

Государственное областное автономное образовательное учреждение
«Центр поддержки одаренных детей «Стратегия»

Рассмотрена и принята на заседании
Педагогического совета ГОАОУ «Центр
поддержки одаренных детей «Стратегия»

Протокол от
« 31 » 08 20 18 г. № 1

УТВЕРЖДАЮ:

Директор ГОАОУ «Центр поддержки
одаренных детей «Стратегия»
И.А. Шуйкова



Приказ от
08 20 18 г. № 140/1-н

Образовательная программа по биологии 10 класса, реализуемая в
форме электронного обучения, с применением дистанционных
образовательных технологий

Возраст обучающихся: 15-16 лет
Срок реализации: 1 год.

Авторы программы:
Шубина Ю.Э., преподаватель

г. Липецк, 2018

Модуль 1. Основы цитологии

Цели и задачи модуля

1. Повторение основных разделов учения о клетке
2. Разбор примеров решения олимпиадных заданий по цитологии.
3. Развитие интереса к изучению биологии.

1. Теоретический материал

Тема 1. Химический состав и строение клетки

Открытие и изучение клетки стало возможным только после изобретения микроскопа. Человеческий глаз не способен различать объекты с размерами менее 0,1 мм (100 микрометров, сокращ. микрон или мкм). Размеры клеток и внутриклеточных структур существенно меньше. Диаметр животной клетки не превышает, в среднем, 20 мкм, растительной - 50 мкм. С помощью светового микроскопа можно различать объекты диаметром в десятые доли микрона. Поэтому световая микроскопия является основным, специфическим методом изучения клеток.

В 1838-1839 гг. Теодор Шванн и Маттиас Шлейден сформулировали основные положения клеточной теории:

1. Клетка есть единица структуры. Все живое состоит из клеток и их производных. Клетки всех организмов гомологичны.
2. Клетка есть единица функции. Функции целостного организма распределены по его клеткам. Совокупная деятельность организма есть сумма жизнедеятельности отдельных клеток.
3. Клетка есть единица роста и развития. В основе роста и развития всех организмов лежит образование клеток.

В 1858-1859 гг. немецкий врач Рудольф Вирхов доказал, что каждая клетка происходит от клетки.

В конце XIX в. окончательно формируются представления о клеточном уровне организации жизни, возникает наука о клетке - цитология.

Дальнейшее развитие цитологии в XX в. связано с разработкой современных методов изучения клетки: электронной микроскопии, биохимических и биофизических методов, биотехнологических методов, компьютерных технологий.

Современная цитология изучает:

- 1) строение клеток, их функционирование как элементарных живых систем.
- 2) Исследует функции отдельных клеточных компонентов.
- 3) Процессы воспроизведения клеток, их репарацию.

4) Приспособление к условиям внешней среды.

5) Особенности специализированных клеток.

В состав клеток входят две группы химических веществ: вещества, которые встречаются как в биологических системах, так и в неживой природе (вода и неорганические соли) и органические вещества, которые образуются только в клетках и не могут существовать длительное время вне биологических систем.

Присущие клетке свойства и признаки жизни определяются, с одной стороны, высокой упорядоченностью химической структуры, а с другой стороны, такой строго определенной направленностью химических реакций, которая не встречается вне биологических систем.

Элементарный состав

В клетках живых организмов встречается около 90 элементов, причем примерно 25 из обнаружены практически во всех клетках.

По содержанию в клетке химические элементы подразделяются на три большие группы: макроэлементы (99%), микроэлементы (1%), ультрамикроэлементы (менее 0,001%).

К макроэлементам относятся кислород, углерод, водород, фосфор, калий, сера, хлор, кальций, магний, натрий, железо.

К микроэлементам относятся марганец, медь, цинк, йод, фтор.

К ультрамикроэлементам относятся серебро, золото, бром, селен.

Все перечисленные химические элементы входят и в состав неживой природы. Это указывает на единство живой и неживой природы

Макроэлементы первой группы составляют основу биополимеров - белков, углеводов, нуклеиновых кислот, а также липидов, без которых жизнь невозможна. Сера входит в состав некоторых белков, фосфор - в состав нуклеиновых кислот, железо - в состав гемоглобина, а магний - в состав хлорофилла. Кальций играет важную роль в обмене веществ (табл. 1).

Таблица 1.

