке их движения и одновременно выключает клетки из размножения. Когда клетки плотным слоем покроют всю доступную им поверхность сосуда, деления прекратятся. Другими словами, клетки, выделенные из многоклеточного организма, «помнят, как вести себя в коллективе». Исключение составляют клетки, выделенные из раковых опухолей, — контакт поверхностей клеток не останавливает их деления, они продолжают размножаться, и культура становится многослойной.

Размножение в культуре удаётся вызвать не у всех клеток. Однако если клетки начали размножаться, это ещё не означает, что культура будет существовать бесконечно. После нескольких делений клетки прекращают делиться, даже если мы будем пересаживать их на новый питательный раствор. Обнаружено, что клетки, взятые из тканей взрослых организмов, способны делиться *in vitro* меньшее число раз, чем клетки, полученные из зародышей. Причину этого явления, названного по имени открывшего его учёного феноменом Хейфлика, в настоящее время видят в том, что в соматических клетках отсутствует фермент теломеразы и поэтому с каждым клеточным циклом происходит укорочение молекулы ДНК (см. § 19).

Клетки, взятые из раковых опухолей, и здесь отличаются: они не подчиняются правилу Хейфлика. В них в результате мутации активизируется ген теломеразы, и они могут претерпевать неограниченное число делений.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ начинается с прорастания семян и состоит из стадий вегетативного и генеративного развития, стадии старения, за которой происходит гибель организма.

Для прорастания семян различных видов нужны разные сроки периода покоя и различные условия (освещение, температура, влажность). Так, семена пшеницы могут прорасти при температуре от 0 до 1 °С, а для прорастания семян кукурузы необходима температура не ниже 12 °С. Время, в течение которого зрелые сухие семена сохраняют способность к прорастанию, может быть очень



продолжительным. Например, удалось прорастить семена лотоса, пролежавшего в торфянике Маньчжурии около тысячи лет.

При прорастании семян происходит активизация внутриклеточных ферментов, усиливается дыхание, начинается гидролиз запасных веществ, синтез рибосом и белков. Из зародыша возникает *проросток*. Дальнейшее развитие растений включает деление и рост клеток, а также их специализацию, в результате чего вначале образуются вегетативные ткани и органы растения, а затем генеративные.

СТАРЕНИЕ. Продолжительность жизни многоклеточных организмов ограничена и является видовым признаком. У одних видов раньше, у других позже начинаются закономерные возрастные изменения, уменьшающие адаптационные возможности организма и увеличивающие вероятность смерти.

Процесс старения затрагивает все уровни организации живого. На молекулярном уровне происходит накопление изменений в молекулах ДНК, меняется синтез РНК и белков, нарушается энергетический обмен и т. д. На клеточном уровне нарушается транспорт веществ через мембраны и, следовательно, изменяется функционирование клеточных органелл, клетки начинают реже делиться. Как следствие изменений, происходящих на молекулярном и клеточном уровнях, в организме ослабевают функции нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и других систем.

У растений старение проявляется в исчерпании клеток, способных к делению, и, следовательно, в невозможности образования новых побегов. У многолетних цветковых растений корневая и побеговая системы постоянно омолаживаются и старение проявляется в разрушении некоторых органов; например, в стволах деревьев образуются дупла.

Существует несколько гипотез о механизмах старения. Согласно одним, старение — это запрограммированный процесс, в результате которого активность генов снижается с возрастом. Другие предполагают, что старение происходит вследствие накопления повреждений генетического аппарата клетки в ходе онтогенеза. Старение многоклеточных организмов неизбежно приводит к прекращению жизнедеятельности организма — его смерти.

ПРОГРАММИРУЕМАЯ ГИБЕЛЬ КЛЕТОК. В клетках многоклеточных организмов наряду с генетическими программами жизнедеятельности и размножения заложены программы проверки правильности выполнения клеточных процессов и гибели клетки.

Необходимость гибели клеток возникает при уничтожении личиночных органов, а также некоторых «лишних» клеток и тканей во время эмбрионального развития. В ходе эмбриогенеза человека удаляются, например, клетки перепонки между пальцами, возникающей у зародыша на определённом этапе развития. Таким же образом уничтожаются лишние нейроны, не нашедшие клетки-мишени для установления контактов — синапсов.

Особо строго контролируется клеточное размножение — проверяются все этапы поведения клетки, готовящейся к делению. Но не только. Проверяется целостность ДНК, заражённость вирусами, правильность клеточных ответов на сигналы организма, оценивается наличие и состояние клеточных контактов и т. д. Если клетка не проходит проверку, то в ней запускается работа системы самоликвидации.

В разных типах клеток механизмы гибели клеток могут различаться и включаться разнообразными внешними или внутренними сигналами, но все клеточные ответы генетически запрограммированы и реализуются за счёт синтезируемых самой клеткой специальных белков. Все варианты самоликвидации клеток называют **программируемой гибелью клеток**.

Изучение программируемой клеточной гибели началось с открытия самоликвидации делящихся клеток — **апоптоза** (от греч. *apo* — отделение, *ptosis* — падение; *apoptosis* — опадение листьев). Апоптоз — энергезависимый процесс, запускаемый определёнными сигналами, как внешними, так и внутриклеточными. Внутренними сигналами являются, например, нарушения целостности ДНК и т. п. Внешними факторами, стимулирующими апоптоз, служат ультрафиолетовое или гамма-излучение, некоторые химические вещества, например гормоны, запускающие гибель личиночных органов во время метаморфоза, и многие другие.

Механизм апоптоза универсален, для его осуществления необходима слаженная работа многих клеточных белков. Вначале клетка теряет воду, сморщивается, одновременно включаются ферменты, которые разрезают ДНК, затем происходит разделение ядра на фрагменты, а за ним фрагментируется и вся клетка. Образуются так называемые **апоптозные тельца**, окружённые плазматической мембраной (рис. 124). Их поглощают соседние клетки или фагоциты.

В отличие от гибели клетки в результате «несчастливого случая» (например, ожога или при замерзании), когда нарушается проницаемость клеточных мембран, разрушаются лизосомы, освобождая свои ферменты, и в результате развивается воспаление и гибель многих соседних клеток, при апоптозе клетки гибнут «мирно», не повреждая окружающую ткань.

У растений также существует подобный механизм самоуничтожения клеток. Правда, у них нет фагоцитоза, и на месте погибших клеток остаются их клеточные стенки, как это происходит при формировании проводящих и механических тканей. Запрограммированная гибель клеток наблюдается у растений и в случае проникновения патогенов: грибов, бактерий или вирусов. Заражённые клетки погибают вместе с патогенами и таким образом спасают организм.

В клетках раковых опухолей работа контролирующего апоптоз белков нарушается, и изменённые клетки бесконтрольно делятся. Учёные надеются, что исследование регуляции апоптоза и разработка методов воздействия на его развитие помогут найти новые подходы к лечению многих заболеваний (рака, тяжёлых нервных заболеваний, СПИДа), а также к продлению жизни человека.

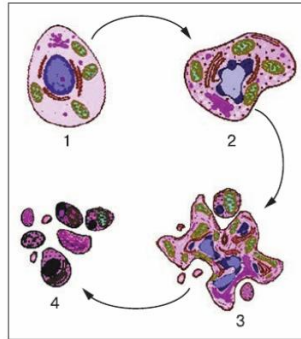


Рис. 124. Апоптоз: 1 — нормальная клетка, 2—4 — стадии апоптоза

Вопросы и упражнения

1. Приведите примеры организмов, которые, достигнув взрослого состояния, продолжают увеличиваться в размерах.
2. Чем отличается прямое постэмбриональное развитие от непрямого?
3. Какие преимущества даёт организму развитие с метаморфозом?
4. Как вы думаете, почему многоклеточные организмы не бессмертны?
5. Как вы считаете, может ли деятельность иммунной системы заменить программируемую гибель клетки?
6. В чём биологический смысл программируемой гибели клеток?
7. На основании рисунка 123 опишите эксперимент по пересадке ядра дифференцированной клетки в яйцеклетку. Сформулируйте цель данного эксперимента и составьте его план.

§ 34

Обмен генетической информацией между организмами. Мейоз

- Половой процесс • Мейоз • Гомологичные хромосомы • Синапсис • Бивалент
- Редукция числа хромосом • Рекомбинация • Кроссинговер • Хромосомы типа ламповых щёток • Половые хромосомы • Аутосомы



Рис. 125. Последовательность событий в бактериальной клетке при попадании в неё чужой ДНК

Обмен генетической информацией между организмами одного вида (его называют **половым процессом**) происходит у всех живых организмов. Он повышает внутривидовое разнообразие и способствует лучшей приспособленности видов к изменяющимся условиям существования. У животных он обычно связан с размножением, но так бывает не у всех организмов.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС У ПРОКАРИОТ заключается в замещении участка хозяйской ДНК фрагментом ДНК, попавшим в клетку. Раньше или позже ДНК, попавшая в клетку, путём диффузии оказывается рядом со сходным участком хозяйской ДНК. Когда специальные ферменты обнаруживают это, то они вначале разрезают обе цепи ДНК, а потом сшивают их в другом сочетании. В результате в хозяйской ДНК оказываются новые гены, а вырезанный фрагмент хозяйской ДНК подвергается гидролизу (рис. 125).

