

## Глава II. Организм

**Организм** (или особь, или индивид) - это неделимая единица живого (лат. organizo - устраивать, придавать стройный вид; individuum - неделимое). Размеры организмов варьируют в широких пределах от микрометров у некоторых бактерий и грибов (это - микроорганизмы) до нескольких десятков метров у растений. Но независимо от размеров организм существует как единое физическое тело и как единое целое взаимодействует с окружающей средой.

### §21. Разнообразие живых организмов, их сходство и различия

Живые организмы различаются по размерам и форме, местам обитания и особенностям поведения и т.д. Эти различия - следствие разной генетической информации, содержащейся в нуклеиновых кислотах, и проявляются они в первую очередь в различиях биохимических процессов, которые происходят в клетках.

Наибольшие биохимические различия мы обнаруживаем у прокариот. Они необыкновенно разнообразны по способам клеточного питания и дыхания, однако, их размеры и формы варьируют незначительно. Большие различия в организации клеток наблюдаются у простейших, особенно у инфузорий. А вот животные, разнообразные по форме и размерам, с точки зрения их клеточной организации оказываются достаточно похожими, то же касается растений и грибов.

Для того чтобы разобраться в необыкновенном разнообразии живых организмов, потребовалось создать специальные способы их классификации. Мы уже знаем, что все организмы можно разделить на прокариотические и эукариотические. Если мы к живым организмам отнесем вирусы, то в этой схеме их нужно расположить отдельно (их различия распространяются на организацию генетического аппарата) (рис. 21 - 1).

Кроме того, все организмы можно разделить на гетеротрофные и автотрофные, фотосинтезирующие и хемосинтезирующие, **одноклеточные** и **многоклеточные** и т.д.

Существует наука - **систематика**, основы которой заложены в XVIII в. шведским естествоиспытателем Карлом Линнеем. Она занимается классификацией живых организмов для того, чтобы можно было ориентироваться во множестве существующих видов. На основе совокупности разнообразных свойств организмов: морфологических, биохимических и др. они объединяются в группы различного соподчинения или ранга - **таксоны** (греч. taxis - строй). **Виды** объединяются в **род**, роды - в **семейство**, семейства - в **отряд** (у растений - **порядок**), отряды - в **класс**, классы в - **тип** ( у растений - **отдел**), типы - в **царство**. Иногда выделяются таксоны промежуточного ранга: подклассы, надотряды и т.п. (рис. 21 - 2).

Предполагается, что система организмов отражает историю их возникновения - **филогенез** (греч. phylon - род, племя и ...генез ) (рис. 21 - 3). Существующая в настоящее время система не является

окончательной - появление новых фактов заставляет снова и снова пересматривать положение организмов в системе (§§44, 49).

Привычные для нас организмы: животные, растения, являются многоклеточными. Кроме них, имеется огромное количество невидимых невооруженным глазом одноклеточных организмов. В биомассе организмов, населяющих Землю, одноклеточные господствуют.

Клетки многоклеточного организма, специализируясь на выполнении различных функций, достигают большего совершенства в их выполнении, чем единичные клетки, вынужденные выполнять все функции одновременно. Поэтому многоклеточный организм может существовать в условиях, недоступных для жизни одноклеточных. Кроме того, многоклеточный организм более устойчив, т.к. в случае гибели одной или нескольких клеток, выполняющих какую-то функцию, оставшиеся клетки могут восполнить и утрату.

Первым этапом на пути возникновения многоклеточности, по-видимому, было объединение одноклеточных организмов в **колонии**. Колония клеток может существовать как единое тело, но все составляющие ее клетки одинаковы по выполняемым функциям и каждая из них может стать родоначальницей новой колонии клеток. Колониальные формы встречаются как у про-, так и у эукариот.

Познакомимся, как устроены представители основных групп живых организмов, особенно с точки зрения строения их клеток.

Прокариоты внешне мало различаются друг от друга, но их биохимическое разнообразие огромно.

По форме клеток различают бактерии шарообразные, или **кокки** (греч. kokkos - зерно), палочковидные, или **бациллы** (лат. bacillum – палочка), спиралевидные, или **спириллы** (новолат. spirilla – завиток), и изогнутые в виде

запятой подвижные **вibriоны** (лат. *vibro* – колеблюсь). Многие почвенные бактерии являются кокками. Кишечная и сенная палочки – это бациллы. Возбудитель сифилиса является спириллой, а возбудитель холеры – вибрионом. Возбудитель гонореи обычно существует в виде диплококков (греч. *diplo* – двойной), возбудитель скарлатины-стрептококк образует цепочки кокков (греч. *streptos* – цепочка). Колонии вызывающих фурункулез стафилококков обычно выглядят как грозди винограда (греч. *staphyle* – виноградная гроздь).

Бактерии принято делить на **эубактерии** (греч. *eu* - полностью и *bakterion* - палочка) и **архебактерии** или **археи** (греч. *archaios* - древний). В свою очередь, среди эубактерий можно отдельно рассматривать **собственно бактерии** и **цианобактерии** (греч. *kyanos* - синий), или **синезеленые водоросли**.

Архебактерии занимают особое положение среди прокариот. Они резко отличаются от остальных прокариот и эукариот по целому ряду биохимических признаков: у них особые фотосинтезирующие пигменты, особое строение имеют липиды мембран и др. В то же время РНК-полимераза архебактерий больше напоминает этот фермент эукариот, чем прокариот. То же можно сказать и об особенностях организации генетического материала. Среди архебактерий много хемосинтезирующих автотрофов. Существует точка зрения, что архебактерий и эубактерий следует рассматривать как разные надцарства.

Синезеленые водоросли, являющиеся фотосинтезирующими автотрофами, отличаются от других прокариот тем, что содержат хлорофилл **a** и используют в качестве донора водорода воду, т.е. выделяют при фотосинтезе кислород. Многие синезеленые способны связывать молекулярный азот. Различные виды синезеленых водорослей можно найти в морской и пресной воде, на поверхности почвы. Их можно обнаружить в Антарктике, где они живут при очень низких температурах, и в горячих источниках, где температура воды достигает 80°C. Именно синезеленые часто вызывают “цветение” воды в озерах и водохранилищах.

Некоторые бактерии, используя энергию солнца, нуждаются в органических веществах как источниках углерода, т.е. являются фотогетеротрофами (например, пурпурные бактерии). Другие бактерии энергию черпают, окисляя органические или неорганические вещества.

Обладая способностью окислять и восстанавливать химические вещества, бактерии оказываются в центре круговорота всех основных биологически важных химических элементов. Круговорот азота и серы без бактерий вообще невозможен (§40). Так, азотфиксирующие бактерии связывают молекулярный азот (§12), а денитрифицирующие возвращают его в атмосферу.

Прокариоты различаются по строению и химическому составу клеточных стенок. Клеточные стенки предохраняют бактерии от набухания в гипотонических растворах. В клеточных стенках располагаются ферменты, обеспечивающие внеклеточное пищеварение бактерий (см. §18).

Не у всех бактерий имеются клеточные стенки. Например, у самых маленьких бактерий, **микоплазм**, диаметр которых равен примерно 100 нм, они отсутствуют.

В 1884 году датский бактериолог Ханс Грам разработал специальную методику окрашивания бактерий. Бактерии, которые окрашиваются по этой методике, называются **грамположительными**, а те, которые не окрашиваются, - **грамотрицательными**. Например, кишечная палочка - *Escherichia coli* (обычный обитатель кишечника) и *Salmonella typhi* (возбудитель брюшного тифа) - это грамотрицательные бактерии. Бактерия *Staphylococcus aureus*, которая вызывает некоторые пищевые отравления и воспаление легких, и молочнокислые бактерии - грамположительные.

У грамположительных бактерий клеточная стенка имеет толщину от 20 до 80 нм. Она состоит из длинных молекул полисахаридов, сшитых короткими пептидами (рис. 21-4). Кроме того, в состав клеточной стенки входят сложные углеводные цепочки, так называемые **тейхоевые кислоты** (их так назвали, потому что они были выделены из клеточной стенки, греч. *teichos* - стенка).

Некоторые антибиотики, например пенициллин, вызывают гибель бактерий, так как нарушают образование клеточной стенки.

Клеточная стенка грамотрицательных бактерий не толще 9 нм и устроена иначе, чем у грамположительных. Слой полисахаридов составляет не больше 1 нм, а над ним располагается дополнительная мембрана (рис. 21 - 4).

Эта мембрана содержит многочисленные белковые поры, через которые хорошо проникают низкомолекулярные соединения (в том числе и молекулы красителя при окраске по Граму). В ее состав входят **липополисахариды**, которые способствуют лучшему прикреплению бактерий к клеткам растений и животных и служат преградой для многих веществ. В частности, они защищают пептиды клеточной стенки от действия антибиотиков.

У многих бактерий клеточные стенки дополнительно окружены полисахаридными **капсулами** - жесткими, плотными и водонепроницаемыми. Капсулы защищают бактериальную клетку от "заглатывания" другими организмами.

Многие из прокариот являются одноклеточными, но есть и многоклеточные формы.

Примером многоклеточной формы прокариот являются колонии миксобактерий - почвенных бактерий. Они питаются органическими веществами, которые расщепляют выделяющимися во внеклеточную среду ферментами. Объединение миксобактерий в колонию приводит к тому, что количество ферментов в среде накапливается, и питание бактерий улучшается.

Среди простейших большинство - это одноклеточные организмы, живущие в водной среде. Среди них есть как гетеротрофы, так и фотосинтезирующие автотрофы, как просто устроенные, так и имеющие сложное строение. Примером просто организованного гетеротрофного простейшего является известная всем амeba (рис. 21 - 5).

Парамеция - представитель инфузорий - пример также гетеротрофного, но более сложно устроенного простейшего (рис. 21 - 6). У нее постоянная форма тела, а подвижность обеспечивается согласованным движением ресничек, которые расположены по всей поверхности тела правильными рядами. Для согласования движения ресничек служит сеть внутриклеточных фибрилл. Питание

осуществляется пиноцитозом через специальный участок цитоплазмы.

Особенностью парамеции, как и других инфузорий, является наличие двух типов ядер: микронуклеусов и полиплоидных макронуклеусов. Процессы транскрипции, обеспечивающие метаболизм парамеции, происходят в макронуклеусе. Дочерние клетки получают в наследство только микронуклеус, из которого возникает макронуклеус. Другими словами, микронуклеус отвечает за хранение генетической информации и передачу ее в поколениях инфузорий, а макронуклеус - за реализацию этой информации во время жизненных процессов простейшего.

При делении некоторых простейших не происходит полного отделения разделившихся клеток и возникает колония, которую, также как у многоклеточных прокариот, можно рассматривать как многоклеточный организм, в котором все клетки одинаковы по строению и выполняют одни и те же функции. Действия клеток хорошо согласованы, и колония существует как единое целое.

Грибы - гетеротрофы, однако, у них нет органов пищеварения. Они выделяют пищеварительные ферменты во внешнюю среду, а затем всасывают питательные вещества всей своей поверхностью. Среди них, кроме многоклеточных, имеются также и одноклеточные организмы. Одноклеточные - это известные всем дрожжи, а многоклеточные - организмы, плодовые тела которых мы обычно называем грибами.

Тело гриба - **мицелий** (греч. *mykes* - гриб)- образуют рыхло расположенные длинные разветвленные нити - **гифы** (греч. *hyphē* - паутина) (рис. 21 - 7). В цитоплазме каждой гифы равномерно расположены ядра, мембраны эндоплазматической сети и аппарата Гольджи, многочисленные митохондрии и вакуоли. У некоторых видов гифы разделены неполными перегородками на отсеки, которые немного напоминают клетки. Плазматическая мембрана окружена клеточной стенкой, в состав которой обычно входит хитин (см. §4). Иногда гифы располагаются плотно друг к другу, формируя плодовое тело. Грибы вездесущи. Среди них много видов, паразитирующих на растениях и животных.

Как устроены растения и животные, вы подробно изучали в курсах ботаники и зоологии. Здесь мы напомним только, что среди низших растений - зеленых водорослей, есть истинные одноклеточные и колониальные организмы.

Среди колониальных форм зеленых водорослей существуют такие, которые напоминают многоклеточный организм, т.к. в них наблюдается разделение клеток по выполняемым функциям. Например, в роде *Volvox* способность к размножению сохраняют лишь некоторые клетки.

Высшие растения, также как и животные, - многоклеточные организмы, разнообразные по размерам и форме.