Важнейшие химические элементы клетки

Элемент	Символ	Примерное содержание, %	Значение для клетки и организма
Кислород	O	62	Входит в состав воды и органических веществ; участвует в клеточном дыхании
Углерод	C	20	Входит в состав всех органических веществ

Водород	H	10	Входит в состав воды и органических веществ; участвует в процессах преобразования энергии
Азот	N	3	Входит в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, АТФ, хлорофилла, витаминов
Кальций	Ca	2,5	Входит в состав клеточной стенки у растений, костей и зубов, повышает свертывание крови и сократимость мышечных волокон
Фосфор	P	1,0	Входит в состав костной ткани и зубной эмали, нуклеиновых кислот, АТФ, некоторых ферментов
Сера	S	0,25	Входит в состав аминокислот (цистеин, цистин и метионин), некоторых витаминов, участвует в образовании дисульфидных связей при образовании третичной структуры белков
Калий	K	0,25	Содержится в клетке только в виде ионов, активирует ферменты белкового синтеза, обуславливает нормальный ритм сердечной деятельности, участвует в процессах фотосинтеза, генерации биоэлектрических потенциалов
Хлор	Cl	0,2	Преобладает отрицательный ион в организме животных. Компонент соляной кислоты в желудочном соке
Натрий	Na	0,1	Содержится в клетке только в виде ионов, обуславливает нормальный ритм сердечной деятельности, влияет на синтез гормонов
Магний	Mg	0,07	Входит в состав молекул хлорофилла, а также костей и зубов, активирует энергетический обмен и синтез ДНК
Йод	I	0,01	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Железо	Fe	Следы	Входит в состав многих ферментов, гемоглобина и миоглобина, участвует в биосинтезе хлорофилла, в транспорте электронов, в процессах дыхания и фотосинтеза
Медь	Cu	Следы	Входит в состав гемоцианинов у беспозвоночных, в состав некоторых ферментов,

			участвует в процессах кроветворения, фотосинтеза, синтеза гемоглобина
Марганец	Mn	Следы	Входит в состав или повышает активность некоторых ферментов, участвует в развитии костей, ассимиляции азота и процессе фотосинтеза
Молибден	Mo	Следы	Входит в состав некоторых ферментов (нитратредуктаза), участвует в процессах связывания атмосферного азота клубеньковыми бактериями
Кобальт	Co	Следы	Входит в состав витамина B ₁₂ , участвует в фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями
Бор	B	Следы	Влияет на ростовые процессы растений, активизирует восстановительные ферменты дыхания
Цинк	Zn	Следы	Входит в состав некоторых ферментов, расщепляющих полипептиды, участвует в синтезе растительных гормонов (ауксинов) и гликолизе
Фтор	F	Следы	Входит в состав эмали зубов и костей

Молекулярный состав клеток (в % от сырой массы)

Неорганические соединения		Органические соединения	
Вода	75 - 85 %	Белки	10 - 15 %
Неорганические вещества	1,0 - 1,5 %	Жиры	1 - 5 %
		Углеводы	0,2 - 2,0 %
		Нуклеиновые кислоты	1 - 2 %
		Низкомолекулярные органические соединения	0,1 - 0,5 %

Минеральные соли находятся в клетке, как правило, в виде катионов (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) и анионов ($НРО_4^{2-}$, $Н_2РО_4^-$, $Сl^-$, $НСО_3^-$), соотношение которых определяет относительно постоянную кислотность среды в клетке.

Из неорганических веществ в живой природе огромную роль играет вода. Она составляет значительную часть массы большинства клеток. Много воды содержится в клетках мозга и эмбрионов человека – около 80%; в клетках жировой ткани – около 40%. С возрастом содержание воды в клетках снижается. Человек погибает при потере 20% воды.

Уникальные свойства воды определяют ее роль в организме. Она участвует в терморегуляции, которая обусловлена высокой теплоемкостью воды.

Молекула воды полярна, так как атом кислорода имеет частично отрицательный заряд, а каждый из двух атомов водорода – частично положительный заряд. Между атомом кислорода одной молекулы воды и атомом водорода другой молекулы образуется водородная связь. Водородные связи обеспечивают соединение большого числа молекул воды. При нагревании воды значительная часть энергии расходуется на разрыв водородных связей, что и определяет ее высокую теплоемкость.

Вода – *хороший растворитель*. Благодаря полярности ее молекулы взаимодействуют с положительно и отрицательно заряженными ионами, способствуя тем самым растворению вещества. По отношению к воде все вещества клетки делятся на гидрофильные и гидрофобные.