Чужая ДНК может попасть в бактериальную клетку разными путями. Иногда ДНК-содержащие бактериофаги, покидая клетку, «прихватывают» часть бактериальной ДНК и вносят её в новую бактерию при инфицировании.

Существует специальный перенос ДНК из одной бактерии в другую, который осуществляется при контакте двух клеток. Для такого контакта в ДНК одной из них должен быть ген, ответственный за формирование тонкой ворсинки, которая соединяет цитоплазму двух клеток. Одновременно этот ген инициирует репликацию ДНК, причём так, что одна дочерняя копия остаётся в этой клетке, а вторая направляется по ворсинке в клетку, соединённую с ней. Контакт между клетками часто прерывается задолго до завершения репликации, и присоединённая клетка получает не полную копию ДНК, а только её фрагмент. Он подвергнется процессам, описанным выше, а клетка, отдавшая одну из дочерних копий ДНК, продолжит своё существование с оставшейся копией ДНК.

Таким образом, половой процесс у бактерий непосредственно не связан с размножением. Но если привнесённый участок ДНК имел «хорошие» гены, то получившая его бактерия будет активнее расти и размножаться, и её потомки со временем станут преобладать в популяции.

NB

Обратите внимание, что у бактерий только одна из клеток, участвующих в половом процессе, получает новые гены.

МЕЙОЗ. У эукариот обмен генетической информацией основан на слиянии наборов хромосом двух гаплоидных клеток при образовании зиготы и разделении их на две равноценные группы, в каждой из которых имеются хромосомы и от первой, и от второй гаплоидных клеток (рис. 126 и 127).

Правильное разделение **гомологичных хромосом** (от греч. *homoiós* — одинаковый), т. е. хромосом, содержащих одинаковые гены и имеющих одинаковую



Рис. 126. Чередование событий при возникновении диплоидных и гаплоидных клеток

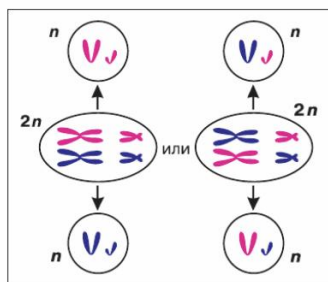


Рис. 127. Два равновероятных варианта ориентации гомологичных хромосом по отношению к полюсам клетки и варианты образующихся гаплоидных клеток

морфологию, достигается в ходе **мейоза** (от греч. *meiosis* — уменьшение). Мейоз отличается от митоза тем, что в ходе деления не только уменьшается вдвое число хромосом, но и происходит их перекombинирование. В результате мейоза из диплоидной клетки возникают четыре гаплоидные, и все они имеют разную комбинацию материнских и отцовских хромосом.

Главным событием мейоза является объединение, или **синapsис**, гомологичных хромосом (гомологичные хромосомы содержат одни и те же гены, но варианты этих генов — *аллели* могут различаться, см. § 39). Соединённые вместе две гомологичные хромосомы образуют **бивалент** (от лат. *bi* — двойной и *valens* — сильный). Число бивалентов равно числу хромосом в гаплоидном наборе, которое принято обозначать буквой *n*. Например, у человека $n = 23$, у плодовой мушки $n = 4$ и т. д.

Так как клетки вступают в мейоз после репликации ДНК, и каждая гомологичная хромосома состоит из двух хроматид, то раньше бивалент называли тетрадой (по числу хроматид).

NB

В отличие от митоза в мейозе происходит два деления: в первом разъединяются биваленты и к полюсам отходят гомологичные хромосомы, во втором к полюсам уходят хроматиды.

В результате мейоза образуются четыре гаплоидных ядра, т. е. происходит **редукция числа хромосом** (от лат. *reductio* — возвращение) (рис. 128). Редукция числа хромосом сопровождается их перекombинированием, или **рекомбинацией**, так как во время деления каждый бивалент ориентируется по отношению к полюсам случайным образом. Число возможных вариантов ориентации зависит от числа хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека число возможных комбинаций составит 2^{23} .

СТАДИИ МЕЙОЗА. Механизмы конденсации хромосом и их движения в мейозе аналогичны тем, которые имеют место в митозе. Так же как в митозе, мейотические хромосомы (в первом делении биваленты) конденсируются, после разрушения ядерной оболочки связываются с микротрубочками веретена деления, двигаются вначале по направлению к экваториальной плоскости клетки, а затем к разным полюсам и после образования оболочек дочерних ядер претерпевают деконденсацию. В мейозе выделяют такие же стадии, как и в митозе, только кроме фаз первого деления (профаза I — телофаза I), имеются профаза II — телофаза II. В прометафазе первого деления с веретеном взаимодействуют не хромосомы, а биваленты, и в анафазе I к полюсам уходят хромосомы, состоящие из двух хроматид. Профаза первого деления мейоза — очень длительный процесс: у млекопитающих она может продолжаться больше двух недель (рис. 128).

Если второе деление мейоза можно отличить от митоза у данного организма только по числу хромосом (во втором мейотическом делении хромосомы присутствуют в гаплоидном числе), то в первом делении мейоза хромосомы ведут себя совершенно особым образом. Прежде всего гомологичные хромосомы объединяются. После объединения они могут обменяться отдельными участками. Обмен происходит в результате разрывов цепочек ДНК в несестринских хроматидах и их пересоединения после репарации. Этот процесс носит название **кроссинговера** (от англ. *crossing-over* — перекрёст). Он приводит к тому, что генетиче-

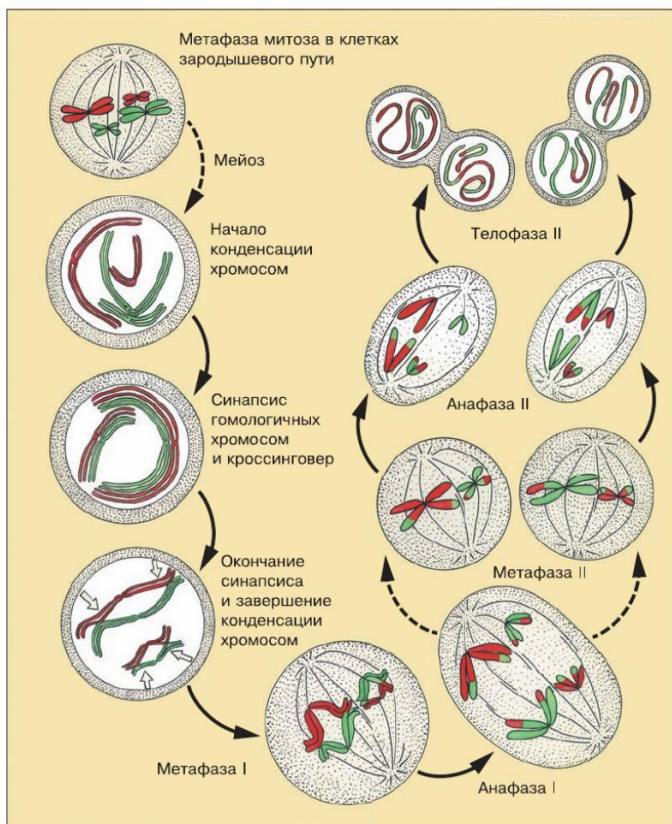


Рис. 128. Схема процесса мейоза. Светлые стрелки — места обмена гомологичных хромосом

ское разнообразие гамет, образующихся у данного организма, увеличивается в огромное число раз (рис. 129).

Отличием профазы I мейоза от профазы митоза служит также то, что многие петли утолщённых и укороченных хромосом остаются неконденсированными и на них происходит транскрипция. Это явление особенно заметно в формирующихся женских половых клетках, где интенсивно синтезируются РНК и белки для будущего зародыша. Хромосомы с отходящими от них неконденсированными петлями хроматина называют хромосомами типа ламповых щёток (рис. 130).

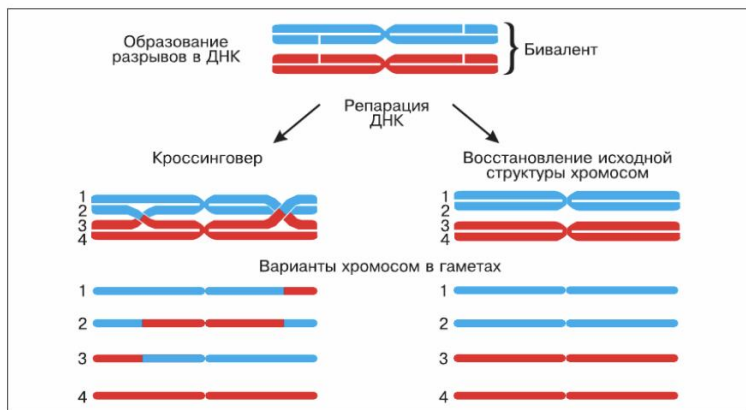


Рис. 129. Варианты репарации разрывов ДНК в профазе I мейоза

Первая метафаза мейоза также отличается от метафазы митоза. Во-первых, в неё вступают не одиночные, а объединённые попарно гомологичные хромосомы, т. е. биваленты. Число бивалентов соответствует гаплоидному числу хромосом. Во-вторых, центромерный район каждой хромосомы в биваленте способен взаимодействовать с нитями веретена, отходящими только от одного полюса клетки. Таким образом, центромерные районы составляющих бивалент хромосом оказываются соединёнными с разными полюсами.