В отличие от животных, которые являются гетеротрофами, растения - фотосинтезирующие автотрофы. Фотосинтез растений происходит в хлоропластах. Особенностью строения клеток растений является также наличие клеточной стенки, содержащей целлюлозу.

У большинства животных особи дискретны, т.е. отделены друг от друга. Особей такого типа называют **унитарными**. С растениями сложнее. Представьте себе растение садовой земляники с усами или куст смородины. Что считать особью у них? Такие организмы, состоящие из однотипных частей-модулей, называют **модулярными**.

## Вопросы

- Чем истинные многоклеточные организмы отличаются от колониальных?
- Можно ли считать колонию организмом?
- Можно сравнивать организмы по морфологическим признакам, по сходству аминокислотных последовательностей в белках или последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Как вы считаете, какие признаки лучше отражают филогенетическое сходство организмов?
- Заполните таблицу:

	Прокариоты	Простейшие	Грибы	Растения	Животные
Автотрофы					
Гетеротрофы					
Хемосинтезирующие					
Фотосинтезирующие					
Есть ядро					
Есть митохондрии					
Есть хлоропласты					
Есть клеточная стенка					
Состав клеточной стенки					

## §22. Индивидуальное развитие организмов

Индивидуальное развитие особи от момента её выделения в самостоятельный организм и до конца жизни называется **онтогенезом** (от греч. ontos - сущее и генез).

Онтогенез одноклеточных организмов обычно заключается в том, что возникшие после деления дочерние особи растут. У эукариот в это время может происходить замена органоидов материнского организма. При благоприятных условиях достигшая определенного размера клетка опять делится надвое. Т.е. одноклеточные организмы являются потенциально бессмертными.

В ходе онтогенеза у одноклеточных организмов (так же как и у многоклеточных) в ответ на изменения условий внешней среды меняется спектр синтезируемых белков и интенсивность их образования (§20).

Развитие многоклеточных организмов начинается с размножения клеток, их **дифференцировки** (лат. differentia - различие) и формирования органов и тканей. Прежде чем особь сможет самостоятельно двигаться и питаться, может проходить некоторый период, который называют **периодом зародышевого**, или **эмбрионального** (греч. embrion - зародыш), **развития**. **Зародыш** развивается либо в материнском организме, либо в яйце. У родившейся (или вылупившейся из яйца) особи не всегда полностью сформированы все органы и ткани, поэтому 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.

Различные периоды онтогенеза по-разному выражены у разных многоклеточных. Например, у грибов, водорослей и лишайников зародыш отсутствует. Относительная продолжительность различных периодов онтогенеза у разных видов также может отличаться. 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 живет всего несколько часов и после откладывания яиц погибает, например, поденки.

При половом размножении развитие начинается с одной клетки - **зиготы** (греч. zygota - соединенная в пару). Зигота обычно возникает в результате слияния двух половых клеток.

Последовательные этапы зародышевого развития рассмотрим вначале на примере животного организма. Первый этап эмбрионального развития называется **дроблением**. В ходе дробления из зиготы образуется вначале две клетки, затем четыре, восемь и т.д. (рис. 22 - 1). Клетки, возникающие при делениях дробления, называются **бластомерами** (греч. blastos - росток, meros - часть).

Митотические деления следуют быстро одно за другим. У лягушки первые тринадцать делений проходят через каждые 30 минут. Укорочение клеточного цикла достигается за счет того, что одни стадии значительно ускоряются, другие совсем выпадают. Например, резко сокращается стадия синтеза ДНК за счет того, что все репликоны вступают в репликацию

одновременно. Для синтеза ДНК и деления используется энергия и вещества, накопленные ранее в цитоплазме яйцеклетки. Митоз также проходит быстрее.

Дробление у многих животных завершается образованием **бластулы**.

У разных организмов возникающие при дроблении бластомеры располагаются относительно друг друга по-разному. Часто бластула представляет собой полый пузырек, оболочка которого образована одним или несколькими слоями бластомеров. Полость бластулы называется **бластоцелем**. Иногда бластоцель практически отсутствует и бластомеры очень тесно прилежат друг к другу, образуя плотный шар клеток. В этом случае говорят о **моруле** (лат. *mogula* уменьш. от *mogum* - тутовая ягода).

По размерам бластула практически не отличается от зиготы, поскольку в клеточном цикле бластомеров отсутствует стадия роста и после каждого деления клетки становятся все мельче и мельче. Когда число клеток зародыша достигает нескольких сотен или тысяч (у разных видов по-разному), начинается следующий этап эмбриогенеза - **гастрюляция** (греч. *gaster* - желудок) (рис. 22 - 2).

Во время гастрюляции продолжающие быстро размножаться клетки становятся подвижными и начинают активно перемещаться относительно друг друга. В результате в зародыше возникают отчетливо выраженные пласты клеток - **зародышевые листки**. Зародыш становится двуслойным, состоящим из наружного зародышевого листка - **эктодермы** (греч. *ectos* - снаружи, *derma* - кожа) и внутреннего - **энтодермы** (греч. *entos* - внутри). У всех животных, кроме губок, кишечнополостных, и гребневиков, формируется и третий слой - **мезодерма** (греч. *mesos* - средний). Он образуется из клеток, внедряющихся между экто- и энтодермой.

Первые этапы жизни зародыша осуществляются за счет РНК и белков, запасенных материнским организмом в яйцеклетке. В ходе гастрюляции, как и во время дробления, не происходит роста клеток, и, таким образом, зародыш на стадии **гастрюлы** остаётся по размерам похожим на зиготу.

Следующим этапом эмбрионального развития является **гисто- и органогенез**. У позвоночных он начинается с образования зачатка нервной системы (рис. 22 - 3). Это стадия **нейрулы** (новолат. *neurula*, уменьшит. от греч. *neuron* - нерв).

У нейрулы на будущей спинной стороне зародыша обособляется часть клеток эктодермы в виде длинной пластинки. Края пластинки сближаются, образуется вначале желобок, затем трубка, которая оказывается погруженной 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 определенных 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.

Каким образом 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 развитии организмов.

Установлено, что первые этапы дифференцировки определяются цитоплазмой зиготы. Дело в том, что вещества, накопленные при образовании яйцеклетки, располагаются в ее цитоплазме не равномерно. При дроблении дочерние клетки получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки (рис. 22 - 4). 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 начнется с различных участков ДНК. Появление разных иРНК и белков повлечет за собой дальнейшее изменение цитоплазмы и т.д. Меняются не только сами клетки, но и характер их взаимодействия друг с другом.

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, то 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. 22 - 5).

Убедительные факты о взаимовлиянии частей зародыша получены при всевозможных пересадках клеток развивающихся эмбрионов. Так, несколько бластомеров, взятых из любого участка зародыша-**донора** (лат. donare - дарить) на стадии бластулы и пересаженных в другой зародыш-**реципиент** (лат.

recipiens - принимающий), будут развиваться в структуру, определяемую местом пересадки, поскольку развитие пересаженных бластомеров, у которых межклеточные связи только начинают формироваться, будет направляться преобладающими по количеству клетками зародыша-реципиента.

На стадии поздней гаструлы и нейрулы отдельные участки зародыша представляют собой сложные комплексы клеток со сложившимися взаимоотношениями. Взаимовлияние клеток настолько велико, что пересадка участка, состоящего из большого количества клеток, в любое другое место не изменит направления его развития: из кожной эктодермы разовьются производные эктодермы, и из зачатка нервной трубки - нервная система и т.п.

История эмбриологии сохранила сведения о многочисленных экспериментах по пересадке частей развивающихся зародышей. Среди них работы немецкого эмбриолога Ганса Шпемана и его последователей. Они установили, что, если у зародыша на стадии гаструлы взять участок эктодермы, который должен развиваться в нервную трубку, и пересадить его в эктодерму брюшной стороны другого зародыша, находящегося примерно на той же стадии развития, то в месте трансплантации начинает развиваться сначала нервная трубка, затем другие компоненты осевых органов. В результате в зародыше-хозяине возникает вторичный зародыш, который отличается от первичного лишь незначительно величиной. Г.Шпеман назвал это явление **эмбриональной индукцией**, во время которой трансплантант выступает в роли организатора, направляющего развитие окружающих клеток (рис. 22 - 6).

В дальнейшем было обнаружено, что роль индуктора могут играть не только определённые участки развивающихся зародышей, но и вещества самого различного происхождения, например, части растений. Ученые пришли к выводу, что эффект индукции на ранних этапах развития зародыша заключается в том, что клетки в месте трансплантации, повреждённые операцией, выходят из-под контроля сложившихся клеточных взаимоотношений и начинают развиваться в направлении целого организма.

Уже во время дробления по мере увеличения числа бластомеров появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. По мере развития зародыша многие клетки перестают делиться и специализируются на выполнении тех или иных функций - дифференцируются.

Развитие зародышей в той или иной степени зависит от внешней среды. Например, зародыши моллюсков получают из внешней среды воду, кислород, неорганические вещества; эмбрионы рыб и амфибий нуждаются только в кислороде и воде, а в яйца птиц поступает извне лишь небольшое количество кислорода. Что же касается млекопитающих, то их эмбриональное развитие находится в полной зависимости от материнского организма. Зародыш получает от матери и кислород, и воду, и органические и неорганические вещества.

В ходе эволюции выработались строго определенные взаимоотношения развивающихся зародышей с внешней средой. Если изменятся условия внешней среды, нормальное развитие

зародыша может нарушиться, причем незначительное изменение свойств зародыша на начальных этапах развития лавинообразно повлечет за собой многочисленные нарушения структуры и функций организма в более позднем возрасте.

Одной из причин нарушения являются чужеродные для эмбриона химические вещества. Они меняют взаимоотношения клеток, что в последствии приводит к снижению жизнеспособности эмбриона и рождению особи с различными заболеваниями и уродствами.

У одних видов только что родившийся организм отличается от взрослого в основном меньшими размерами и недоразвитием некоторых органов, например, половой системы. В этом случае говорят о **прямом постэмбриональном развитии**. Прямое развитие мы наблюдаем у ряда беспозвоночных (рис. 22 - 7), у рыб, птиц и млекопитающих.

Широко распространено среди самых разных типов животных **непрямое развитие**, или **развитие с метаморфозом** (греч. metamorphosis - превращение). У таких организмов зародышевый период заканчивается рождением личинки, которая иногда даже отдаленно не напоминает взрослый организм. Например, у насекомых с полным превращением, таких как бабочки, мухи, комары (рис. 22 - 7).

Часто у личинок развиваются специальные личиночные - **провизорные** (лат. provideo - предвижу, заранее забочусь) **органы**, которые максимально приспособлены к выполнению основной функции личинки - питания, обеспечивая ее быстрый рост. Часто клетки провизорных органов имеют полиплоидные ядра (§19).

У двукрылых насекомых полиплоидные ядра имеют одну особенность: сестринские хроматиды после репликации ДНК остаются соединенными друг с другом. В результате каждая хромосома утолщается, и её можно увидеть в световой микроскоп. Такие хромосомы называли **политенными** (греч. polys – многочисленный и лат. taenia – лента). Политенные хромосомы двукрылых насекомых стали удобной моделью для изучения функций интерфазной хромосомы (рис. 22 – 8).

Провизорные органы исчезают при превращении личинки во взрослую особь.

У высших растений при половом размножении онтогенез также начинается с зародыша. При делении зиготы тоже образуется две клетки, которые отличаются 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 определенной величине зародыша клетки начинают

дифференцироваться и можно различить закладки будущих тканей и органов растения.

Величина, форма зародыша, его расположение в семени различаются у разных видов растений. Отличается и состав запасных питательных веществ: обычно это жиры и полисахариды, реже белки.

Для прорастания семян различных видов нужны разные сроки периода покоя, различные условия освещения, температуры, влажности. Так, семена пшеницы могут прорасти при температуре 0 - +1°C, 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 Манчжурии около 1000 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 клеток, увеличение их размеров и их специализацию, в результате образуются различные ткани и органы растения - происходит органогенез.

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 происходит нарушение транспорта веществ через мембраны и, следовательно, изменение функционирования клеточных органоидов, клетки начинают реже делиться. На уровне целого организма, как следствие изменений, происходящих на молекулярном и клеточном уровнях, ослабляется функция нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и других систем организма.

Существует несколько гипотез о механизмах старения. Согласно одним, старение является запрограммированным процессом, в результате которого активность генов снижается с возрастом. Другие - предполагают, что старение происходит вследствие накопления повреждений генетического аппарата клетки в ходе онтогенеза.