Гидрофильными (от греч. *гидро* - вода и *фило* - люблю) называют вещества, которые растворяются в воде. К ним относят ионные соединения (например, соли) и некоторые неионные соединения (например, сахара).

Гидрофобными (от греч. *гидро* - вода и *фобос* - страх) называют вещества, нерастворимые в воде. К ним относят, например, липиды.

Вода играет большую роль в химических реакциях, протекающих в клетке в водных растворах, придает ей *упругость*, способствует перемещению различных веществ внутри клетки или из клетки в клетку.

Характеристика основных органических веществ клетки приведена в таблице 2.

Таблица 2

Органические компоненты клетки

Вещество	Поступление в клетку	Состав	Функции
Белки	У растений синтезируются на рибосомах из аминокислот, которые образуются в клетках. У <i>животных</i> поступают с пищей, расщепляются до аминокислот, которые идут на синтез собственных белков	Биополимеры. Мономерами являются аминокислоты - низкомолекулярные соединения. Заменяемые аминокислоты синтезируются в организме, незаменимые поступают с пищей: Макромолекулы белка имеют первичную (цепочка), вторичную (спираль), третичную (глобулы) и	Строительная (входит в состав всех мембранных структур); каталитическая (ферменты); регуляторная (гормоны); двигательная (сократительные белки); транспортная (гемоглобин); защитная (антитела); сигнальная (реакция на раздражение); энергетическая (источник энергии); механическая (прочность различных структур)

		четвертичную (агрегаты молекул) структуры	
Белки-ферменты	Синтезируются из аминокислот на рибосомах в соответствии с генетическим кодом	Биополимеры. Бывают двух типов: однокомпонентные, состоящие только из белка, и двухкомпонентные, состоящие из белка и небелкового компонента - органического (витамина) и неорганического (металла)	Биологические катализаторы специфического характера; образующие в клетках ферментные системы противоположного действия, что обеспечивает регуляцию жизнедеятельности: одни участвуют в синтезе органических веществ, другие - в их расщеплении
Жиры (липиды), липоиды	У растений синтезируются в каналах эндоплазматической сети; у животных поступают с пищей, расщепляются и вновь синтезируются в собственные жиры	Соединения глицерина (трехатомного спирта) с высокомолекулярными органическими кислотами (жирными). Носят гидрофобный характер.	Источник энергии. Терморегуляция. Защита органов. Строительная функция - входят в состав мембран, обеспечивая их полупроницаемость, и матрикса органелл. Компонент витаминов, растительных пигментов. Источник воды для животных организмов
Углеводы	У растений синтезируются в хлоропластах в процессе фотосинтеза из CO ₂ и H ₂ O. У животных поступают с пищей	Биополимеры. Мономером является глюкоза. <i>Моносахариды:</i> глюкоза, фруктоза, рибоза, дезоксирибоза, галактоза. <i>Дисахариды:</i> сахароза, мальтоза. <i>Полисахариды:</i> крахмал, гликоген, клетчатка, хитин	Источник энергии. Исходное органическое вещество в цепи питания, строительный материал - целлюлозная клеточная стенка у растений. Рибоза и дезоксирибоза - составные компоненты ДНК, РНК. АТФ

Строение клетки

Существует два основных морфологических типа клеток: эукариотический и прокариотический. Эукариотическая клетка состоит из трех основных структурных компонентов: ядра, плазмалеммы и цитоплазмы.

Эукариотическая клетка отличается от остальных типов клеток, в первую очередь, наличием ядра.

Ядро - это место хранения, воспроизведения и начальной реализации наследственной информации.

Впервые ядро клетки зарисовал Ф. Фонтана (1781 г.), затем Я. Пуркинье (1825 г.), но только Р. Браун (1831-1833 гг.) дал ему название nucleus и доказал, что ядро имеется во всех растительных и животных клетках. М.Шультце (1861 г.) считал, что клетка - это комочек протоплазмы, внутри которого лежит ядро.

В клетках прокариот (эубактерии, цианобактерии, архебактерии) оформленного ядра нет, его функции выполняет нуклеоид, основу которого составляет бактериальная хромосома. Дополнительными носителями генетической информации у прокариот являются плазмиды - мелкие кольцевые молекулы ДНК.

Некоторые специализированные клетки лишены ядра (например, зрелые эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки растений). Клетки, искусственно лишённые ядра, называются энуклеированными. Энуклеированные клетки утрачивают способность к делению, а продолжительность их жизни резко сокращается.