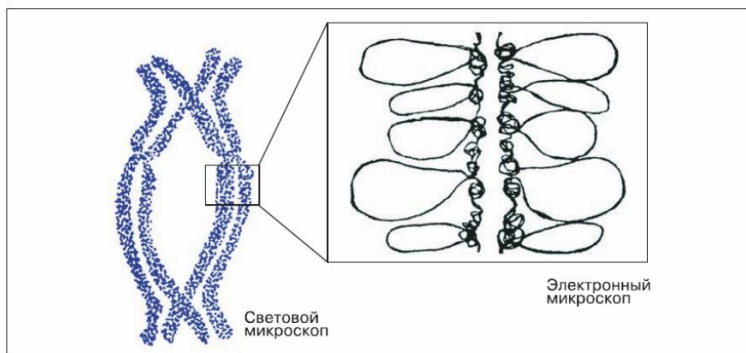


Рис. 130. Участок бивалента с петлями (хромосомы типа ламповых щёток) в профазе первого деления мейоза

NB

Именно попарное соединение гомологичных хромосом в биваленте и обеспечивает правильность расхождения гаплоидных наборов в первой анафазе.

ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ. Не для каждой хромосомы можно обнаружить пару. Например, в кариотипе мужских особей человека, сравнивая хромосомы по морфологии, можно составить только 22 пары. После этого останутся две хромосомы, совершенно не похожие друг на друга: одна короткая, со значительно отличающимися по длине плечами, другая равноплечая, средних размеров. У женских особей такой *гетероморфной* пары нет (рис. 131). Эту пару назвали парой **половых хромосом** (короткую — *Y-хромосомой*, а среднюю — *X-хромосомой*) в противоположность 22 парам **аутосом** (от греч. *autos* — сам). Аутосомы одинаковы у представителей обоих полов; половые хромосомы у одного пола одинаковые, у другого разные. Тем не менее половые хромосомы также образуют бивалент и в первом делении мейоза расходятся в разные клетки.

Все гаплоидные клетки, возникшие в ходе мейоза у женских особей, содержат X-хромосомы. У мужских же особей половина гаплоидных клеток содержит X-хромосому, другая половина — Y-хромосому. Организмы, производящие один тип гамет, называют *гомогаметными*, а производящие два типа гамет — *гетерогаметными*. У человека женские особи гомогаметны, а мужские — гетерогаметны.

Какие две гаплоидные клетки встретятся при образовании диплоидной зиготы — дело случая, но в целом половина зигот будет иметь две X-хромосомы, а другая половина — X- и Y-хромосомы (рис. 132).

X- и Y-хромосомы различаются по размерам, и, следовательно, по числу генов: в X-хромосоме их гораздо больше. Часто в Y-хромосоме располагается несколько генов, которых нет в X-хромосоме: у млекопитающих эти гены обычно определяют развитие мужской особи из зиготы, в которую они попадут при оплодотворении. Если в зиготе оказываются две X-хромосомы, то из неё будет развиваться женская особь.

У птиц и некоторых видов бабочек гетероморфные хромосомы имеют самки, а у самцов обе половые хромосомы одина-

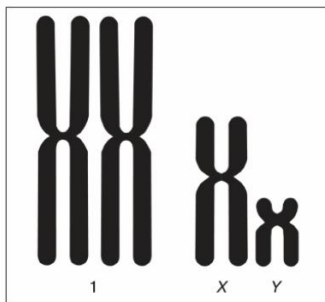


Рис. 131. Первая пара аутосом и гетероморфная пара половых хромосом человека

Тем не менее половые хромосомы также образуют бивалент и в первом делении мейоза расходятся в разные клетки.

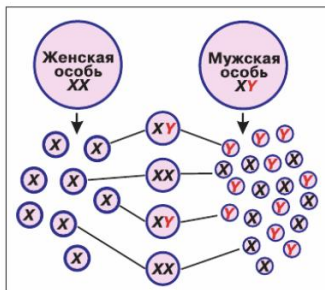
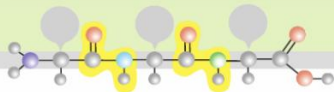


Рис. 132. Хромосомное определение пола



ковы. Их принято обозначать другими буквами — ZW (у самок) и ZZ (у самцов). У тараканов и кузнечиков Y -хромосома отсутствует и пол зиготы определяется числом X -хромосом: если их две, то особь будет женской, если одна, то развитие пойдёт по мужскому типу. Таким образом, пол определяет возникшее при оплодотворении сочетание половых хромосом или относительное количество половых хромосом и аутосом.

НЕХРОМОСОМНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА. Следует отметить, что у животных существуют и другие способы определения пола, не связанные с наличием половых хромосом. Известны виды, у которых пол определяется внешними факторами. Например, личинка мидии, прикрепившаяся к раковине взрослой мидии, развивается в самца, а из личинки, прикрепившейся к камню, возникает женская особь.

Вопросы и упражнения

1. Чем похожи и чем различаются гомологичные хромосомы?
2. Какие процессы в первом делении мейоза характерны только для этого типа деления и не встречаются в митозе?
3. В чём сходство процессов митоза и мейоза?
4. Могут ли гаплоидные клетки претерпевать мейоз? А митоз?
5. От кого из родителей зависит пол потомка у человека; у таракана; у воробья?

Задачи

6. Один из видов аскариды образует два типа гамет при отсутствии кроссинговера. Сколько хромосом в диплоидном наборе у этого вида?
7. Какова вероятность того, что мейотическая редукция числа хромосом у человека не будет сопровождаться их рекомбинированием?

Лабораторный практикум

8. Рассмотрите на препаратах стадии деления клетки во время формирования гамет у растений («Практикум», работа 12 «Изучение мейоза в пыльниках цветковых растений»).

§35

Размножение организмов

- Размножение: половое, бесполое • Соматические клетки • Гаметы • Половая валентность • Репродуктивные органы • Клетки зародышевого пути
- Партеногенез • Вегетативное размножение • Клон • Чередование поколений • Спорофит • Спорангий • Споры • Гаметофит • Гаметангий

Размножение — воспроизводство себе подобных особей — и половой процесс могут осуществляться отдельно друг от друга, как это происходит у прокариот, простейших и грибов. Например, инфузория-туфелька размножается путём деления надвое, а половой процесс осуществляется после конъюгации (от лат.

conjugatio — соединении) двух особей. Две инфузории соединяются своими ротовыми аппаратами, образуя цитоплазматический мостик. Макронуклеусы разрушаются, затем каждый микронуклеус претерпевает мейоз, в результате у обеих инфузорий оказывается по четыре гаплоидных ядра, три из которых деградируют. Оставшееся ядро делится митозом, одно из образовавшихся ядер остаётся в материнской клетке, а другое по цитоплазматическому мостику отправляется в клетку партнёра. Обменявшиеся гаплоидными наборами инфузории разъединяются и продолжают самостоятельное существование (рис. 133). Таким образом, у инфузорий обмен генами и размножение — два независимых процесса. Когда половой процесс и размножение объединяются, говорят о **половом размножении**.

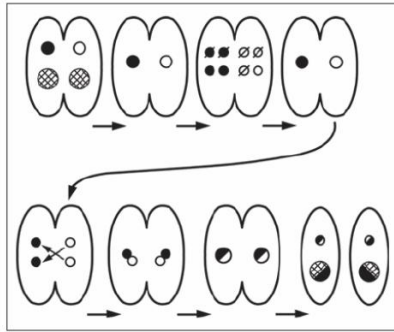
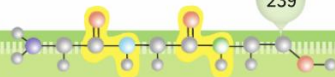


Рис. 133. Схема конъюгации у инфузорий

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. Половое размножение возникло у простейших и обнаружено у всех изученных эукариотических организмов. При **половом размножении** в воспроизводстве потомства обычно принимают участие два родителя. Они производят половые клетки — **гаметы** (от греч. *gamete* — жена, *gametes* — муж), и при их слиянии (*оплодотворении*) образуются разнообразные особи, которые наследуют часть генетической информации от одного родителя, часть — от другого.

При половом размножении сливаться могут не любые клетки, а только обладающие разной **половой валентностью** — набором контрастирующих признаков, позволяющим им объединяться. У животных такие клетки производятся особями разного пола, у многих цветковых растений — разными частями цветка. У многих видов грибов и у некоторых простейших нет мужских и женских особей, а имеются два варианта организмов с разной половой валентностью, их называют **штаммы (+)** и **штаммы (-)**, только в таком сочетании их клетки могут объединиться.