У растений старение проявляется в истощении клеток, способных к делению, и, следовательно, возможности образования новых побегов. У

многолетних цветковых растений корневая и побеговая система постоянно омолаживаются, и старение этих растений проявляется в том, что в некоторых частях растений начинают происходить разрушительные процессы, например, образуются дупла в стволах деревьев и проплешины в кустарниках и т.д.

Старение многоклеточных организмов неизбежно приводит к прекращению жизнедеятельности организма - его смерти. В то же время, как говорилось выше, у одноклеточных, таких как простейшие, индивидуальная жизнь особи прекращается в результате ее деления.

## Вопросы

- Нарисуйте схему клеточного цикла бластомеров в раннем дроблении.
- Как вы думаете, почему питательными веществами зародыша растений чаще бывают полисахариды и липиды, а реже - белки?

## §23. Многоклеточный организм как единая система

Клетки многоклеточного организма объединены в органы и ткани в зависимости от строения, развития и выполняемой функции. Специализируясь на выполнении определенных функций, клетки многоклеточного организма выполняют их более эффективно, но при этом они становятся более зависимыми от результатов работы других клеток организма. 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 дает сигналы, каким образом организм должен реагировать и т.д. Таким образом, все клетки организма оказываются взаимозависимыми.

Для того, чтобы все клетки организма работали как единое целое, необходима четкая согласованность их деятельности. Другими словами, дифференциация клеток требует их **интеграции** (лат. *integratio* - восполнение).

Согласованное функционирование клеток достигается сложной системой их взаимоотношений. Кроме непосредственных **клеточных контактов**, существуют межклеточные взаимодействия, осуществляемые на расстоянии с помощью специальных химических веществ. Основную функцию координации деятельности многоклеточного организма выполняют нервная система и система желез внутренней секреции.

У млекопитающих насчитывают около 200 типов клеток. Они отличаются размерами и формой, набором и относительным количеством органоидов, наличием специфических гранул и т.п.

Так, в секреторирующих клетках хорошо развиты эндоплазматическая сеть с рибосомами, аппарат Гольджи и имеются различные гранулы, мышечные волокна состоят в основном из актиновых и миозиновых филаментов, в них много митохондрий и т.д.

Еще более значительные различия клеток из разных тканей выявляются при анализе внутриклеточных белков и иРНК. Хотя, как правило, ДНК в ядрах всех клеток организма одинакова, в каждом конкретном типе клеток часть информационных РНК считывается с различных участков ДНК. В этом случае говорят, что имеет место **дифференциальная активность генов**.

Другими словами, в ядерной ДНК имеется информация о работе всех частей организма, но в каждой отдельной клетке используется только часть этой информации, как правило, очень небольшая. Так, у цыпленка в клетках печени считывается информация всего с 2,05%, а в клетках яйцевода с 1,8% ДНК. При этом синтезируемая РНК на три четверти одинакова в обоих типах клеток. Расчеты показывают, что примерно 12 000 генов считываются и в печени, и в яйцеводе, 5 000 генов - только в печени и 3 000 генов - только в яйцеводе.

Гены, транскрипция которых происходит в клетках всех типов, обеспечивают выполнение функций, одинаковых у всех клеток. Например, во всех клетках, синтезируются рибосомные и транспортные РНК, везде нужны белки цитоскелета и т.д. Их иногда называют **генами “домашнего хозяйства”**, в противоположность тем генам, которые определяют выполнение специализированных функций клеток.

Дифференцированные клетки обычно не участвуют в митотических делениях.

У взрослого организма клеточное деление происходит лишь в немногих обновляющихся тканях. У животных это в основном кроветворная, лимфоидная и эпидермальная ткани. В этих тканях клетки через какое-то время заменяются более молодыми. Например, продолжительность жизни эритроцитов в организме человека составляет около 120 суток. В печени и селезёнке старые эритроциты постоянно разрушаются, а в костном мозге из клеток-родоначальниц образуются новые.

Клетки, сохранившие у взрослого организма способность к размножению, называются **стволовыми**. После каждого деления стволовой клетки одна из вновь образовавшихся клеток остаётся стволовой, а другая начинает дифференцироваться в специализированную клетку. Потомки одной стволовой линии могут дифференцироваться в разные типы клеток. Например, все клетки крови возникают из одних и тех же стволовых клеток костного мозга (рис. 23 - 1).

У растений способность к делениям сохраняют клетки **меристемы** (греч. meristos - делимый). Они обеспечивают непрерывное нарастание массы и обновление ежегодно отмирающих частей растения.

Некоторые клетки и в дифференцированном состоянии не теряют окончательно способности к делению. При появлении специальных сигналов они могут вступить в митоз. Химическая природа некоторых сигнальных молекул известна. Их используют для того, чтобы стимулировать деление клеток. Например, лейкоциты крови являются дифференцированными клетками, потерявшими способность к делению. Но если их выделить из крови и обработать стимуляторами митозов, то помещенные в питательный раствор они пройдут несколько клеточных циклов.

Клетки, живущие в искусственной среде (**in vitro** - вне организма, в отличие от **in vivo** - в организме), называют **клеточными культурами**.

Если животные клетки начинают размножаться, то можно наблюдать, как они расползаются по стеклу 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 удается вызвать не у всех клеток. Однако если клетки начали размножаться - это еще не означает, что культура будет существовать бесконечно. После нескольких клеточных циклов, клетки начинают делиться все реже и реже, 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 ученого феноменом Хейфлика, в настоящее время видят в том, что в соматических клетках с каждым клеточным циклом происходит укорочение молекулы ДНК. Связано это с особенностями работы ферментов репликации. Вспомните, как она происходит (§8): ферменты - ДНК-полимеразы строят новую цепь в направлении от 5'- к 3'-концу, по одной цепи синтез идет непрерывно, по другой синтезируются короткие фрагменты, которые затем сшиваются (рис. 8 – 5).

Для начала работы ДНК-полимеразы необходимо, чтобы существовал двуцепочечный участок. Поэтому вначале специальная РНК-полимераза синтезирует фрагмент РНК примерно из 20 рибонуклеотидов. Затем место РНК-полимеразы занимает ДНК-полимераза и продолжает наращивать цепь уже из дезоксирибонуклеотидов. В последующем специальный фермент вырезает фрагмент РНК, и ДНК-полимераза заполняет полученную брешь в направлении от 5'- к 3'-концу. В результате та цепь, которая синтезировалась прерывистым способом, будет полностью комплементарна материнской цепи ДНК. А та цепь, которая синтезировалась непрерывным способом, окажется короче материнской

на длину фрагмента РНК. Таким образом, с каждой репликацией длина молекулы ДНК будет сокращаться.

Каждая молекула ДНК эукариот содержит на концах многочисленные копии коротких последовательностей нуклеотидов, которые не участвуют в транскрипции. Пока укорочение молекулы ДНК происходит за счет этих повторов, клетки функционируют нормально. Но в конце концов укорочение молекулы ДНК начнет сказываться на функционировании клеток. И такие клетки гибнут.

Однако в тех клетках, из которых образуются половые клетки (см. §27) существует фермент-теломераза, который наращивает укороченные концы в направлении от 3'-к 5'-концу. В соматических клетках теломераза отсутствует.

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.

Клеточная специализация усиливается по мере роста и развития зародыша. Зигота представляет собой недифференцированную, или **тотипотентную** (лат. totus - весь и potentia - сила) клетку - из нее возникают все типы клеток организма. Уже во время дробления по мере увеличения числа бластомеров появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. По мере развития зародыша многие клетки перестают делиться и специализируются на выполнении тех или иных функций - дифференцируются. Дифференцированное состояние клетки в значительной степени определяется межклеточными взаимодействиями и состоянием цитоплазмы. 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.

Иногда можно изменить специализацию дифференцированных клеток, заставить их синтезировать другой набор РНК и белков. Это явление лежит в основе процесса **регенерации** (позднелат. regeneratio - возобновление). При заживлении раны, например, клетки, окружающие ее, переходят в недифференцированное состояние, размножаются, а затем дифференцируются в новом направлении.

Регенерировать могут многие растения, а среди животных - кишечнополостные, 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. Но если взять отдельную дифференцированную клетку, выделить из нее ядро и это ядро пересадить в яйцеклетку, предварительно лишенную собственного ядра, то из такой гибридной клетки иногда удается вырастить животное (рис. 23 - 2).

Это свидетельствует о том, что ядро дифференцированной клетки сохраняет информацию обо всех типах клеток организма, а дифференциация клеток определяется цитоплазмой и межклеточными взаимодействиями.

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 называются клеточными контактами. В области клеточных контактов клетки не только скрепляются друг с другом, но и обмениваются между собой молекулами и ионами, что необходимо для нормального функционирования не только отдельного органа, но и организма в целом.

Существуют клеточные контакты двух типов. Первый тип - каналы, через которые клетки могут обмениваться низкомолекулярными соединениями: аминокислотами, нуклеотидами, витаминами, некоторыми гормонами. Например, в сердечной мышце мышечные клетки быстро обмениваются сигналом и действуют одновременно: сердечная мышца сокращается. Клетки могут закрывать и открывать эти каналы.

У животных клеток эти каналы образованы трансмембранными белками, у растений - мембранами (рис. 23 - 3). Именно по таким каналам (их называют **плазмодесмами**) транспортируется сахароза из фотосинтезирующих клеток во все остальные клетки растения (§14).

Второй тип клеточных контактов обнаружен у животных и представляет собой участки, где трансмембранные белки соседних клеток соединяются друг с другом, а изнутри к ним присоединяются нити цитоскелета. Согласованное движение клеток эктодермы при образовании нервной трубки у зародышей (§22) определяется контактами такого типа.

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. §3).

Они постоянно синтезируются, и клетки с их помощью как бы сообщают соседям о своем существовании. При нарушении клеточных процессов синтез простагландинов усиливается, и они распространяются на большее расстояние, вызывая реакцию многих клеток. Так развивается воспалительный процесс, активируется сокращение гладкой мускулатуры. Действие распространенного лекарства аспирина основано на подавлении синтеза простагландинов при воспалительных реакциях.

Есть другие вещества, которые по кровеносному руслу способны достигать самых отдаленных 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** (endon и krino - выделяю) **регуляцию** всех этапов жизнедеятельности организма.

На тот или иной гормон реагируют клетки (**клетки-мишени**), в которых или на плазматической мембране, или внутри имеется соответствующий рецептор, способный связаться с молекулой

гормона. Взаимодействие гормона с рецептором является сигналом для начала синтеза новых или активации уже существующих белковых молекул (§20).

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 липидами (стероидные гормоны), третьи - производными аминокислот (**адреналин**).

Гормоны известны не только у позвоночных, но и у высокоразвитых беспозвоночных животных: моллюсков, ракообразных, насекомых.

У насекомых гормоны (**ювенильные** и **экдизон**) регулируют такие важные этапы жизни организма, как рост, линька, метаморфоз и половое размножение.

Клетки растений также способны вырабатывать гормоны (фитогормоны, от греч. *phyton* – растение), которые регулируют и координируют индивидуальное развитие: **ауксины, гиббереллины, цитокинины**.

Фитогормоны вырабатываются в интенсивно растущих тканях: кончиках корней, верхушках стеблей, в молодых листьях, а затем током жидкости переносятся к другим частям растения, стимулируя их рост и развитие.

У животных, кроме эндокринной, существует **нервная регуляция**. Нервные клетки образуют в организме сеть, соединяющую клетки, которые должны действовать согласовано.

Они обеспечивают очень быструю передачу сигнала конкретным клеткам, для которых он предназначен. По длинным отросткам нервных клеток сигнал передается в виде электрического импульса, а межклеточная передача осуществляется через специальные клеточные контакты химическим путем с помощью **медиаторов** (лат. *mediator* - посредник), вырабатываемых нервными и рецепторными клетками (рис. 23 - 4).

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 организмов животных регулируются совместной деятельностью нервной системы и системы желез внутренней секреции.

## **Вопросы**

- Вспомните, как устроены и работают нервная и гормональная системы организма (9 класс).
- Как вы думаете, какая система, нервная или желез внутренней секреции, возникла в эволюции раньше?
- Какие вещества служат рецепторами в плазматической мембране?
- Какие клеточные процессы, на ваш взгляд, обеспечивают гены “домашнего хозяйства”?
- Заболевание “сахарный диабет” у человека развивается, если организм не может усваивать глюкозу. Как вы думаете, почему введение инсулина иногда помогает больным, а иногда нет?
- В чем особенности нервной регуляции по сравнению с эндокринной?