Ядро эукариотической клетки может иметь различную форму: округлую, эллипсоидальную, продолговатую (палочковидную, нитевидную), сегментированную. Как правило, в клетке имеется одно ядро. Однако известны многоядерные клетки: например, инфузории-туфельки имеют два ядра (макро- и микронуклеус), а в клетках других низших эукариот может содержаться несколько десятков и сотен ядер.

Ядро состоит из ядерной оболочки, ядерного матрикса, хромосом (хроматина) и ядрышка.

Ядерная оболочка состоит из двойной ядерной мембраны, связанной с другими внутриклеточными мембранами (с эндоплазматической сетью, с митохондриями, аппаратом Гольджи, с хроматофорами у некоторых водорослей). Ядерная оболочка отграничивает содержимое ядра от цитоплазмы, обеспечивает его целостность и, в то же время, связывает ядро с другими частями клетки. Область между двумя мембранами ядерной оболочки называется перинуклеарным пространством. Перинуклеарное пространство связывает ядро с полостями других органоидов, в первую очередь, с эндоплазматической сетью. Ядерная оболочка пронизана порами - отверстиями, через которые могут проходить крупные молекулы и молекулярные комплексы.

Ядерный матрикс (ядерный сок, кариоплазма, нуклеоплазма) - это основное вещество ядра. Включает водорастворимую фазу, а также фибриллярные структуры и гранулы.

Хроматин - совокупность интерфазных хромосом (интерфаза - это состояние клетки между делениями). Это главный компонент ядра. В состав хроматина входят: ДНК, РНК, белки и неорганические ионы. Среди белков важное место занимают специфические белки-гистоны, образующие устойчивые нуклеопротеиновые комплексы с ДНК.

Ядрышко, или нуклеола (открыто М. Шлейденем) - это компактная структура, основой которой являются определенные участки хромосом (вторичные перетяжки, или ядрышковые организаторы). Число ядрышек в ядре зависит от видовой и тканевой принадлежности клеток и от их физиологического состояния; обычно видно 1...2 ядрышка. При делении клетки ядрышко обычно разрушается, а затем формируется заново. Ядрышко контролирует синтез рРНК и первичную сборку рибосом.

В ядрышке выделяются две области: фибриллярная и гранулярная. Фибриллярная область содержит внутриядрышковый хроматин (состоит из ДНК ядрышковых организаторов хромосом) и незрелые молекулы рРНК. Гранулярная область представлена предшественниками больших и малых субъединиц рибосом. В фибриллярной области происходит синтез рРНК, а в гранулярной - первичная сборка рибосом. Окончательная сборка рибосом происходит в цитоплазме.

Многоядерные структуры. Для обозначения многоядерных структур используют термины синцитий и симпласт. Часто эти термины используются или как синонимы, или имеют свою специфику применения в разных областях биологии. Примеры синцитиев: ткани некоторых губок, покровы тела многих плоских и круглых червей, зародышевая соединительная ткань и костная ткань у животных. Примеры симпластов: совокупность клеток в тканях и талломах растений и грибов, волокна поперечно-полосатой мышечной ткани.

У ряда организмов на некоторых стадиях развития образуется плазмодий - гигантская многоядерная клетка. Плазмодий возникает в том случае, если ядра делятся, а цитоплазма остается единой. Стадия плазмодия встречается у многих простейших, слизевиков, низших грибов, а также у ряда прокариот.

Плазмалемма (плазматическая мембрана) - это биологическая мембрана, покрывающая всю клетку и ограничивающая её живое содержимое от внешней среды. Поверх плазмалеммы часто располагаются разнообразные клеточные оболочки (клеточные стенки). В животных клетках клеточные оболочки, как правило, отсутствуют.

Существование плазмалеммы предсказал Ф. Мейен (1830 г.), который считал, что клетка - это пространство, ограниченное от внешней среды вполне замкнутой мембраной. В начале XX века Овертон установил, что плазматическая мембрана эритроцитов содержит большое количество липидов. Гортер и Грендел (1925 г.) доказали, что мембрана состоит из двойного слоя липидов - липидного бислоя. Доусон и Даниелли (1935 г.) предложили бутербродную модель мембраны: мембрана состоит из липидного бислоя, заключенного между двумя слоями белка. На основе анализа данных электронной микроскопии Робертсон (1959 г.) установил, что основу всех мембран составляет липидный бислой толщиной 7,5 нм и окружающие его белковые молекулы. В

1972 г. Сингер и Николсон разработали жидкостно-мозаичную (жидкокристаллическую) модель мембраны.