У большинства многоклеточных организмов существуют **репродуктивные органы**, которые специализируются на выполнении функции размножения. У животных эти органы обычно называют **половыми**, именно в них происходит размножение клеток, способных дать начало новому организму, — **клеток зародышевого пути**. Органы полового размножения растений называют **генеративными**. У организмов, для которых известен один путь воспроизводства — половое размножение, только клетки зародышевого пути могут превратиться в половые клетки и продолжить себя в следующем поколении. А нервные, эпителиальные, мышечные и соединительнотканнные клетки (их называют **соматическими клетками**, от греч. *soma* — тело), как бы сильно ни отличались друг от друга, разделят одну судьбу — погибнут со смертью организма.



Образование половых клеток у животных осуществляется в два этапа. На первом этапе клетки зародышевого пути размножаются путём митоза. Затем эти клетки вступают в мейоз, в результате которого возникают гаплоидные половые клетки.

NB

Способность к мейотическому делению — отличительная черта клеток зародышевого пути. Соматические клетки делиться мейозом не умеют.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ. Разновидностью полового размножения является **партеногенез** (от греч. *partenos* — девственница, *genesis* — возникновение), при котором новый организм развивается из материнской половой клетки без оплодотворения. Партеногенетическое размножение описано для тлей, дафний, скальной ящерицы, некоторых рыб и ряда других животных.

При партеногенезе самка откладывает диплоидные или гаплоидные яйца, соответственно диплоидными или гаплоидными будут её потомки. Гаплоидное потомство вырастает из яиц, прошедших мейоз. Так, у многих перепончатокрылых насекомых, в том числе и у медоносной пчелы, яйцеклетки образуются в результате мейоза и являются гаплоидными. Они могут быть оплодотворены, а могут развиваться партеногенетически. Пчелиная матка, например, откладывает как оплодотворённые, так и неоплодотворённые, гаплоидные. Из диплоидных яиц развиваются самки (в зависимости от кормления личинок они будут рабочими пчёлами или матками), а из гаплоидных в результате партеногенетического развития рождаются самцы, или трутни.

Что касается диплоидного потомства, то яйца могут возникать в результате различных событий. Часто диплоидные яйцеклетки образуются путём обычного митоза без уменьшения числа хромосом и их рекомбинирования; например, так образуется многочисленное летнее потомство у тли. Развивающиеся организмы при этом полностью идентичны материнскому. У некоторых видов партеногенетическое потомство возникает из клеток, которые образовались после первого деления мейоза, или из клеток, которые прошли оба деления мейоза, но затем слились попарно. В таком случае потомство не будет копией материнского организма.

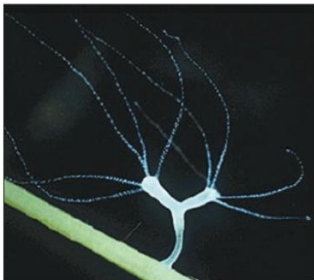


Рис. 134. Почкующаяся гидра

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. У многих видов наряду с половым размножением имеется возможность размножаться бесполом путём. При **бесполом размножении** новые особи образуются из одной или нескольких клеток только одного (материнского) организма (гаплоидного или диплоидного) путём митотических делений. В этом случае дочерние организмы по генетической информации обычно идентичны друг другу и материнской особи. Следовательно, новые организмы, возникшие бесполом путём, представляют собой **клоны** (от греч. *clon* — ветвь), т. е. точные генетические копии материнской особи.

Большинство одноклеточных организмов размножаются делением, обычно одна клетка делится на две. Однако обнаружено, что малярийный плазмодий (представитель простейших; паразит, вызывающий малярию у человека), попав в клетку печени, способен быстро образовать несколько сотен ядер, каждое из которых вместе с «кусочком» цитоплазмы одевается плазматической мембраной. Затем клетка печени разрывается, и множество дочерних особей отправляются заражать следующие клетки. Такой вариант бесполого размножения получил название **шизогонии** (от греч. *schizo* — расщепляю и *gonea* — размножение).

Среди низших животных описана группа червей, у которых имеется редкий тип бесполого размножения — **фрагментация**. Это немертины — морские животные со слабо дифференцированными клетками и высокой способностью к регенерации. Разорвавшись на несколько частей, они способны достроить каждую до целого организма. Фрагментацией размножаются некоторые нитчатые водоросли. Способность к бесполому размножению сохранили такие животные, как губки, кишечнорастные, плоские черви, оболочники. У этих организмов образование новой особи происходит либо путём почкования (рис. 134), либо делением, после чего каждая обособившаяся часть достраивается до целого.

Широко распространено бесполое размножение у растений. Так, многие растения размножаются клубнями, луковицами, отводками, даже листьями, т. е. новые растения возникают из вегетативных органов материнского растения. Этот тип размножения так и называют — **вегетативное размножение** (рис. 135).

Все описанные выше способы бесполого размножения, по сути, представляют собой **клонирование**, так как получаемое потомство является полной генетической копией организма, послужившего донором материала для размножения.

В настоящее время процедуру клонирования используют для размножения сельскохозяйственных и декоративных растений. Вначале небольшие кусочки ткани нужного растения проверяют и, если необходимо, обеззараживают, а затем размножают клетки в стерильных условиях на искусственной питательной среде. Потом, воздействуя на клетки гормонами, вызывают их дифференцировку и превращение в растение. Таким путём получают большое количество генетически однородных здоровых растений нужных сортов. (Об успехах в области клонирования животных см. § 55).

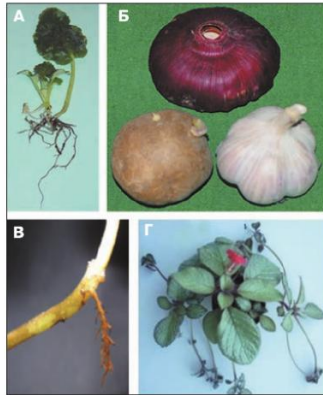


Рис. 135. Вегетативное размножение: А — листовый черенок узамбарской фиалки с образовавшимся молодым растением; Б — органы вегетативного размножения (клубнелуковица гладиолуса, клубень картофеля, луковица чеснока); В — стеблевой черенок растения с образовавшимся корнем; Г — размножение ползучими стеблями у эписции

Существует ещё один вид бесполого размножения — с помощью **спор (споруляция)**. Споры бывают разные. Бактерии формируют споры, но не для размножения, а лишь для сохранения клетки в нестабильных условиях существования (см. § 22).

У простейших и грибов могут формироваться споры, которые не только обеспечивают сохранение клетки при ухудшении условий среды обитания, но и служат для размножения. Такие споры также имеют защищающую их плотную оболочку и, как правило, запас питательных веществ. Так, например, у гаплоидной нитчатой водоросли спирогиры описано образование диплоидных **зигоспор** в результате сближения двух разных нитей («+» и «-»), объединения их клеток и последующего перетекания протопласта из клетки одной нити в клетку другой. После слияния ядер зигоспоры окружаются толстой клеточной стенкой, отделяются от нити и погружаются в состояние покоя. В таком состоянии они зимуют, а весной прорастают и вступают в мейоз. Три из четырёх образовавшихся клеток погибают, а оставшаяся клетка делится много раз митозом, образуя споры, при прорастании которых возникнет множество новых генетически одинаковых организмов спирогиры, однако они не будут копиями клеток, образовавших зигоспору. Подобным путём образуются зигоспоры у ряда грибов, и в результате последующего мейоза возникают гаплоидные клетки, которые далее размножаются митозом.

Споры, используемые для размножения и расселения, образуют простейшие, грибы и некоторые растения. Споры могут быть подвижными и неподвижными. Подвижные споры (их называют **зооспорами**), перемещающиеся в водной среде с помощью жгутиков, имеют многие одноклеточные эукариоты, например радиолярии, динофлагелляты, хламидомонады и др.

Гаплоидные одноклеточные зелёные водоросли — хламидомонады часто используются в качестве лабораторных объектов в биологических исследованиях, и процесс размножения у них хорошо изучен. Установлено, что при бесполом размножении взрослая особь один—три раза делится митозом, в результате образуется несколько мелких зооспор, которые, вырастая, становятся полной генетической копией породившего их организма.

В условиях дефицита азота в среде обитания или при других нестабильных условиях существования хламидомонады переходят к половому размножению. Вначале две клетки, обладающие разной половой валентностью, сближаются, объединяются в диплоидную клетку и образуют зигоспору с толстой клеточной стенкой и запасом питательных веществ. После периода покоя зигоспора прорастает, ядро делится мейозом, образуются гаплоидные споры, получившие разные комбинации генов от каждого из родителей, т. е. генетически отличающиеся как друг от друга, так и от обоих родителей.

Голосеменные и покрытосеменные растения размножаются и распростираются семенами, но до того, как появятся семена, в диплоидных растениях в ходе мейоза возникают гаплоидные споры, которые после митотических делений образуют гаметы.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ. Практически у всех видов эукариот обнаружены как диплоидные, так и гаплоидные клетки. Гаплоидные клетки возникают в результате мейоза, а диплоидные — при слиянии гаплоидных клеток.