#### **§ 24 . Контроль целостности и индивидуальности многоклеточного организма**

Живые организмы обладают способностью защищать себя от проникновения чужеродной информации: различных паразитов (вирусов, бактерий, грибов, простейших), а также макромолекул, отличающихся по своему молекулярному составу от аналогичных молекул данного организма, которые могут нарушать согласованную работу клеток.

Защитой служат непроницаемые покровы и специальные выделения, например, фитонциды (греч. *phyton* – растение и лат. *caedo* – убиваю) - у растений и выделения сальных и потовых желез - у животных. Кроме того, у животных существуют клетки - **фагоциты**, которые способны захватывать и разрушать попавшие внутрь микроорганизмы. Все эти приспособления обеспечивают **неспецифическую устойчивость** организмов.

У позвоночных животных существуют также **иммунная система**, которая обеспечивает специфическую реакцию организмов на чужеродные вещества - **иммунитет** (лат. *immunitas* - освобождение, избавление). У них существуют **клеточный** и **гуморальный** (лат. *humor* - жидкость) иммунитет. В его основе лежит способность клеток иммунной системы распознавать **антигены** - вещества чужеродного происхождения - и устранять несущие антигены вещества или клетки.

Иммунная система - это комплекс клеток и синтезируемых некоторыми из них белков, которые входят в состав крови. Поэтому контролю иммунной системы доступны те участки организма, в которые могут проникнуть клетки и плазма крови. Ее задача - 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 (§§4, 6). Таким образом, иммунная система контролирует индивидуальность организма.

Чужеродные вещества - антигены (греч. anti - против и genos - происхождение) - это гетерополимеры с молекулярной массой более 10000: 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 сахара в полисахариде, чтобы вещество было опознано как “чужое”.

Антигены распознаются рецепторами, находящимися на поверхности лимфоцитов. Каждый лимфоцит несет 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. 24 - 1).

У млекопитающих есть два типа лимфоцитов: Т- и В-клетки. названные так потому, что, образовавшись в костном мозге (рис. 23 - 1), окончательно созревают или в тимусе - вилочковой железе (Т-лимфоциты), или в костном мозге у млекопитающих и в фабрициевой сумке у птиц (лат. bursa Fabricii, отсюда - В-лимфоцит).

Взаимодействие антигена с Т-лимфоцитом приводит к тому, что клетка получает сигнал к размножению. Образуется много генетически идентичных клеток - **клон** клеток (греч. clon - отпрыск, ветвь), которые соединяются с антигенами на поверхности клеток, зараженных бактериями или вирусами, и разрушают их. Так развивается клеточный иммунитет.

Связывание антигена с рецептором В-лимфоцита приводит к развитию гуморального (лат. humor - жидкость) иммунитета. Вначале также происходит размножение соответствующего клона клеток, а затем эти клетки активно синтезируют **антитела** (другое их название **иммуноглобулины**) - глобулярные белки, выделяющиеся в плазму крови, и способные соединяться с антигенами (рис. 24 - 1). Таким образом, рецептор В-лимфоцита является как бы образцом антитела, который может синтезировать данный клон клеток.

При встрече с антигенами антитела взаимодействуют с ними и способствуют тому, что антигены либо инактивируются специальным комплексом белков сыворотки крови, либо разрушаются и поглощаются клетками-фагоцитами. У человека фагоцитами являются макрофаги и нейтрофильные гранулоциты (рис. 23 - 1).

В организме млекопитающих есть несколько классов антител, построенных по одному типу. Они представляют собой белки с четвертичной структурой. В них входит четыре полипептида: два одинаковых между собой коротких, два также одинаковых между

собой длинных, другими словами, две легких и две тяжелых полипептидных цепи (рис. 24 - 2).

И в легких, и в тяжелых цепях различают константную и переменную части. Переменные участки образуют активный центр антитела, который взаимодействует с антигеном. Пространственная структура этой части молекул разных антител отличается необычайным разнообразием, которое оценивается миллионами вариантов.

Как закодировано такое разнообразие? Оказалось, что гены иммуноглобулинов устроены специфическим образом (рис. 24 - 3). Прежде всего, они имеют прерывистую структуру: отдельные участки лежат на некотором расстоянии друг от друга. Кроме того, переменная часть молекулы кодируется двумя или тремя (у разных классов иммуноглобулинов) типами последовательностей, каждый из которых состоит из многих сегментов, отличающихся друг от друга.

В эмбриональном развитии при размножении клеток-предшественниц будущих лимфоцитов репликация ДНК в генах иммуноглобулинов идет не подряд, а выборочно: копируется по одной последовательности каждого типа, затем они сшиваются друг с другом и с последовательностью, кодирующей константную часть молекулы. Возникают клетки с разными вариантами генов (более тысячи).

Репликация генов тяжелых и легких цепей происходит независимо. Различные сочетания цепей увеличивают разнообразие антител еще более чем в тысячу раз.

Но и это еще не предел. В клетках-предшественницах лимфоцитов участки ДНК, кодирующие переменную часть иммуноглобулина, подвергаются очень сильному изменению - **мутированию** (лат. mutatio - изменение). В результате число клеток-предшественниц лимфоцитов, каждая из которых способна синтезировать различные иммуноглобулины, достигает огромной величины.

Клеточная теория иммунитета и открытие роли фагоцитоза в борьбе с инфекцией принадлежат русскому биологу Илье Ильичу Мечникову, а теория образования свободных антител предложена немецким иммунологом Паулем Эрлихом. Оба они получили Нобелевскую премию в 1908г. Дальнейшее развитие иммунологии привело к формированию **клонально-селекционной теории** образования антител (лат. selectio - выбор). Ее создание связывают с именем австралийского иммунолога, Нобелевского лауреата Фрэнка Бёрнета.

Иммунитет, развивающийся в ответ на первую встречу с антигеном, называется **первичным**. У иммунной системы есть свойство “помнить” те чужеродные макромолекулы, которые уже попадали в организм прежде. В этом важную роль играют клетки “памяти” (Рис. 24 - 1). При повторной встрече с антигеном, антитела синтезируются быстрее и в большем количестве, и организм быстрее справляется с инфекцией (рис. 24 - 4). Вот почему многими болезнями не болеют повторно.

На этом же явлении основана система предохранения от инфекционных заболеваний, которую называют прививками 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 и поэтому включается синтез антител. При попадании же в организм активных болезнетворных агентов, как и положено, при повторном введении антигена, быстро достигается высокая концентрация антител. Это - **вторичный иммунитет**.

Известно, что прививки, сделанные в детском возрасте против многих заболеваний, вырабатывают иммунитет, который сохраняется до конца жизни. Среди них оспа, полиомиелит и др. 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 мутирует. В результате макромолекулы на его поверхности становятся другими. При новой инфекции такими измененными вирусами прежний иммунитет оказывается не эффективным.

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. Однако у зародыша иммунная система сформирована еще не окончательно. Незрелые лимфоциты зародыша при встрече с антигенами погибают. К моменту рождения организма все лимфоциты, способные вырабатывать рецепторы к собственным макромолекулам, исчезают. Так организм “учит” иммунную систему отличать “свое” от “чужого”.

Антитела в плазме крови существуют недолго, затем они разрушаются. Если ввести в организм чужие антитела, то иммунитет возникнет (**пассивный**), но на короткий срок. Пассивный иммунитет имеется у новорожденных: материнские антитела попали в их организм через плаценту в составе молозива. **Приобретенный пассивный иммунитет** создается при введении в случае угрозы заболеваний антител, выделенных из крови других организмов, например, противокоревой или противостолбнячный иммуноглобулины.

Иммунная система не только защищает организм от проникновения чужеродных веществ. Она осуществляет контроль целостности организма, реагируя на клетки, которые стали “чужими”

для организма в результате изменений их клеточной поверхности. Это раковые клетки. Если иммунная система ослаблена, такие клетки дают начало раковой опухоли.

Характерной особенностью раковых клеток является изменение свойств их поверхности, которое выражается в исчезновении не только рецепторов для приема сигналов, посылаемых другими клетками, но и специальных структур, обеспечивающих межклеточные контакты. Такие клетки выходят из под контроля организма, теряют дифференцированное состояние, бесконтрольно делятся, не реагируя на своих соседей. Отдельные клетки могут обособиться и перенестись током крови из одной части организма в другую. Так происходит **метастазирование** (греч. meta - между, через) опухоли.

Причины возникновения рака - самые различные: это и вирусы (§9), и различные химические и физические воздействия, приводящие к изменению дифференцированного состояния клеток. Но в любом случае измененная клетка только тогда может стать родоначальницей раковой опухоли, когда ослаблен иммунологический контроль.

Иногда происходит сбой в работе иммунной системы, и она начинает синтезировать антитела к каким-то белкам своего собственного организма. Возникает аутоиммунная реакция. Это тяжелейшее заболевание, обычно приводящее к гибели организма.

В некоторых случаях иммунную систему выключают, применяя специальные вещества. Например, когда 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, начнется его отторжение. Подавление иммунной системы предотвратит отторжение, но одновременно делает организм уязвимым для любой инфекции.

Известны случаи, когда иммунная система выключается сама либо в результате врожденного порока, либо вследствие инфекционного заболевания. Таким заболеванием является синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД). Вирус, вызывающий это заболевание, поселяется в клетках одного из типов Т-лимфоцитов и со временем разрушает их. Лишенная этих клеток иммунная система не создает иммунитета, и организм может погибнуть от самой безобидной инфекции.

Борьба с вирусом СПИДа затруднена тем, что он может долгое время находиться в латентном состоянии (§9), и, кроме того, при созревании вирионов они покрываются оболочкой, взятой от плазматической мембраны лимфоцитов. Выработка иммунитета к такому вирусу приводит к тому, что иммунная система начинает атаковать сама себя. Один белок вирусного происхождения все-таки имеется в его оболочке. Но коварство вируса СПИДа заключается еще и в том, что ген, кодирующий этот белок, очень быстро меняется и иммунитет, выработанный к нему, “устаревает” раньше, чем начнет работать.

## **Вопросы**

- Как вы думаете, какие процессы происходят в клетках, синтезирующих антитела, в течение латентного периода (рис. 24 - 4)?
- Сколько ДНК (в г) нужно было бы иметь в клетке, чтобы закодировать 1 млн разных иммуноглобулинов, при условии, что один ген кодирует одну молекулу иммуноглобулина, молекулярная масса которой примерно 70 000?
- Сравните систему защиты организма от вирусной инфекции, основанную на выработке антител, с той, которая базируется на действии интерферона?

## § 25. Гены и признаки организма

Каждый организм характеризуется определенным набором признаков, или **фенотипом** (греч. φένο - обнаруживаю). Признаки определяются совокупностью всех генов организма - его **генотипом**.

Количество признаков - огромно. Каждого человека можно описать по морфологическим особенностям: рост, вес, размер и форма рук и ног, цвет глаз и волос и т.д. Для описания индивида можно использовать биохимические показатели: активность того или иного фермента, содержание сахара в крови, скорость движения белка в электрическом поле и т.п.

Одни признаки можно описать словами: красная окраска лепестков, высокое растение - это **качественные признаки**. Другие признаки можно измерить, например, количество зерен в колоске, количество щенков в помете у собаки, - это **количественные признаки**.

Признак может иметь разные значения у разных индивидов: например, рост у одного будет высокий, у другого - средний, у третьего - низкий, но ни в коем случае рост не может быть и высоким, и низким одновременно. Одинаковые признаки, которые у разных индивидов могут принимать то или иное значение, называют **альтернативными** (лат. alter - другой). Например, глаза голубые или карие, волосы прямые или вьющиеся, содержание сахара в крови повышенное или нормальное - все это альтернативные признаки. Вариантов альтернативных признаков может быть много. Так, цвет волос у человека имеет огромное количество оттенков.

Каждый признак определяется одним или несколькими генами.

Как формируется признак, каков путь от гена до признака, зависит от того конкретного признака, который мы рассматриваем.

Иногда признак определяет непосредственно сам белок, кодируемый одним геном. Такие признаки называют **моногенными**.

Например, признак "серповидноклеточная анемия" у человека определяется заменой одного нуклеотида, которая ведет к замене аминокислотного остатка, несущего отрицательный заряд, на нейтральный (§6). Это, в свою очередь, приводит к тому, что молекулы гемоглобина, не имея одноименного заряда на своей поверхности, слипаются. Поэтому при прохождении через капилляры эритроциты деформируются и закупоривают их. В результате клетки не получают



кислород, развивается анемия, которая сопровождается наличием эритроцитов измененной формы.

Иногда признак определяется не непосредственно кодируемым белком, а продуктом его деятельностью. Например, существует несколько систем определения групп крови: ABO, Rhesus, MN и др. Мы остановимся на рассмотрении ABO-системы.

Имеется четыре группы крови: 0 (или I), A (II), B (III) и AB (IV). Отличия определяются наличием в плазматической мембране эритроцитов гликолипидов, содержащих разные олигосахариды (см. §4) (рис. 25 - 1). Назовем их H, A, и B.

A- и B-олигосахариды возникают из H, если есть ферменты  $\Phi_A$  или  $\Phi_B$  (т.е. гены, несущие информацию о их синтезе). У людей с 0 группой крови ферментов  $\Phi_A$  и  $\Phi_B$  нет, т.е. вместо генов, кодирующих  $\Phi_A$  и (или)  $\Phi_B$ , находится ген, который либо не работает, либо кодирует неработающий фермент. Назовем его ген  $\Gamma^0$ . У тех людей, которые имеют этот ген, на поверхности эритроцитов олигосахарид H остается в неизменной форме. В эритроцитах тех индивидуумов, у которых есть фермент  $\Phi_A$ , образуется олигосахарид A, а тех, у которых есть фермент  $\Phi_B$ , - олигосахарид B (рис. 23-2). У людей с AB-группой крови имеются оба фермента  $\Phi_A$  и  $\Phi_B$ , поэтому на поверхности их эритроцитов есть и олигосахарид A, и олигосахарид B:

Ген	$\Gamma^A$	$\Gamma^B$	$\Gamma^0$
Фермент	$\Phi_A$	$\Phi_B$	нет
Олигосахарид в составе гликолипида в плазматической мембране эритроцитов	A	B	H

Обнаруживается этот признак при переливании крови. Дело в том, что в плазме крови человека могут находиться иммуноглобулины, которые являются антителами для A- и B-олигосахаридов. У человека с группой крови 0 имеются антитела  $\alpha$  и  $\beta$ . У человека с группой крови A - антитела  $\beta$ , с группой крови B - антитела  $\alpha$ , и, наконец, у лиц с группой крови AB антител нет.

Если человеку с группой крови 0 (I) переливать кровь A (II) группы, то  $\alpha$ -антитела реципиента сразу будут взаимодействовать с A-олигосахаридами на поверхности донорских эритроцитов, вызывая их слипание. Это отразится на состоянии организма. При больших порциях перелитой крови несовместимой группы может развиваться шок.

Аналогичный ответ организма с 0 группой крови будет на переливание крови групп B (III) и AB (IV). Получается, что человек с 0 группой является идеальным донором крови, а человек с AB группой - идеальным реципиентом.

При переливании крови от донора с 0-группой в организм реципиента с A-, B- и AB-группами попадают антитела  $\alpha$  и  $\beta$ , однако, их концентрация невелика и они не могут вызвать слипания эритроцитов.

Каждый человек имеет две копии каждого гена: одну он получает в наследство от матери, другую - от отца. Имея три варианта гена, можно получить шесть различных комбинаций:  $\Gamma^0\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^A$ ,  $\Gamma^B\Gamma^B$ ,  $\Gamma^B\Gamma^0$  и  $\Gamma^A\Gamma^B$ , которые и определяют четыре группы крови:

	Г е н о т и п					
	$\Gamma^0\Gamma^0$	$\Gamma^A\Gamma^0$	$\Gamma^A\Gamma^A$	$\Gamma^B\Gamma^0$	$\Gamma^B\Gamma^B$	$\Gamma^A\Gamma^B$
Фенотип	0 (I)	A (II)	A (II)	B (III)	B (III)	AB (IV)

Варианты гена называют **аллелями**, или **аллельными генами** (греч. *allelon* - взаимно).

Обратите внимание, что как вторую, так и третью группу крови имеют индивиды с разными генотипами. Это понятно, т.к. мы знаем, что вторая группа зависит от наличия олигосахарида А, т.е. фермента  $\Phi_A$ , а создается он работой одного аллеля или двух, не имеет значения. Другими словами, при наличии аллелей  $\Gamma^A$  и  $\Gamma^0$  мы наблюдаем проявление в фенотипе только гена  $\Gamma^A$ . В таком случае принято говорить, что аллель  $\Gamma^A$  **доминирует** над аллелем  $\Gamma^0$  или аллель  $\Gamma^A$  является **доминантным** (от лат *dominantis* - господствующий), а аллель  $\Gamma^0$  - **рецессивным** (от лат *recessus* - удаление).

Рецессивный аллель можно обнаружить в том случае, когда организм содержит две его копии, или другими словами, когда аллель находится в **гомозиготном состоянии** (греч. *homos* - одинаковый, равный). Доминантный аллель проявит себя и в гомозиготном, и в **гетерозиготном** (греч. *heteros* - иной, другой и *zygotos*) состоянии.

В случае четвертой группы крови проявляет себя и аллель  $\Gamma^A$ , и аллель  $\Gamma^B$ . Это - **кодоминирование**: аллель  $\Gamma^A$  и  $\Gamma^B$  - кодоминантны относительно друг друга и доминантны в отношении аллеля  $\Gamma^0$ .

Доминантный аллель принято обозначать прописной буквой, а рецессивный - строчной. В случае различных групп крови генотипы можно записать следующим образом:  $\Gamma^0\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^0$ ,  $\Gamma^B\Gamma^0$  и т.д.

Выделяют еще один вариант взаимодействия аллелей - **полудоминирование**, которое можно наблюдать у гетерозигот в тех случаях, когда фермент, за синтез которого ответствен доминантный ген, не "справляется с работой за двоих", и признак носит промежуточный характер. Типичным примером полудоминирования является розовая окраска у цветков гетерозиготных растений, где доминантный аллель отвечает за синтез красного пигмента, а рецессивный - за полное отсутствие пигмента.

В развитии многих признаков принимают участие два и большее количество генов. Рассмотрим хорошо изученный пример развития окраски глаза у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Темно-красный цвет глаз, обычный для этой мухи, определяется сочетанием ярко-красного и коричневого пигментов, которые независимо синтезируются в клетках. При отсутствии коричневого пигмента развивается ярко-красная окраска. Для синтеза коричневого пигмента необходима цепочка реакций, каждую из

которых осуществляет свой фермент. Отсутствие этих ферментов или хотя бы одного из них приведет к формированию ярко-красной окраски глаза. Т.е. для развития признака “наличие коричневого пигмента” необходима совместная работа всех генов, кодирующих ферменты “биохимического конвейера” (рис. 25 - 2). Или, другими словами, требуется **взаимодействие неаллельных генов**.

Если мы вспомним сложную сеть биохимических реакций, протекающих в клетках (§§6, 18 и др.), то станет понятно, что лишь немногие признаки определяются одним геном, для развития же большинства признаков необходимо взаимодействие генов, нескольких или многих. Особенно велико количество взаимодействующих генов при развитии морфологических признаков, например, формы ушей, глаз и пр., т.к. здесь требуется взаимодействие различных типов клеток и, следовательно, различных групп генов. Правильно было бы говорить о влиянии генотипа в целом на развитие того или иного признака или на проявление гена.

С влиянием генотипа на развитие признака связано два интересных явления. Одно из них - **пенетрантность** (от лат. penetrantis - достигающий). Это частота проявления признака. Если в зависимости от генотипа организма признак не проявляется, несмотря на то, что имеется соответствующий ген, то про такой признак говорят, что он обладает неполной пенетрантностью. У человека признаком с неполной пенетрантностью является редко встречаемая шестипалость.

Очень часто признаки с неполной пенетрантностью характеризуются варьирующей **экспрессивностью** (лат. expressio - выражение): шестипалость, например, может быть выражена, как в виде добавочных пальцев, так и в виде только лишних пястных косточек, которые обнаруживаются случайно на рентгеновском снимке.

**Признаки, ограниченные полом**, - типичный пример признаков, развитие которых зависит от генотипа. Это те признаки, которые не проявляются у представителей одного пола или проявляются, но в иной степени. Вы можете вспомнить многочисленные примеры: яркая окраска у некоторых птиц и насекомых, бивни у слонов, рога у северного оленя - все это признаки, характеризующие мужские особи, хотя гены, их определяющие, находятся как у мужских, так и у женских особей, но у последних они не проявляются.

Существует термин - **половой диморфизм** (греч. di - дважды и morphe - форма), для обозначения различий признаков мужских и женских особей.

Взаимодействие генов при развитии признака - это одна сторона сложной организации организма. Так же как каждый признак развивается под контролем многих генов, так и каждый ген влияет на развитие многих признаков.

Влияние гена на развитие многих признаков носит название **плейотропного действия гена**, или **плейотропии** (греч. pleion - более многочисленный, tropos - направление). Таким образом, взаимодействие генов и плейотропия - это следствие системной организации генотипа, т.е. генотип организма, так же как и организм, - единое целое.

Плейотропный эффект гена может быть никак не связан с основным его действием. Например, у домашней кошки известен ген, который обеспечивает белую окраску шерсти и одновременно приводит к глухоте.

## Вопросы

- Как вы думаете, количественные признаки определяются одним геном или многими?
- Кровь какой группы можно переливать человеку, имеющему вторую (третью, четвертую) группу крови?
- Почему не известны антитела к H-антигену?
- Заполните таблицу:

Группа крови	Антигены	Антитела
0		
A		
B		
AB		

- У родителей с группой крови II и III родился ребенок с 0 группой крови. Как это получилось? Какая группа крови может быть у других детей этой родительской пары?

## §26. Мейоз

Генетическая информация о каждом признаке может быть представлена в клетке в виде одной последовательности нуклеотидов, в этом случае клетка называется **гаплоидной** (греч. haploos - одиночный и eidos - вид).

Клетки прокариот гаплоидны. У эукариот две гаплоидные клетки могут сливаться с образованием **диплоидной клетки**. Так возникает зигота при слиянии мужской и женской **гамет** (греч. gamete - жена, gametes - муж).

В диплоидных клетках каждая хромосома имеет пару себе, или **гомологичную хромосому**. Гомологичные хромосомы содержат информацию об одних и тех же признаках, но аллели могут различаться. Число хромосом в гаплоидном наборе принято обозначать буквой *n*. У человека  $n=23$ , у плодовой мушки -  $n=4$  и т.д.

Гаплоидные клетки образуются из диплоидных в ходе специального клеточного деления - **мейоза** (греч. meiosis - уменьшение) (рис. 26 - 1).

В мейоз вступают клетки после репликации ДНК. Главным событием мейоза является объединение, или **синапсис** (греч. synapsis соединение) гомологичных хромосом. Они образуют **бивалент** (лат. bi - двойной и valens - сильный). Затем следует два деления: в первом – делятся биваленты и к полюсам отходят гомологичные хромосомы, во втором – происходит разделение удвоенных хромосом. Таким образом образуются четыре гаплоидных клетки - происходит **редукция числа хромосом** (лат. reductio - возвращение) (рис. 26 -2). Редукция хромосом сопровождается их перекомбинированием, или **рекомбинацией** (лат. приставка ge - повторение), так как во время деления каждый бивалент ориентируется по отношению к полюсам случайным образом. Количество возможных вариантов ориентации зависит от количества хромосом в гаплоидном наборе (рис. 26 - 3).

При слиянии различных гаплоидных клеток число комбинаций возрастает (рис. 26 - 4).

Обмен генетической информацией может происходить и у прокариот. Он не связан с делением и называется **половым процессом**: две бактерии сближаются, и из одной в другую перемещается часть молекулы ДНК. Затем эта ДНК встраивается в ДНК клетки-реципиента, замещая собой гомологичный участок ДНК. Замещенная ДНК сразу же разрушается внутриклеточными нуклеазами.

У эукариот во время мейоза происходит конденсация хромосом, образуется веретено деления, и поэтому по аналогии с митозом в мейозе выделяют профазу, метафазу, анафазу и телофазу первого деления (или профазу I, метафазу I, анафазу I и телофазу I) и профазу, метафазу, анафазу и телофазу второго деления (или профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II). Профаза первого деления мейоза - очень длительный процесс: у млекопитающих она продолжается больше двух недель. В ней происходят события, которых нет при митотическом делении, прежде всего - это синапсис гомологичных хромосом.

Если второе деление мейоза можно отличить от митоза у данного организма только по количеству хромосом (во втором мейотическом делении хромосомы присутствуют в гаплоидном числе), то в первом делении мейоза хромосомы ведут себя совершенно особым образом. Кроме того, что гомологичные хромосомы объединяются, они могут обмениваться отдельными участками. Это происходит в результате разрыва цепочек ДНК и их репарации. Если разорвутся две цепочки ДНК, принадлежащие разным гомологам, то при репарации иногда может получиться так, что ДНК одного гомолога окажется соединенной с ДНК гомологичной хромосомы. Этот процесс носит название **кроссинговера** (англ. crossing-over - перекрест). Он приводит к тому, что участки хромосом обмениваются и благодаря этому разнообразие гамет,

образующихся у данного организма, увеличивается в огромное число раз (рис. 26 - 5).