Некоторые одноклеточные организмы могут размножаться в течение многих поколений без перекомбинирования генетического материала, как в дипло-



Рис. 136. Чередование гаплоидной и диплоидной стадий развития в жизненном цикле организма, для которого известна смена поколений

идном, так и в гаплоидном состоянии (рис. 136), т. е. у них наблюдают *чередование гаплоидной и диплоидной стадий развития* (гаплоидного и диплоидного поколений).

У разных видов грибов обнаружены самые разные варианты жизненных циклов — от размножения только в гаплоидном состоянии до размножения только в диплоидной стадии (рис. 137).

У животных, за редкими исключениями, многоклеточный организм развивается из диплоидных клеток, а гаплоидная стадия представлена только половыми клетками. А среди растений есть такие, у которых самостоятельные многоклеточ-

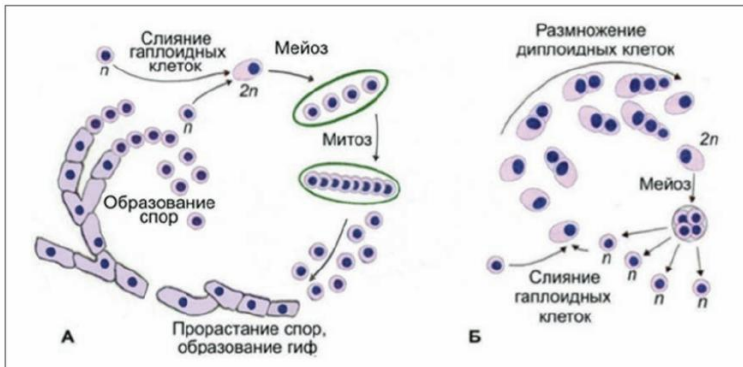


Рис. 137. Чередование полового процесса и бесполого размножения у двух видов грибов. А — хлебная плесень (*Neurospora crassa*), Б — обополюе диплоидные почкующиеся дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*)

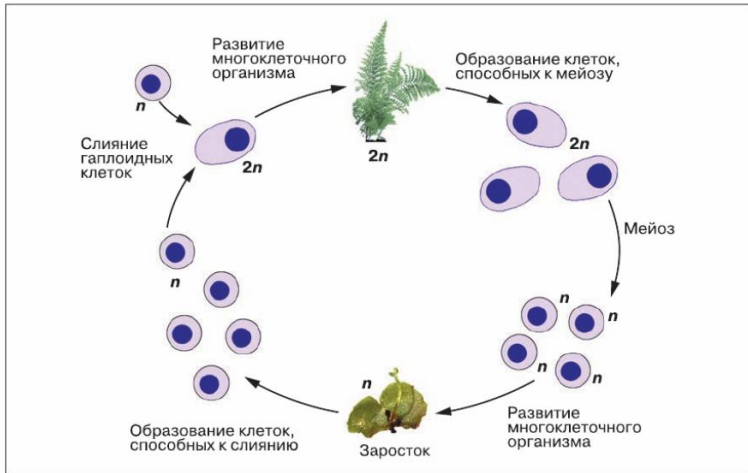


Рис. 138. Чередование гаплоидной и диплоидной стадий развития у папоротника

ные организмы могут возникать и из гаплоидных, и из диплоидных клеток. Это многоклеточные водоросли, мхи, плауны, хвощи, папоротники (рис. 138).

Чередование гаплоидного и диплоидного поколения у растений часто называют **жизненным циклом**. Поколение организмов, развивающееся из диплоидной клетки, — бесполое; его называют **спорофитом**. Поколение, развивающееся из гаплоидных клеток (половое поколение), называют **гаметофитом**.

Гаметофит у плаунов, хвощей и папоротников (его обычно называют *заростком*) представляет собой самостоятельное растение небольших размеров. У плаунов заросток похож на небольшой клубенёк, живущий в почве в симбиозе с грибами, а питание заростков хвощей и папоротников осуществляется за счёт фотосинтеза. У мхов гаметофит является тем растением, которое мы называем мхом, а спорофит развивается на гаплоидном растении. На гаметофите образуются половые органы — **гаметангии**. Мужские гаметангии носят название *антеридии* (от греч. *antheros* — цветущий), а женские — *археонии* (от греч. *arche* — начало и *gone* — рождение). В гаметангиях происходит размножение гаплоидных клеток — гамет.

При слиянии гамет образуется зигота, из которой вырастает спорофит. На спорофите формируется **спорангий** — орган, в котором происходит мейоз и возникают гаплоидные клетки — **споры**. Гаметофиты у семенных растений являются не самостоятельными организмами, а частью спорофита.

Мужские и женские гаметы у растений возникают в гаметофитах в результате митотических делений, в отличие от животных, у которых образование гамет происходит в ходе мейоза.

Вопросы и упражнения

1. В чём разница между терминами «репродуктивные органы» и «генеративные органы»?
2. В чём заключаются принципиальные различия между половым и бесполом размножением?
3. Охарактеризуйте значение бесполого размножения.
4. Ориентируясь на рисунки 136—138, нарисуйте схемы чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у животных и высших растений.
5. Нарисуйте схему чередования диплоидной и гаплоидной стадий развития для медоносной пчелы.
6. Можно ли трутней, родившихся из яиц, отложенных одной пчелиной маткой, называть клоном?
7. Какая связь между фрагментацией и регенерацией?

Задачи

8. Если при партеногенезе в ходе мейоза не происходит кроссинговер, а диплоидные потомки вырастают из клеток, остановившихся после первого мейотического деления, то какое количество разнообразных потомков может быть у самки с $2n = 10$?
9. У некоторых видов партеногенетическое потомство возникает из клеток, которые прошли два деления мейоза, но затем слились попарно. Какое количество разнообразных потомков они произведут, если у этих видов нет кроссинговера, а $2n = 8$?

Лабораторный практикум

10. Познакомьтесь с этапами формирования мужских половых клеток и поведением хромосом в мейозе («Практикум», работа 13 «Мейоз и развитие мужских половых клеток»).

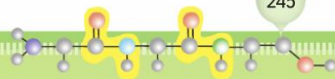
§ 36

Образование половых клеток и оплодотворение

- Сперматозоид • Яйцеклетка • Сперматогенез • Оогенез • Полярные (редукционные) тельца • Оплодотворение: наружное и внутреннее • Зигота
- Спорогенез • Гаметогенез • Пыльцевое зерно • Спермии • Зародышевый мешок • Двойное оплодотворение

Пока не наступил мейоз, клетки зародышевого пути морфологически не отличаются от недифференцированных соматических клеток. Но затем они приобретают свойства, позволяющие им оптимально выполнить свою функцию: встретиться друг друга, соединиться и обеспечить развитие зародыша.

У многих одноклеточных эукариот, например хламидомонады, и ряда грибов имеется два типа половых клеток, причём клетки одного типа не могут соединиться друг с другом, а только с клетками другого типа (см. § 35). В остальном они похожи и размерами, и подвижностью, определяемой жгутиками. Такой тип полового размножения называют *изогамией* (от греч. *isos* — одинаковый и *gamos* — брак). Если женская гамета становится крупнее мужской, но сохраняет подвижность, то говорят об *анизогамии* (от греч. *anisos* — неравный). Анизогамия встречается у некоторых водорослей и мхов.



В ходе эволюции половые клетки изменялись в соответствии с выполняемыми функциями. Клетки одного типа (женские) «сосредоточились» на запасании веществ, обеспечивающих раннее развитие зародыша, и увеличились в размерах в ущерб своей подвижности. Клетки другого типа (мужские) взяли на себя функции поиска яйцеклетки и соединения с ней. Увеличению подвижности способствуют их малые размеры и различные приспособления к перемещению в водной или воздушной среде и проникновению в яйцеклетку. Такой тип полового процесса называют *оогамией* (от греч. *oon* — яйцо и *gamos*).

Половые клетки у животных формируются в половых железах, или **гонадах** (от греч. *gone* — порождающее). Кроме того, в гонадах синтезируются некоторые гормоны, определяющие развитие вторичных половых признаков: *тестостерон* — мужских и *эстрогены* — женских. Также в яичниках синтезируются прогестерон и эстрогены, регулирующие беременность и нормальное развитие плода.