Характерной особенностью профазы I мейоза в отличие от митоза является то, что, несмотря на конденсацию хромосомы многие петли остаются неконденсированными и на них происходит транскрипция. Особенно интенсивно синтез РНК идет при формировании женских половых клеток. У некоторых видов в ядрах созревающих женских половых клеток можно видеть хромосомы с отходящими от них деконденсированными петлями хроматина, на которых идет транскрипция РНК. Их называют "**хромосомами типа ламповых щеток**" (рис. 26 - 6).

Первая метафаза мейоза также отличается от метафазы митоза, во-первых, тем, что в неё вступают не одиночные, а объединённые попарно хромосомы, т.е. биваленты. Количество бивалентов соответствует гаплоидному числу хромосом. Во-вторых, центромерные районы каждой хромосомы в отличие от метафазы митоза способны взаимодействовать с нитями веретена только от одного полюса. Таким образом, центромерные районы составляющих бивалент хромосом оказываются соединёнными с разными полюсами.

Для того чтобы произошло правильное разъединение двух гаплоидных наборов, вначале хромосомы попарно соединяются. В основе объединения лежит комплементарное взаимодействие отдельных участков цепей ДНК. Гомологичные хромосомы одинаковы по размерам, расположению центромерных районов и последовательности чередования генов, хотя аллели могут различаться.

Однако не всегда для всех хромосом можно обнаружить пару. Например, при сравнении морфологии хромосом в кариотипе мужских особей человека обнаруживается, что парами можно расположить только 44 хромосомы. После этого останется две хромосомы, совершенно не похожие друг на друга: одна короткая, одноплечая, другая - двухплечая, средних размеров. У женских особей такой **гетероморфной пары** нет (рис. 26 - 7). Эту пару назвали **парой половых хромосом** (одноплечую - **Y**-, а двухплечую - **X-хромосома**) в противоположность 22 парам **аутосом** (от греч. autos). Аутосомы одинаковы у представителей обоих полов, половые хромосомы у одного пола - одинаковые, у другого - разные.

X- и Y-хромосомы отличаются по размерам, следовательно, и количеству генов: в X-хромосоме их гораздо больше. Часто в Y-хромосоме располагается несколько генов, которых нет в X-хромосоме: у млекопитающих они обычно определяют развитие мужской особи из той зиготы, в которую они попадут при оплодотворении. Если в зиготе оказываются обе X-хромосомы, то она будет развиваться в женскую особь.

В мейозе X- и Y-хромосомы синаптируют друг с другом и в первом делении расходятся в разные клетки. Во всех гаметах, образованных женскими особями, содержатся X-хромосомы, а

мужские гаметы различаются: в половине находится X-хромосома, в половине - Y. Какие две гаметы встретятся при образовании каждой конкретной зиготы, - это дело случая, но в целом половина зигот будет иметь две X хромосомы, половина - X и Y (рис. 26 - 8).

У некоторых видов, например бабочек, гетероморфные хромосомы имеют самки, а у самцов обе половые хромосомы одинаковы. У тараканов и кузнечиков, Y- отсутствует, и пол зиготы определяет количество X-хромосом: две X - особь будет женской, одна - развитие пойдет по мужскому типу.

## Вопросы

- Сколько типов гаплоидных клеток может образоваться за счет случайного комбинирования хромосом у человека? У плодовой мушки? У других видов (см. таблицу в § 14)?
- Нарисуйте диплоидные клетки второго поколения со всеми возможными вариантами хромосом (рис. 26 - 4)?
- Сколько хроматид идет к каждому полюсу в анафазе II, если соматическая клетка данного организма имеет 28 хромосом? Каково число бивалентов в профазе I такого организма?
- В чем вы видите принципиальные отличия процесса мейоза от митоза? В чем сходство этих двух типов деления?
- Чем похожи и чем различаются гомологичные хромосомы?
- Нарисуйте варианты хромосом, которые образуются при расхождении этого бивалента

## §27. Размножение организмов

Размножение - воспроизводство себе подобных особей - универсальное свойство живых организмов. У одних видов в воспроизводстве потомства принимают участие два родителя. Они производят гаметы, и при слиянии образуются разнообразные особи, которые наследуют часть генетической информации от одного родителя, часть - от другого. Это - **половое размножение**.

Существуют разные способы размножения, при которых появление новых особей связано только с одним организмом. В этом случае дочерние организмы по генетической информации обычно идентичны друг другу и материнской особи.

Сливаясь 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.

Практически у всех видов эукариот обнаружены как диплоидные, так и гаплоидные клетки, т.е. наблюдается чередование

**гаплоидной и диплоидной стадий** развития. Некоторые одноклеточные организмы могут размножаться в течение многих поколений без рекомбинирования генетического материала, как на диплоидной, так и на гаплоидной стадии (рис. 27 - 1).

У других одноклеточных организмов размножаются только гаплоидные или только диплоидные клетки (рис. 27 - 2).

Многоклеточный организм развивается при размножении клеток путем митоза. У низших растений, таких как мхи и папоротники, образуются многоклеточные организмы и на гаплоидной, и на диплоидной стадии (рис. 27 - 3). У животных за редкими исключениями многоклеточный организм развивается из диплоидных клеток, а гаплоидная стадия представлена только половыми клетками.

Организмы высших растений развиваются из диплоидных клеток, но при формировании половых клеток гаплоидные клетки после мейоза претерпевают ряд митотических делений (см. § 28).

У большинства многоклеточных организмов только часть клеток специализируется на выполнении функции размножения, это - **репродуктивные органы** (лат. приставка *ge* и *produco* - создаю).

Именно в них происходит размножение клеток, способных дать начало новому организму. Несмотря на наличие репродуктивных органов, у ряда организмов сохраняется способность размножаться другими частями тела. Так, известно много растений, которые можно размножать клубнями, черенками, отводками, даже листьями, т.е. использовать для выращивания нового организма вегетативные органы материнского растения. Такой тип размножения называют **вегетативным** (рис. 27 - 4).

У животных способность к такому типу бесполого размножения сохранили губки, кишечнополостные, плоские черви, оболочники. У этих организмов образование новой особи происходит либо путем почкования (рис. 27 - 5), либо делением, после чего каждая обособившаяся часть достраивается до целого.

При бесполом размножении новые особи образуются из одной или нескольких клеток материнского организма (гаплоидного или диплоидного) путем митотических делений. Таким образом, их клетки получают ту же самую наследственную информацию, которая содержалась в клетках материнского организма. Следовательно, новые организмы, возникшие бесполом путем, представляют собой клон, являясь точными генетическими копиями материнской особи.



Репродуктивные органы, в которых образуются половые клетки, у растений называют **генеративными** (лат. genero - рождаю) в противоположность вегетативным (листья, корни, побеги), а у животных **половыми органами** (в противоположность **соматическим** от лат. soma - тело). Образование половых клеток происходит в два этапа: на первом этапе происходит размножение будущих половых клеток путем митоза. Затем эти клетки вступают в мейоз, в результате которого возникают гаплоидные половые клетки.

Разновидностью полового размножения является **партеногенез** (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 других животных. Образование яйцеклетки при партеногенезе, как правило, происходит путем обычного митотического деления без редукции числа хромосом и их перекombинирования. Развивающиеся организмы при этом будут полностью идентичны материнскому.

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 и партеногенетически. Пчелиная матка, например, откладывает как оплодотворенные, диплоидные яйца, так и неоплодотворенные, гаплоидные. Из диплоидных яиц развиваются самки (в зависимости от кормления личинок - рабочие пчелы или матки), а из гаплоидных в результате партеногенетического развития возникают трутни.

## Вопросы

- В чем разница между терминами "репродуктивные органы" и "генеративные органы"?
- Каковы принципиальные различия между половым и бесполом размножением?
- Каково значение бесполого размножения?
- Могут ли мейозом делиться гаплоидные клетки? А митозом?
- Ориентируясь на рисунки 27 - 1, 27 - 2 и 27 - 3, нарисуйте схемы чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у животных и высших растений.
- Попробуйте нарисовать схему чередования диплоидной и гаплоидной стадии развития для медоносной пчелы.

## § 28. Образование половых клеток и оплодотворение

Половые клетки устроены так, чтобы успешно встретиться, слиться друг с другом и обеспечить развитие зародыша.

Мужские гаметы, обычно мелкие и подвижные, образуются в большом количестве, а неподвижные или малоподвижные женские

половые клетки крупнее и несут запас питательных веществ, за счет которых идет развитие зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Особенно хорошо это выражено у животных.

У некоторых одноклеточных водорослей и простейших половые клетки, обладая разной половой валентностью, не отличаются по размерам и подвижности. Это - **изогамия** (греч. isos - равный и gamos - брак). Если женская гамета, сохраняя подвижность, становится крупнее мужской, о говорят об **анизогамии** (греч. anisos - неравный). И, наконец, у животных наблюдается **оогамия** - неподвижная крупная женская половая клетка (греч. oon - яйцо) (рис. 28 - 1).

У животных мужские половые клетки - **сперматозоиды** (от греч. spermatos - семя) - развиваются в семенниках (процесс **сперматогенеза**). Перед тем как вступить в мейоз, клетки размножаются митозом (рис. 28 - 2). После мейоза гаплоидные клетки дифференцируются, приобретая способность к движению и проникновению внутрь яйцеклетки (рис. 28 - 2).

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. Из аппарата Гольджи образуется **акросома** - пузырёк, содержащий ферменты, способные растворить оболочку яйцеклетки в момент оплодотворения. С противоположной стороны ядра или **головки** спермия из одной центриоли вырастает длинный **жгутик** (§17), придающий сперматозоиду подвижность. Основание жгутика окружают митохондрии (рис.28 - 3).

Плотная упаковка хромосом в головке сперматозоида и отсутствие цитоплазмы позволяют ему хорошо сохранять свою целостность вне организма и делают его очень устойчивым к неблагоприятным воздействиям внешней среды.

Женские половые клетки, или **яйцеклетки**, образуются в яичниках (**оогенез** от греч. oon - яйцо). Так же как и при образовании сперматозоидов, вступлению в мейоз будущих женских половых клеток предшествует стадия размножения первичных половых клеток 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 много 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 счет синтеза РНК 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 достается одной клетке (рис. 28 - 4). Это и есть яйцеклетка. Клетки, не получившие цитоплазмы (их называют **полярные**, или **редукционные тельца**) погибают. Таким образом, в результате мейоза при формировании женских половых клеток из одной клетки, вступившей в мейоз, образуется одна гаплоидная клетка.

У многих организмов вторая метафаза мейоза (а иногда и первая) происходят уже после того, как в клетку попал сперматозоид, поэтому сразу же после образования гаплоидного женского ядра зигота приступает к первому делению дробления.

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 лососевых рыб - 6-9 мм, а у страуса размер яйцеклетки составляет несколько сантиметров.

Наблюдается такая закономерность: чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру (яйцеклетки) и сперму прямо в воду (наружное осеменение) и количество икринок у некоторых из них достигает громадной величины (треска выметывает около 10 миллионов 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 тех родителей, которые заботятся о потомках. 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 (птицы).

**Процесс оплодотворения** состоит из нескольких этапов: проникновения сперматозоида в яйцо, слияния гаплоидных ядер

обеих гамет с образованием диплоидной клетки - зиготы и активации её к дроблению и дальнейшему развитию.

Нахождение яйцеклетки сперматозоидом и их взаимодействие обеспечивается специальными веществами, вырабатываемыми половыми клетками. Яйцеклетки вырабатывают вещества, активирующие движение сперматозоидов, а последние выделяют вещества, растворяющие оболочку яйца. 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.

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку является сигналом, стимулирующим дробление.

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.

В экспериментах с тутовым шелкопрядом Борис Львович Астауров показал, что, нагревая яйца бабочек в определенный момент их развития, можно добиться гибели материнского ядра. В таком случае довольно часто происходит слияние ядер двух сперматозоидов, 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 счет отцовского наследственного материала без участия ядра яйцеклетки носит название **андрогенеза** - (греч. andros - мужчина).

Эти эксперименты Б. Л. Астаурова и его сотрудников имели большое значение для понимания роли ядра в передаче наследственных свойств организма.