ФОРМИРОВАНИЕ МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У ЖИВОТНЫХ. Мужские половые клетки — **сперматозоиды** (от греч. *spermato* — семя) развиваются в семенниках. Этот процесс называют **сперматогенезом**. Перед тем как вступить в мейоз, клетки зародышевого пути размножаются митозом, а затем проходят мейоз. После мейоза гаплоидные клетки дифференцируются, приобретая способность к движению и проникновению внутрь яйцеклетки (рис. 139,

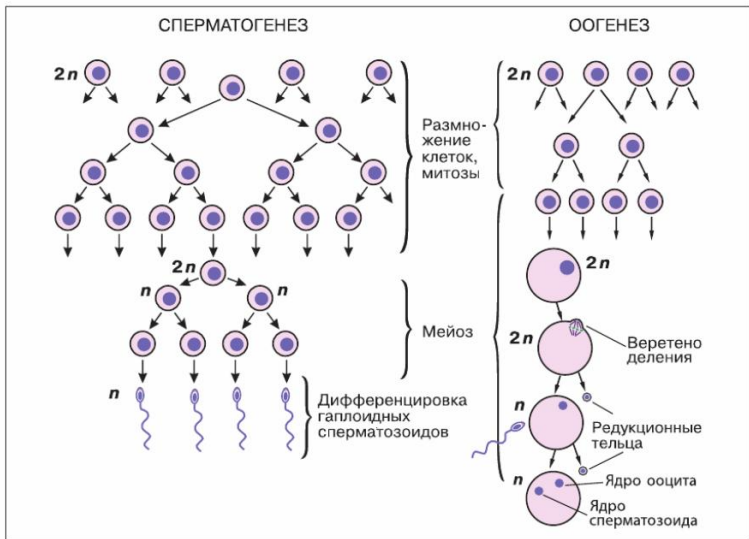


Рис. 139. Схема развития мужских и женских половых клеток и оплодотворения у животных: *слева* — сперматогенез, *справа* — оогенез

(слева). Эта дифференцировка продолжается несколько суток (у человека, например, почти четыре недели). В это время ДНК хромосом плотно упаковывается и ядро уменьшается в размерах. Сокращается объём цитоплазмы, формируются цитоплазматические структуры, характерные только для сперматозоидов. У многих видов аппарат Гольджи образует *акросому* — пузырёк, содержащий ферменты, способные растворить оболочку яйцеклетки в момент оплодотворения. С противоположной стороны ядра, или *головки*, спермия из о дной центриоли вырастает длинный *жгутик*, придающий сперматозоиду подвижность. Основание жгутика окружают митохондрии (рис. 140). Плотная упаковка хромосом в головке сперматозоида и отсутствие цитоплазмы позволяют ему какое-то время сохранять свою целостность вне организма и делают его устойчивым к неблагоприятным воздействиям внешней среды.

ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕНСКИХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У ЖИВОТНЫХ. Женские половые клетки, или **яйцеклетки**, образуются в яичниках. Этот процесс называют **оогенезом**. Так же как и при образовании сперматозоидов, вступление в мейоз будущих яйцеклеток предшествует стадия размножения клеток зародышевого пути путём митоза. Число митотических делений обычно бывает меньше, чем при формировании мужских половых клеток.

В первой профазе мейоза будущая женская половая клетка задерживается гораздо дольше, чем мужская. Она растёт, в цитоплазме образуется множество митохондрий, рибосом, развивается гладкая и шероховатая эндоплазматическая сеть, идёт синтез питательных веществ, которые запасаются в виде желточных и белковых гранул. Поверх плазматической мембраны обычно образуется одна или несколько плотных оболочек. У многих организмов рост клетки осуществляется не только за счёт синтеза РНК (хромосомы типа ламповых щёток) и белков в ней самой, но и благодаря активному транспорту веществ из окружающих клеток, из крови или гемолимфы.

Цитокинез при обоих мейотических делениях проходит так, что практически вся цитоплазма достаётся одной клетке (см. рис. 139, справа). Это и есть яйцеклетка. Клетки, не получившие достаточного количества цитоплазмы (их называют **полярными** или **редукционными тельцами**), раньше или позже погибают. Таким образом, при формировании женских половых клеток из одной клетки, вступившей в мейоз, образуется одна гаплоидная клетка.

Число и размеры половых клеток различны у разных животных. Как правило, яйцеклетки гораздо крупнее других клеток организма. Так, у млекопитающих они имеют диаметр 60—2000 мкм, у лососёвых рыб — 6—9 мм, а у страуса размер яйцеклетки составляет несколько сантиметров.

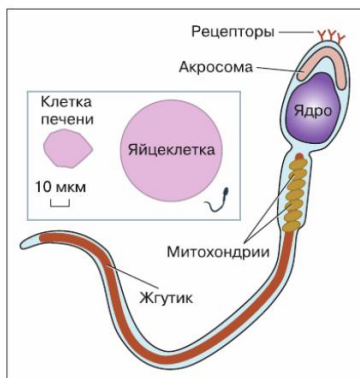


Рис. 140. Относительные размеры соматической клетки, яйцеклетки и сперматозоида человека. Крупным планом показано строение сперматозоида

Наблюдается такая закономерность: чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру (яйцеклетки) и сперматозоиды прямо в воду (наружное осеменение и оплодотворение) и количество икринок у некоторых из них достигает громадной величины. Так, треска вымётывает около 10 млн икринок.

При внутреннем оплодотворении благодаря согласованному поведению самца и самки мужские половые клетки поступают непосредственно в женский организм, вероятность оплодотворения очень высока, и, как следствие, количество половых клеток резко уменьшается.

Очень сильно уменьшено число производимых половых клеток у представителей тех видов, которые заботятся о потомстве. Так, число икринок у живородящих рыб не превышает нескольких сотен, а одиночные осы, обеспечивающие будущих личинок кормом — парализованными насекомыми, откладывают всего около десяти яиц.

На количество производимых яйцеклеток влияет множество других факторов. В частности, существует зависимость между размерами яиц и их количеством: чем крупнее яйца, тем их меньше (например, у птиц).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ. Нахождение яйцеклетки сперматозоидом и их взаимодействие обеспечивают специальные вещества, вырабатываемые половыми клетками. Яйцеклетки выделяют вещества, активирующие движение сперматозоидов, а сперматозоиды — вещества, растворяющие оболочку яйца.

NB

Процесс **оплодотворения** состоит из нескольких этапов: проникновения ядра сперматозоида в яйцо с образованием диплоидной клетки — зиготы, слияния гаплоидных наборов хромосом обеих гамет и активации зиготы к делению и дальнейшему развитию.

У амфибий и многих млекопитающих ядро сперматозоида вместе с центриолю проникает в яйцеклетку, когда она находится накануне второго деления мейоза. Проникновение сперматозоида в яйцеклетку служит сигналом, запускающим второе деление мейоза и одновременно вызывающим образование оболочки, препятствующей проникновению в яйцеклетку других спермиев.

Пока яйцеклетка завершает мейоз, в ядре сперматозоида (его теперь называют *мужским пронуклеусом*) разрыхляется хроматин, и оно становится способным приступить к репликации ДНК. Образовавшееся гаплоидное ядро яйцеклетки (*женский пронуклеус*) также готовится к митозу. Часто независимо друг от друга мужской и женский пронуклеусы проходят и профазу, и только во время прометафазы хромосомные наборы объединяются.

NB

Хотя в слиянии с яйцеклеткой участвует только один сперматозоид, оплодотворение может произойти лишь при определённой концентрации сперматозоидов, так как необходима достаточная концентрация фермента, растворяющего оболочку яйцеклетки.

У некоторых видов, в частности у тутового шелкопряда, в яйцеклетку могут проникнуть несколько сперматозоидов, но сливается с ядром яйцеклетки в норме только один из них, остальные погибают.

Из истории науки

В экспериментах с тутовым шелкопрядом Борис Львович Астауров (1904—1974) обнаружил, что, нагревая яйца бабочек в определённый момент их развития, можно добиться гибели материнского ядра. В таком случае довольно часто в цитоплазме яйцеклетки происходит слияние ядер двух проникших в неё сперматозоидов и образуется диплоидное ядро, которое и приступает к делению. Полученное в таких опытах потомство наследует исключительно отцовские признаки, несмотря на то, что от матери зародыш получил огромную массу цитоплазмы. Развитие зародыша за счёт отцовского наследственного материала без участия ядра яйцеклетки носит название *андрогенеза* (от греч. *andros* — мужчина). Эти эксперименты Б. Л. Астаурова и его сотрудников имели большое значение для понимания роли ядра в передаче наследственных свойств организма.

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У РАСТЕНИЙ.

Процесс формирования половых клеток у растений рассмотрим на примере покрытосеменных. В нём различают **спорогенез** и **гаметогенез**. При формировании мужских половых клеток это микроспорогенез и микрогаметогенез; при образовании женских половых клеток — макро-, или мегаспорогенез, и макро-, или мегagamетогенез.

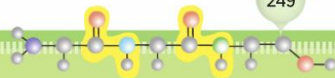
В основе спорогенеза лежит мейоз — процесс образования гаплоидных клеток. Мейозу, как и у животных, предшествует размножение клеток путём митоза.

Микроспорогенез происходит в специальной ткани пыльника, называемой археспоральной, где в результате митозов возникают многочисленные клетки — материнские клетки пыльцы, которые вступают в мейоз. После двух мейотических делений образуются гаплоидные клетки — *микроспоры*. Каждая микроспора покрывается двумя оболочками, защищающими её от внешних воздействий, и развивается в **пыльцевое зерно** (рис. 141). В нём происходят митотические деления. В результате первого образуются две клетки: *вегетативная* и *генеративная*. Позднее генеративная клетка претерпевает ещё один митоз. Образуется две собственно половые клетки — **спермии**.