В основе процесса образования половых клеток у цветковых растений также лежит процесс мейоза, которому предшествует размножение клеток митозом. После мейоза в пыльнике образуются гаплоидные клетки **микроспоры**, развивающиеся в **пыльцевые зёрна** (рис. 28 - 5). При этом каждое пыльцевое зерно покрывается оболочками, защищающими клетки от внешних воздействий, и в нем происходит последовательно два митотических деления. В результате первого образуются две клетки: **вегетативная** и **генеративная**. Позднее генеративная клетка претерпевает ещё один митоз. Образуется две собственно половые клетки - **спермии**.

Женские половые клетки образуются в семязпочках. Этот процесс гораздо сложнее. Особые клетки в семязпочке вступают в профазу мейоза, растут и становятся гораздо крупнее окружающих их клеток (хотя и не так значительно, как у животных). Три из четырех гаплоидных ядер разрушаются, и вся цитоплазма достается одной клетке. Это ядро делится митозом (у большинства цветковых растений три раза), но цитокинез не происходит и образуется восьмиядерный **зародышевый мешок** (рис. 28 - 5). Фактически это то, что сохранилось у цветковых растений от свободно живущего гаплоидного поколения спорных растений (§27).

В дальнейшем вокруг ядер формируются самостоятельные клетки, которые распределяются в зародышевом мешке следующим образом. Одна из них, являющаяся собственно яйцеклеткой, вместе с двумя клетками - **синергидами** располагаются в том месте, где происходит проникновение спермиев. При этом проникновении синергиды играют существенную роль, т.к. содержат ферменты, способствующие растворению оболочек пыльцевых трубок.

Три клетки располагаются в противоположной части зародышевого мешка, их называют **антиподами**. Антиподы транспортируют питательные вещества из семязачатка 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 (рис. 28 - 5).

Этот процесс, характерный для всех покрытосеменных, был открыт в конце прошлого века Сергеем Григорьевичем Навашиным и получил название **двойного оплодотворения**. Значение двойного оплодотворения заключается в том, что обеспечивается активное развитие питательной ткани уже после оплодотворения.

## Вопросы

- Курица произвела за год 256 яиц. Если допустить, что все они результат размножения одной единственной клетки-предшественницы, то, сколько делений и каких предшествовало образованию яйцеклеток у этой курицы?
- Как влияет количество мужских клеток и женских половых клеток на количество образовавшихся зародышей?
- Нарисуйте схему чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у покрытосеменных растений.
- Сравните процессы образования половых клеток и зародыша у животных и покрытосеменных растений.
- Цветок гетерозиготного растения с генотипом Aa опыляется пыльцой гомозиготного по рецессивному аллелю растения (aa). Напишите возможные генотипы зародыша и соответствующие им генотипы клеток эндосперма:

Генотип зародыша	Генотип эндосперма

## §29. Закономерности наследования признаков в потомстве диплоидных организмов

Случайное комбинирование хромосом при их расхождении в мейозе и при слиянии гамет приводит к тому, что при половом размножении наследование признаков подчиняется определенным статистическим закономерностям. С помощью **гибридологического** (от лат. hybrida - помесь) **анализа** - системы скрещиваний и изучения характера расщепления признаков - можно получить информацию о том, сколько генов отвечает за развитие признаков, взаимодействуют они между собой или нет, в одной или разных хромосомах эти гены находятся.

Гомозиготные по изучаемому признаку особи при скрещивании друг с другом постоянно воспроизводят в потомстве данный признак (рис. 29 - 1). Их называют **линией** и получают обычно при скрещивании близкородственных особей, т.е. в результате **инбридинга** (англ. in - внутри и breeding - разведение), у некоторых растений - в результате самоопыления.

При скрещивании особей, принадлежащих к линиям с различными альтернативными признаками, все потомки в первом поколении получают гибридными - гетерозиготными, одинаковыми и по генотипу, и по фенотипу (рис. 29 - 2). У них наблюдается или проявление доминантных признаков, или промежуточное доминирование, или кодоминирование, в зависимости от того, как взаимодействуют между собой аллели.

После скрещивания гибридных особей первого поколения между собой возникают гибриды второго поколения, у которых проявляются и доминантные, и рецессивные признаки, т.е. происходит **расщепление признаков** (рис. 29 - 3).

Если признак определяется одним геном, как в случае, представленном на рис. 29 - 2 (круглая форма горошины доминирует над морщинистой), то у гибридных особей первого поколения половина гамет будет нести доминантный аллель, половина - рецессивный.

Вероятность возникновения зиготы равна произведению вероятностей появления гамет:

$$\frac{1}{2} A \times \frac{1}{2} A = \frac{1}{4} AA;$$

$$\frac{1}{2} A \times \frac{1}{2} a = \frac{1}{4} Aa;$$

$$\frac{1}{2} a \times \frac{1}{2} a = \frac{1}{4} aa;$$

$$\frac{1}{2} a \times \frac{1}{2} A = \frac{1}{4} Aa;$$

Результаты скрещивания часто представляют в виде таблицы, которую называют решеткой Пеннета по имени английского генетика Реджинальда Пеннета, предложившего такую форму записи результатов скрещивания (рис. 29 - 3).

Гетерозиготные особи будут иметь такой же фенотип, как и гомозигота по доминантному аллелю. Следовательно вероятность появления круглых горошин равна 3/4, а морщинистых - 1/4. Другими словами, наблюдается расщепление по фенотипу 3:1.

Расщепление 3:1 получается в случае скрещивания гетерозигот по одному гену (так называемое **моногибридное скрещивание**) при полном доминировании одного альтернативного признака над другим. Это **теоретически ожидаемое расщепление**. Результаты реального

скрещивания будут соответствовать теоретически ожидаемому расщеплению тем лучше, чем больше потомков будет проанализировано.

При **дигибридном** скрещивании, т.е. скрещивании гетерозигот по двум генам возможны разные варианты.

Если гены влияют на развитие разных признаков и расположены в разных хромосомах, то наблюдается расщепление 9:3:3:1 (рис. 29 - 4). Например, кроме гена, отвечающего за наследование формы горошины, имеется ген, определяющий развитие окраски горошины: желтая окраска доминирует над зеленой. Во втором поколении при скрещивании растений двух линий: одна - с круглой и желтой горошиной, другая - с зеленой и морщинистой, получим расщепление: 9/16 круглых желтых, 3/16 морщинистых желтых, 3/16 круглых зеленых и 1/16 морщинистых зеленых.

Именно в опытах на горохе Грегор Иоганн Мендель установил закономерности расщепления признаков в потомстве. Произошло это в шестидесятые годы девятнадцатого века. Не зная ничего о ДНК, хромосомах и их поведении в мейозе, Г. Мендель предположил существование парных **наследственных задатков**, один из которых поступает от отцовского, другой - от материнского организма. Впоследствии эти наследственные задатки назвали генами, а раздел биологии, изучающий законы наследственности, - **генетикой**.

Мендель утверждал, что наследственные задатки неизменны: у гибридного организма рецессивный признак не проявляется, но он остается неизменным и может проявиться во втором поколении гибридов у четвертой части организмов, в которых оба наследственных задатка определяют рецессивный признак. Каждая пара альтернативных признаков ведет себя независимо от другой пары, что в случае двух пар признаков приводит к расщеплению 9:3:3:1.

Г. Мендель сформулировал основные принципы гибридологического анализа. Прежде всего, для получения гибридов использовать формы, в которых не наблюдается расщепления признаков (т.е. гомозиготы). Обязательно анализировать потомство каждой конкретной родительской пары и получать как можно более многочисленное потомство для того, чтобы характер расщепления лучше соответствовал теоретически ожидаемому, другими словами, учитывать статистический характер наследования.

Принято выделять **три закона Менделя**: закон единообразия гибридов первого поколения (1), закон расщепления во втором поколении (2) и закон независимого комбинирования признаков (3).

Современники Г. Менделя не оценили значение его работ, они были забыты и только в 1900 г. законы Менделя были переоткрыты сразу тремя

исследователями. Сделали они это независимо друг от друга и на разных объектах в 1900 г.

Сопоставление поведения генов с поведением хромосом привело к созданию **хромосомной теории наследственности**. Она была сформулирована в 1900-1903 г.г. американским цитологом Уильямом Сеттоном и немецким эмбриологом Теодором Бовери и в дальнейшем развита американским генетиком Томасом Морганом и его учениками. Суть хромосомной теории наследственности заключается в следующих положениях: гены расположены в хромосомах; наследование признаков в ряду поколений обеспечивается передачей хромосом через гаметы зиготам; в одной хромосоме сосредоточены вполне определенные гены, отвечающие за много признаков; расположены эти гены линейно по длине хромосомы.

Если гены, определяющие развитие двух разных признаков, расположены рядом в одной хромосоме, т.е. являются **сцепленными друг с другом**, то расщепление будет соответствовать тому, что наблюдается при моногибридном скрещивании. Другими словами, расщепления 3:1 (1:2:1) или 9:3:3:1 характеризуют не количество анализируемых генов, а количество хромосом, в которых эти гены находятся (рис. 29 - 5).

Сцепление генов может нарушаться при кроссинговере. Чем дальше по длине хромосомы находятся анализируемые гены, тем чаще между ними будет происходить кроссинговер, и тем чаще будут появляться **кроссоверы** - особи, у которых сочетание аллелей разных генов будет не таким, как у родительского организма. Можно подсчитать частоту кроссинговера и определить **генетическое расстояние** между генами. Для этого нужно скрестить гетерозиготную по двум и более генам особь с рецессивной гомозиготой (рис. 29 - 6). У потомков такого скрещивания можно легко по фенотипу установить генотип. Генетическое расстояние измеряется в % кроссоверов от общего числа потомков скрещивания.

Обратимся к рисунку 29 - 6. У гетерозиготного родителя в одной хромосоме находятся доминантные аллели А, В, С (сцеплены друг с другом), в другой - рецессивные а, в, с. Для того, чтобы определить расстояние между генами А и В, нужно подсчитать число потомков, у которых произошел кроссинговер между этими генами.

Таких потомков два. Соответственно для генов В и С - восемь. Общее число потомков - двадцать. Следовательно, расстояние между А и В получилось равно  $2:20 \times 100\% = 10\%$ , а между В и С -  $8:20 \times 100\% = 40\%$ .

Скрещивание с рецессивной гомозиготой называется **анализирующим**. Оно используется для того, чтобы установить генотип особи с доминантным признаком (рис. 29 - 7).

Гетерозиготная особь в анализирующем скрещивании даст расщепление потомков на два или больше фенотипических классов в зависимости от числа анализируемых генов. Число классов равно



числу различающихся гамет, образующихся у анализируемой особи. Гомозиготы дадут в анализирующем скрещивании потомков одного генотипа и фенотипа (рис. 29 - 2).

При взаимодействии генов расщепление будет отличаться от того, что наблюдается при независимом наследовании. Обратимся к примеру с окраской глаз у плодовой мушки (рис. 25 - 2). Если ген А отвечает за образование фермента 1, а ген В - фермента 2, то мушки с генотипами ААbb и aaВВ будут иметь глаза ярко-красного цвета. В результате их скрещивания возникнет гетерозигота АaВb с глазами темно-красного цвета. Во втором поколении будет наблюдаться расщепление 9:7 (рис. 29 - 8). В зависимости от того, как взаимодействуют гены при формировании признака, могут наблюдаться и другие типы расщепления, например, 9:4:3, 13:3, 12:3:1.

В гибридологическом анализе используют также **реципрокные** (лат. *reciprocus* - взаимный) **скрещивания**, при которых из одной линии берутся и самцы, и самки и скрещиваются с самками и самцами другой линии (рис. 29 - 9). Реципрокные скрещивания позволяют выявить **сцепленное с полом наследование**, т.е. гены, расположенные в той половой хромосоме, которая присутствует и у самцов, и у самок. На рис. 29 - 9 видно, что рецессивный ген белой окраски глаз, расположенный в X-хромосоме плодовой мушки, проявляет себя уже в первом поколении гибридов, потому что в Y-хромосоме нет гомологичного ему гена.

Для некоторых организмов, например человека, наследование признака можно установить, проводя **генеалогический анализ**, или **анализ родословных** (рис. 29 - 10).

### Вопросы

- У родителей (отец со второй группой крови, мать с третьей) родился ребенок с первой группой крови. Какая группа крови может быть у других детей данной супружеской пары, и с какой вероятностью?
- Какое расщепление получится в анализирующем скрещивании гетерозиготы по трем генам?
- Проведите анализ родословной, представленной на рис. 29 - 10, и укажите генотипы всех особей.