Макроспорогенез происходит в семязачатке. В нём обособляется одна или несколько археспоральных клеток. Они усиленно растут и становятся гораздо крупнее окружающих их клеток (хотя и не так значительно, как у животных). После мейоза возникает одна крупная и три мелкие клетки, т. е. основная часть цитоплазмы, так же как и в оогенезе, достаётся одной клетке. Мелкие клетки разрушаются, а крупная делится митозом (у большинства цветковых растений 3 раза), но цитокинез не происходит и образуется восьмиядерный **зародышевый мешок** (см. рис. 141).

Фактически зародышевый мешок и пыльцевое зерно — это всё, что сохранилось у цветковых растений от свободно живущего гаплоидного поколения споровых растений.

В дальнейшем вокруг ядер зародышевого мешка формируются самостоятельные клетки, которые распределяются в нём следующим образом. Одна из



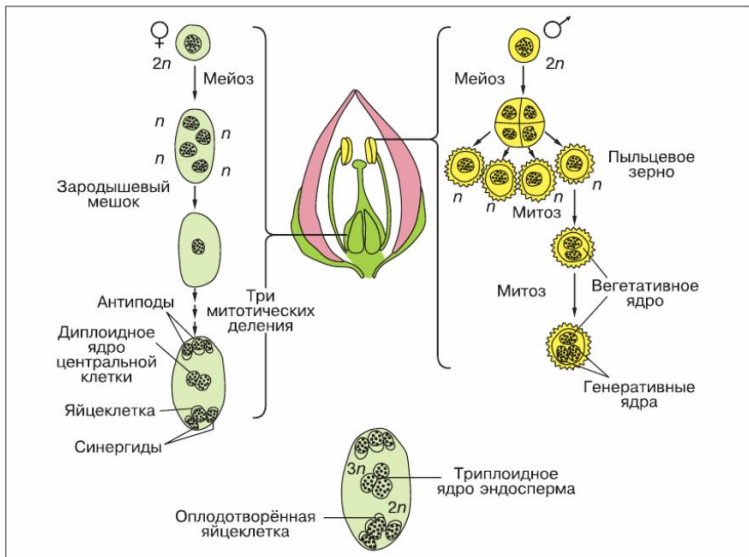


Рис. 141. Схема образования половых клеток у покрытосеменных растений (вверху) и зародышевый мешок после оплодотворения (внизу)

них, являющаяся собственно яйцеклеткой, вместе с двумя клетками-синергидами располагается в том месте, где в семязачаток проникают спермии. В этом проникновении синергиды принимают активное участие.

Три клетки, располагающиеся в противоположной части зародышевого мешка, называют *антиподами*. Антиподы транспортируют питательные вещества из семязпочки в зародышевый мешок.

Две оставшиеся клетки занимают центральное место в зародышевом мешке и очень часто сливаются, образуя диплоидную *центральную клетку*.

Когда в завязь проникнут два спермия, один из них сольётся с яйцеклеткой, дав начало диплоидному зародышу. Второй спермий соединится с центральной диплоидной клеткой. Образуется триплоидная клетка, которая очень быстро размножается и формирует *эндосперм* — питательный материал для развивающегося зародыша (см. рис. 141).

Этот процесс, характерный для всех покрытосеменных, был открыт в конце прошлого века Сергеем Гавриловичем Навашиным (1857—1930) и получил название *двойного оплодотворения*. Детали этого процесса варьируют у разных представителей покрытосеменных растений. Значение двойного оплодотворения заключается, в частности, в том, что обеспечивается активное развитие питательной ткани, опережающее развитие зародыша, уже после оплодотворения.

Вопросы и упражнения

1. Нарисуйте схему чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у покрытосеменных растений.
2. Сравните процессы образования половых клеток и зародыша у животных и покрытосеменных растений.
3. Какие органоиды клетки, по вашему мнению, участвуют в образовании акросомы?
4. В этой главе были рассмотрены особенности онтогенеза и размножения одноклеточных и многоклеточных организмов. Кратко (в 10—15 предложениях) изложите содержание главы.

Задача

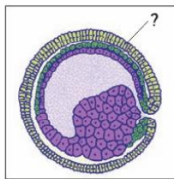
5. Курица произвела за год 256 яиц. Если допустить, что все они — результат размножения одной-единственной клетки-предшественницы, то сколько и каких делений предшествовало образованию всех яйцеклеток у этой курицы?

Лабораторный практикум

6. Изучите стадии сперматогенеза и строение яйцеклетки («Практикум», работа 14 «Сперматогенез и оогенез. Строение половых клеток. Начальные стадии дробления яйцеклетки», опыты 1 и 2).

ГОТОВИМСЯ К ЭКЗАМЕНУ

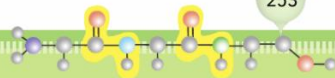
1. Назовите зародышевый листок позвоночного животного, обозначенный на рисунке вопросительным знаком. Образование каких тканей и органов происходит с его участием?
2. Когда в клеточном цикле хроматида превращается в хромосому?
3. Могут ли в результате мейоза образоваться диплоидные клетки? Ответ обоснуйте.
4. Могут ли гаплоидные организмы размножаться? Ответ обоснуйте.
5. У каких организмов пол определяют все хромосомы набора?
6. Деления бластомеров происходят гораздо быстрее, чем деление клеток в культуре или у взрослого организма. Какие стадии клеточного цикла при этом укорачиваются и за счёт чего?
7. В ядре одной соматической клетки человека в начале интерфазы находится 46 молекул ДНК. Сколько молекул ДНК в соматической клетке перед началом митоза (1), перед началом мейоза (2), на стадии второй метафазы мейоза (3), в сперматозоиде (4), в яйцеклетке перед оплодотворением (5) и сразу после него (6)?
8. У пшеницы микроспорогенез занимает около суток, и большая часть времени приходится на профазу I. Так как цветки вступают в деление постепенно, начиная с одного конца колоса, то, приготовив микроскопические препараты пыльников всех цветков, пронумеровав их последовательность, можно наблюдать все стадии мейоза и нюансы переходов одной стадии в другую. Следовательно, можно с уверенностью установить последовательность всех событий мейоза. Перечислите последовательные события, происходящие с хромосомами в течение микроспорогенеза от начала до конца, начиная с предмейотической интерфазы.
9. На каком конце колоска клетки пыльников первыми вступают в мейоз — на верхушке или в основании? объясните ваш ответ.



Предметный указатель

- Автотрофы 77
 Азотистые основания 44
 Анаболизм (ассимиляция) 76
 Антигены 202
 Антитела 203
 Антикодон 108
 Аппарат Гольджи 63
 Апоптоз 121, 231
 АРСаза 108
 АТФ 49
 Аэробы 79
- Белки**
 — интегральные 54
 — каналообразующие 31, 55
 — переносчики (транспортёры) 31, 55
 — периферические 54
 — погружённые 54
 — трансмембранные 54
- Биогенные элементы 17
 Биоинформатика 137
 Брожение 97
 Буферность раствора 18
- Вакуоли 64
 Вирион 129
 Вирусы 12, 128
 Водородная связь 19
 Высшая нервная деятельность 193
- Гаплоидный набор хромосом 124
 Гаметофит 244
 Генетическая информация 103
 Генетический код 105
 Генная инженерия 135
 Геном 125
 — митохондриальный 126
 — ядерный 126
- Геномика 136
Гены 122
 — «домашнего хозяйства» 126
 — регуляторные 115
 — структурные 113
 — транскрипционные 126
- Гетеротрофы 77
 Гетерохроматин 125
 Гипоталамус 187
 Гипофиз 187
 Гистоны 61
 Гликокаликс 59
 Гликолиз 92
 Гликопротеиды 37
 Гомологичные хромосомы 233
 Гормоны 30, 114
 Гуттация 159
- Денатурация 27
 Детерминация клеток 222
- Диплоидный набор хромосом 124
 Дифференцировка клеток 160, 222
 ДНК 44
 ДНК-полимеразы 117
- Иммуниет 200
 Интеграция клеток 196
 Интроны 123
- Камбий 158
 Каменные клетки 155
 Капсид 129
 Кариотип 125
 Катаболизм (диссимиляция) 76
 Клетки-мишени 31
 Клеточная пролиферация 214
 Клеточная теория 12
 Клеточные включения 72
 Клеточные контакты 196
 Клеточные культуры 229
 Клеточный гомеостаз 54, 126
 Клеточный центр 70
 Клеточный цикл 210
 Клонирование 241
 Кодон 106
 Кожно-мускульный мешок 173
 Колониальный организм 147
 Конформация 25
 Коферменты 29
 Ксилема 156
 Кутикула 154
- Лейкопласты 65
 Лиганды 31
 Лизосомы 64
 Липиды 40
- Макроэлементы 17
 Макроэргические связи 50
 Матричный принцип синтеза белка 102
 Межклеточное вещество 162
 Мейоз 234
 Метаанализ 9
Метод
 — дифференциального центрифугирования 14
 — меченых атомов 15
- Микроворсинки 68
 Микротрубочки 69
 Микрофиламенты 68
 Микроэлементы 17
 Митоз 211
 Митохондрии 65
 Мицелий 147
 Многоклеточные организмы 149
 Молекулярная биология 103
 Моносахариды 35
 Муруин 59, 142
 Мышцы 164

- НАДФ 80
 Настии 155
 Натрий-калиевый насос 55
 Нейромедиаторы 57, 114, 199
 Нейрон 185
 Нуклеозид 44
 Нуклеоид 143
 Нуклеотид 45
 Нулевая гипотеза 9
- Обратная транскрипция 132
 Окислительное фосфорилирование 95
 Олигосахариды 35
 Онтогенез 218
 Оогенез 247
 Оператор 113
 Оперон 104
 Органы 150
 - вегетативные 150
 - генеративные 150
- Органеллы 14
- Партогенез 240
 Пептидная связь 24
 Пероксиомы 64
 Пиноцитоз 56
 Плазмалемма 53
 Плазмиды 144
 Плазмодесмы 59, 152, 196
 Пластиды 65
 Плюрипотентные клетки 222
 Полимеры 21
 Полиплоидные клетки 217
 Полисахариды 35
 Полисома 111
 Правило Чаргаффа 47
 Принцип комплементарности 46
 Прионы 33
 Провирус 132
 Прокариоты 12, 142
 Промежуточные филаменты 69
 Промотор 105
 Пропринцентивная система 174
 Протеогликаны 37
 Протеомика 136
 Протисты 146
- Репликация 116
 Репрессор 113
 Ретровирусы 133
 Рибозимы 49
 РНК 44
 - транспортные 108
- РУВИСКО 86
- Секвенирование 136
 Симбиогенез 66
 Симпласт 152
 Синцитий 148
 Системы органов 169
 Склереиды 155
- Слоевице (таллом) 148
 Сперматогенез 246
 Сплайсинг 123
 Спорофит 244
 Статистические тесты 9
 Структура белка 25
 Структурная биология 15
 Субстрат 29, 112
 Сфинктер 176
 Сустав 171
- Теломера 125
 Ткани растений
 - образовательная 152
 - основная 155
 - покровная 154
 - проводящая 156
- Ткани животных
 - мышечные 164
 - нервная 165
 - соединительные 166
 - эпителиальная 162
- Ткань 149, 161
 Тотипотентные клетки 224
 Транскриптомика 136
 Транскрипционные факторы (факторы транскрипции) 31, 114
 Транскрипция 104
 Трансляция 108
 Тропизмы 154
 Тургор 64, 151
- Уровни организации живого 6
 Устьица 154
- Фагоцитоз 56
 ФАД 93
 Факторы роста 31
 Ферменты 29
 Фитогормоны 198
 Фитонциды 154
 Флоэма 156
 Фосфолипиды 41
 Фотодыхание 90
 Фотолиз 82
 Фотосинтез 78
 - аноксигенный 85
 - САМ-фотосинтез 88
 - СЗ-фотосинтез 88
 - С4-фотосинтез 88
 - кислородный 85
- Хемосинтетика 77
 Хлоропласты 66
 Хлорофилл 81
 Холестерол 42
 Хроматида 125
 Хроматин 124
 Хроматография 15
 Хромoplastы 66
 Хромосомы 124



Центриоли 70
 Центромера 125
 Цикл Кребса 92
 Циста 144
 Цитозоль 53
 Цитология 13
 Цитоплазма 53
 Цитоскелет 68
 Цитохромы 81
 Чечевички 155
 Экзоны 122
 Экзоскелет 171

Экзоцитоз 56
 Экспрессия генов 112, 115
 Электрофорез 15
 Эндоплазматическая сеть 62
 Эндоскелет 171
 Эндоспора 144
 Эндоситоз 56
 Эпидермис 154
 Эукариоты 12
 Эухроматин 125
 Ядерный матрикс 61
 Ядерный сок (кариоплазма) 62

Ответы на задачи

Глава V. § 35. 8. 2^5 . 9. $3^n = 81$.

Ответы к рубрике «Готовимся к экзамену»

Глава I. 2. Лизина. 3. С изменением pH. 5. Значение pH в двенадцатиперстной кишке не оптимально для работа пепсина. 10. А — 24 %, Г — 26 %, Ц — 26 %.

Глава II. 1. Осмотическим давлением. 2. Из-за осмоса. 3. Митохондрий больше в тех клетках, которые потребляют больше энергии. 8. 1, 3, 4. 9. Лизосома. 10. 1, 3, 5. 11. В ядре — линейные, в митохондриях — кольцевые и линейные, в хлоропластах — кольцевые. 12. А — 1; Б — 2, 3, 4, 5.

Глава III. 1. в, г, д. 2. Животные — 7 АТФ, бактерии — 2 АТФ. 3. 32. 4. 10. 5. Гликолиз. 6. 17. 7. 18,5. 8. 108. 9. 62,5 %. 10. 367,5.

Глава IV. 1. 3,125 пикограммов. 2. 250. 3. ГАА. 4. 40, 40 и 120. 5. В 16, 36 раз. 8. Состав тетрапептида будет следующим: мет-про-асн-ала, в приведённой цепи ДНК слева находится 5'-конец, справа — 3'-конец. 9. В кодоне ГАГ аденин заменён на тимин. 10. 6 с. 13. Шпильки.

Глава VI. 1. Эктодерма. 2. В анафазе митоза. 3. Да, если делятся тетраплоидные клетки. 4. Могут, но не половым путём, так как для образования сбалансированного набора хромосом в образующихся в первом делении мейоза клетках необходима парность гомологичных хромосом. 5. Да, у пчёл и муравьёв самцы гаплоидны, самки диплоидны. 7. (1) — 92, (2) — 92, (3) — 46, (4) — 23, (5) — 46, (6) — 69. 8. 1) Удвоение хромосом в синтетическом периоде интерфазы; конденсация хроматина и синапсис, или объединение гомологичных хромосом, образование бивалентов; кроссинговер — обмен участками гомологов друг с другом; соединение бивалентов с микротрубочками и выстраивание их в метафазную пластинку; расхождение двуххроматидных хромосом к полюсам; деконденсация, затем конденсация и опять соединение с микротрубочками и выстраивание в метафазную пластинку; расхождение однохроматидных хромосом к полюсам; деконденсация. 2) Питание и воду ткани цветка получают от стебля, поэтому клетки у основания колоса раньше вступают в мейоз.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Часть 1

Как работать с учебником	3
Введение. Биология как наука	4

РАЗДЕЛ 1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ: КЛЕТКА, ОРГАНИЗМ

Глава I. Молекулы и клетки

§ 1. Клетка: история изучения. Клеточная теория	11
§ 2. Особенности химического состава клетки. Неорганические вещества	17
§ 3. Биополимеры. Белки	20
§ 4. Биологические функции белков	28
§ 5. Углеводы	35
§ 6. Липиды	40
§ 7. Нуклеиновые кислоты. АТФ	44
Готовимся к экзамену	50

Глава II. Клеточные структуры и их функции

§ 8. Биологические мембраны. Функции плазмалеммы	53
§ 9. Мембранные органеллы клетки	61
§ 10. Немембранные органеллы клетки	68
Готовимся к экзамену	73

Глава III. Обеспечение клеток и организмов энергией

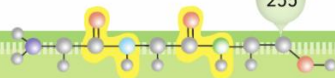
§ 11. Метаболизм. Автотрофы и гетеротрофы	76
§ 12. Фотосинтез. Световая фаза	80
§ 13. Темновая фаза фотосинтеза	85
§ 14. Обеспечение клеток энергией путём окисления органических веществ	91
Готовимся к экзамену	98

Глава IV. Наследственная информация и реализация её в клетке

§ 15. Генетическая информация	101
§ 16. Транскрипция. Генетический код	104
§ 17. Биосинтез белков. Регуляция транскрипции и трансляции	108
§ 18. Репликация ДНК	116
§ 19. Гены, хромосомы, геном	122
§ 20. Вирусы	128
§ 21. Генная инженерия. Биоинформатика	135
Готовимся к экзамену	138

Глава V. Строение и функции организмов

§ 22. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы	141
§ 23. Многоклеточные организмы. Растения	150
§ 24. Ткани животных и человека	160
§ 25. Органы и системы органов. Покровы, опора и движение организмов	168
§ 26. Питание и дыхание организмов	174



§ 27. Транспорт веществ и выделение у организмов	181
§ 28. Регуляция и раздражимость у организмов	186
§ 29. Многоклеточный организм как единая система	195
§ 30. Контроль индивидуальности многоклеточного организма	200
<i>Готовимся к экзамену</i>	208
Глава VI. Индивидуальное развитие и размножение организмов	
§ 31. Самовоспроизведение клеток. Митоз	210
§ 32. Онтогенез. Эмбриональное развитие	218
§ 33. Постэмбриональное развитие	226
§ 34. Обмен генетической информацией между организмами. Мейоз	232
§ 35. Размножение организмов	238
§ 36. Образование половых клеток и оплодотворение	245
<i>Готовимся к экзамену</i>	251
Предметный указатель	252
Ответы на задачи	254
Ответы к заданиям рубрики «Готовимся к экзамену»	254