### § 30. Организм и окружающая среда

Организм контактирует с другими организмами и тем или иным способом реагирует на внешний мир и воздействует на него. Можно говорить, что у каждой особи есть **окружающая среда**, из которой она черпает вещество и энергию, получает информацию.

Все факторы, которые тем или иным способом определяют возможности существования и размножения организмов, обычно называют **экологическими** (греч. oikos - дом, родина). **Биотические факторы** проявляются в различных формах внутривидового и межвидового взаимодействия особей. Факторы, прямо не связанные с жизнедеятельностью других живых существ, такие как солнечная радиация, температура и др., называют **абиотическими**.

В качестве самостоятельной группы можно выделить **антропогенные факторы**, т.е. те воздействия со стороны человека, которые приводят к изменению образа жизни, численности, жизнеспособности других организмов.

Под влиянием факторов окружающей среды в организмах могут происходить мутации - случайные изменения генетической информации, которые передаются по наследству.

Каждая особь приспособлена к существованию в каких-то пределах изменений того или иного фактора. Этот диапазон часто называют **зоной толерантности** (лат. tolerantia - терпение) (рис. 30 - 1). Именно в этом диапазоне условий организмы способны поддерживать свой **гомеостаз** – относительное постоянство состава и свойств (греч. homoios - одинаковый и stasis – состояние).

Когда сочетание этих факторов удачно, то говорят, что условия **оптимальны** (лат. optimum - наилучшее). Если же организмы живут у самого предела возможного, то такие условия называют **пессимальными** (лат. pessimum - наихудшее). Для каждого вида живых существ условия существования различаются. Разнообразны и конкретные приспособления к этим условиям.

Формирование многих признаков организма зависит от условий окружающей среды. Фенотипические различия, которые вызываются внешними факторами у особей с одинаковым генотипом, называются **модификациями** (от лат. modus - вид и facio - делаю).

Включение синтеза фермента  $\beta$ -галактозидазы у кишечной палочки при появлении лактозы в питательной среде (§20) - типичный пример модификаций. Хорошо известны модификации, вызванные количеством и качеством питания, у растений и животных. Примером модификаций у человека могут служить фенотипические изменения, вызванные физическими нагрузками.

Модификации могут быть вызваны и многими другими внешними факторами: температурой, влажностью и т.д. (рис. 30 - 2). Особенно ярко модификации проявляются, если развиваются у растущего организма, например, недостаток витамина D в питании ребенка приводит к рахиту, последствия которого остаются на всю жизнь. Чем сильнее действие вызывающего модификацию фактора, тем ярче она выражена.

Как правило, модификации являются адаптивными и позволяют организму лучше приспособиться к внешним условиям (рис. 30 - 2).

Формирование ряда признаков организма не зависит от условий внешней среды. В таких случаях говорят об узкой **норме реакции признака**, в противоположность широкой норме реакции тех признаков, которые проявляются по-разному в различных внешних условиях.

Для того, чтобы бороться с заболеваниями человека, очень важно установить природу заболеваний: является оно наследственным или зависит от среды. Один из методов, используемый для этого, - анализ близнецов, или **близнецовый метод**. Он основан на том, что есть два типа близнецов: разнородные, родившиеся из одновременно созревших яйцеклеток, оплодотворенных каждой своим спермием. Кроме того, иногда рождаются однояйцевые близнецы, которые развились из разных бластомеров, и имеют одинаковый генотип. Формируют две группы пар: однояйцевых близнецов, живущих в разных условиях, и разнородных близнецов, живущих вместе, в одних и тех же условиях. При сравнении частот, с которыми заболевание встречается одновременно у обоих членов пары, выясняется природа заболевания.

Взаимоотношения организма и среды крайне сложны и определяются взаимодействием огромного количества факторов. Если значение хотя бы одного фактора резко отличается от допустимого, то это обычно приводит либо к гибели, либо резкому снижению жизнеспособности особи. Такие факторы называют **лимитирующими**.

Этот эффект известен как **закон Либиха**, или **закон лимитирующих факторов**: даже единственный фактор за пределами области своего оптимума приводит к снижению жизнеспособности особи и в конце концов - к ее гибели. Автор этого заключения - немецкий химик Юстус Либих - утверждал, что урожай зависит от того вещества, которое имеется в недостаточном количестве.

Главнейший из абиотических факторов - **солнечная радиация**. Он связан с общим количеством солнечной энергии, поступающей на какой-то участок поверхности Земли. Наиболее важен он для фотосинтезирующих организмов. Кроме того, этот фактор значительно влияет на характер распределения температуры, осадков.

До живых существ доходит только часть солнечного излучения с длинами волн от 0,29 до 3 мкм. В поступающей энергии чуть меньше половины приходится на видимый свет (0,39-0,76 мкм). Фотосинтетическая система растений поглощает излучение преимущественно между 0,38 и 0,74 мкм (§ 13). Ультрафиолетовые лучи с длиной волны короче 0,29 мкм губительны для большинства живых организмов, но, к счастью, они поглощаются озоновым слоем Земли.

Как растения, так и животные по-разному относятся к свету. Некоторые из них предпочитают высокую освещенность, например, степные злаки, многие сорняки, а такие, как сныть, лучше развиваются в тени. Кроме того, многие различаются по своему отношению к ритмике освещенности. Одни любят

короткий световой день (например, хризантемы), а другие - длинный (лен, овес и др.).

Температура, или в общем виде **теплообеспеченность**, принадлежит к числу наиболее известных и понятных каждому экологических факторов.

Для наземных животных и растений обычные пределы существования располагаются между  $-70$  и  $+55^{\circ}\text{C}$ , для обитателей континентальных вод - от  $0$  до  $93^{\circ}\text{C}$ , а для жителей морей и океанов - от  $-3,3$  до  $36^{\circ}\text{C}$ . Чаще всего тот или иной организм способен существовать в более узких границах. Вместе с тем некоторые прокариоты обитают в горячих источниках на дне океана, температура выбросов которых может превышать  $+100^{\circ}\text{C}$ .

Для большинства живых существ важна и продолжительность теплого периода, определяющая количество возможной накопленной энергии. Не случайно общая плотность организмов гораздо выше в тропических широтах.

**Количество осадков и влажность** также существенны для всех организмов. Поэтому наземные растения, грибы и животные часто предпочитают жить в местах, где выпадает достаточно много осадков и велика влажность воздуха или почв. У них также появляются специальные приспособления к извлечению воды из воздуха, почв, других живых существ и к ее сбережению. Таковы очень длинные корни, плотные покровы и уменьшенные листья пустынных растений. Животные засушливых районов также экономят влагу и нередко используют так называемую метаболическую воду, полученную в результате окисления жиров (§ 3).

Для многих деревьев необходимо не менее  $750$  мм осадков в год. Значительное количество влаги используется и культурными растениями: так, зерновые нуждаются в  $365-760$  мм осадков.

Существование многих водных животных и растений связано с **океаническими течениями**, их скоростью, направлением, сезонными изменениями. **Давление воздуха и воды** также принадлежит к числу ведущих экологических факторов. В морях и океанах резкое увеличение давления воды с глубиной ограничивает возможность существования многих организмов. Некоторые животные, способные обитать на больших глубинах, гибнут при извлечении на поверхность.

**Состав почв и горных пород** заметно влияет на различные растения и грибы, в меньшей степени это относится к животным. Этот экологический фактор является сложным. Его воздействие связано как с насыщенностью влагой, так и с химическим составом почв и горных пород. Распространение многих растений четко отражает распределение некоторых химических элементов или соединений. Особенно известна приуроченность к известнякам и засоленным почвам.

С почвами и подстилающими их горными породами (а также с почвенными и напочвенными водами) связано накопление и перераспределение жизненно важных химических элементов и их соединений.

Практически для всех растений крайне важны азот, фосфор, сера, калий, кальций и магний, а также железо, марганец, цинк, медь, молибден, бор и хлор, реже - натрий, кобальт, алюминий, кремний.

Химический состав почв обычно определяет их кислотность (рН). Различные растения предпочитают разную кислотность почв, например, мать-и-мачеха тяготеет к нейтрально-щелочным почвам, а ель и осина - к слабокислым. Некоторые могут быть приспособлены к очень специфическим условиям: например, расти на засоленных почвах и при этом накапливать соли.

**Соленость воды** определяет жизненные возможности многих обитателей водоемов. Часто прослеживается приспособление к узкому диапазону солености: например, солоноватым водам в устьях рек (таковы береговые крабы, некоторые двустворчатые моллюски) (рис. 30 - 3).

Для многих групп животных и растений важным экологическим фактором является **огонь**, в первую очередь пожары. Так, семена некоторых растений могут прорасти только после воздействия пламени. В последние годы прослежена и экологическая роль естественного **электромагнитного поля** и **ионизирующей радиации**. Выявлено и воздействие этих факторов на состояние отдельных особей, в том числе человека.

Биотические факторы также весьма разнообразны. Взаимодействуют друг с другом особи как одного вида, так и принадлежащие разным видам. При таких взаимоотношениях, как **хищничество**, **паразитизм**, **растительность (фитофагия)**, одна особь поедает другую (или повреждает ее) и тем самым либо уничтожает ее, либо снижает жизнеспособность и возможность самовоспроизведения (рис. 30 - 4). **Конкуренция** (от лат. *conscito* - сталкиваюсь), когда особи не могут поделить что-либо существенное для их жизни (гнездовой участок, пищу, самку и т.д.), также ограничивает возможность успешного размножения части особей.

Другие последствия имеет **мутуализм** (лат. *mutuus* - взаимный) - взаимовыгодное сожительство или взаимовыгодная связь разных особей, когда одна особь фактически помогает другой выжить или расселиться.

Антропогенные факторы связаны с воздействием человека на другие живые организмы. Это влияние очень часто носит косвенный характер (например, выброс углекислого газа, соединений серы промышленными предприятиями). Фактически по своему характеру почти все типы воздействия человека можно уподобить естественным абиотическим и биотическим факторам. Но в отличие от природных факторов влияние человека может быть гораздо более быстрым и мощным, а, кроме того, необычным для данного места.

Различные внешние факторы могут повреждать молекулы ДНК и таким образом менять находящуюся в клетках информацию. Эти факторы называют **мутагенами**. К ним относятся в первую очередь ионизирующие излучения, ультрафиолетовый свет и различные химические вещества. В последние годы выяснилось, что мутации могут вызываться вирусами.

Мутации неспецифичны. Один и тот же мутаген может приводить к изменению самых различных признаков организма.

Если мутации возникают под действием мутагенов, то говорят о **индуцированных мутациях**, противопоставляя их **спонтанным мутациям**, которые возникают в результате случайных ошибок в работе молекулярных механизмов репликации и репарации.

Мутация может проявиться в выпадении или вставке нуклеотидов, замене одних нуклеотидов на другие. Может произойти перемещение достаточно длинной нуклеотидной последовательности из одного участка ДНК в другой (в случае вирусной инфекции происходит встраивание вирусной ДНК). Мутациями являются хромосомные перестройки и изменение числа хромосом при полиплоидии (§19).

Различают **соматические** и **генеративные мутации**. О судьбе мутаций, происходящих в соматических клетках, мы уже говорили в §24. Что касается генеративных мутаций, то они возникают в половых клетках и проявляются у потомков.

Подавляющее большинство вновь возникающих мутаций нарушают нормальную работу организмов, часто приводя к его гибели или резко снижая его жизнеспособность. Однако некоторые мутации сохраняются в ряду поколений и вместе с рекомбинационной изменчивостью создают огромное разнообразие организмов.

## Вопросы

- Что такое экологические факторы? В чем состоят различия между абиотическими и биотическими факторами? Приведите примеры.
- Из курсов ботаники и зоологии вспомните примеры лимитирующих факторов.
- Приведите примеры антропогенных факторов
- Отметьте в таблице, к какому типу относятся различные экологические факторы:

Экологические факторы	Биотические	Абиотические	Антропогенные
Электромагнитное излучение			

Ионизирующая радиация			
Температура			
Состав почв			
Состав почвенных вод			
Давление воды			
Хищничество			

- Сравните мутации и модификации, заполнив таблицу:

Характеристики	Модификации	Мутации
Наследуются или не наследуются		
Один и тот же внешний фактор вызывает одинаковые изменения или разные		
Степень изменения признака зависит от силы внешнего воздействия или нет		
Могут исчезать после прекращения действия внешнего фактора или нет		
Имеют адаптивное значение или нет		

- Как вы думаете, какие вирусы могут являться источником мутаций?
- Какая мутация привела к возникновению серповидноклеточной анемии (§6)?