Согласно жидкостно-мозаичной модели, основу всех биологических мембран составляет фосфолипидный бислой толщиной 7...10 нм, основным компонентом которого являются фосфодиацилглицерины. Кроме того, у животных в состав мембран входят сфингомиелины и холестерин.

Гидрофильные глицерофосфатные части молекул фосфолипидов находятся на внешних поверхностях бислоя. Гидрофобные углеводородные части молекул фосфолипидов направлены вовнутрь бислоя. Связи между молекулами, обусловленные наличием гидрофобных участков, называются гидрофобными. Биологические мембраны всегда замыкаются на себя, у них нет краев.

В состав мембран входят разнообразные белки. Они представлены простыми и сложными белками. По отношению к мембране выделяют три основных типа белков: периферические (гидрофильные, расположены на поверхности мембран), интегральные (гидрофобные, расположены в толще бислоя) и политопические (со смешанными свойствами, пронизывают мембрану насквозь).

В состав мембран входят углеводы (гликопротеины и гликолипиды). Основная часть углеводов плазмалеммы расположена на ее внешней стороне и образует гликолипопротеиновый слой - гликокаликс - комплекс биополимеров на внешней поверхности плазмалеммы, характерный для животных. В состав гликокаликса входят гликопротеины и гликолипиды. Гликокаликс обеспечивает информационный обмен между клеткой и внеклеточной средой. В организме высших позвоночных гликокаликс приобретает антигенные свойства, то есть способен регулировать синтез антител.

Биологические мембраны характеризуются высокой устойчивостью и, в то же время, пластичностью. Отдельные блоки мембраны способны перемещаться относительно друг друга. При повреждениях мембраны она способна к самовосстановлению.

Основным свойством биологических мембран является их избирательная проницаемость. Благодаря избирательной проницаемости плазмалемма может выполнять различные функции:

1. Барьерная функция. Плазмалемма отграничивает содержимое клетки от окружающей среды.
2. Транспортная функция. Плазмалемма обеспечивает транспорт веществ из клетки и в клетку.
3. Энерготрансформирующая функция. Плазмалемма обеспечивает превращение одной формы энергии в другую.
4. Информационно-сигнальная функция. Плазмалемма обеспечивает информационный обмен клетки с внешней средой.

С внешней стороны мембраны часто формируются надмембранные структуры - клеточные оболочки, или клеточные стенки. Основные функции клеточных оболочек: механическая и защитная. У животных клеточные оболочки, как правило, отсутствуют. Существует несколько основных типов клеточных оболочек:

1. У прокариот клеточная оболочка многослойная. Внутренний слой построен на основе муреина. Внешние слои имеют разнообразный химический состав. У многих видов имеется слизистая капсула из полисахаридов.
2. У большинства низших эукариот (у водорослей, у низших грибов и грибоподобных организмов) клеточная оболочка состоит из целлюлозы (клетчатки) и гемицеллюлоз (целлюлозоподобных веществ).
3. У высших грибов клеточная оболочка содержит грибную клетчатку, лигнин и хитин (у дрожжеподобных грибов лигнина и хитина почти нет).
4. У высших растений первичная клеточная оболочка состоит из целлюлозы (клетчатки). Вторичные оболочки содержат суберин или лигнин. Смежные клетки разделены срединными пластинками из пектинов. У многих низших и высших растений в состав оболочек входят минеральные вещества: кремнезем, известь и др.

Плазматические мембраны обеспечивают различные типы межклеточных контактов: простые щелевидные контакты, межклеточные «замки», десмосомы и плотные контакты в эпителиальных тканях, синапсы.

Наличие толстых клеточных стенок у грибов и растений затрудняет контакт между клетками. Поэтому клеточные стенки обычно пронизаны порами, через которые проходят тяжи цитоплазмы - плазмодесмы. Через плазмодесмы эндоплазматическая сеть одной клетки переходит в эндоплазматическую сеть смежных клеток.

Крупные частицы поглощаются клеткой путем фагоцитоза, а капли раствора - путем пиноцитоза. Фаго- и пиноцитоз объединяются под общим названием эндоцитоз. Эндоцитоз характерен для специализированных клеток амeboидного типа. Эндоцитозу предшествует фиксация молекул и частиц на внешней поверхности мембраны с помощью специфических и неспецифических рецепторов.

Транспорт частиц и капель раствора из клетки наружу называется экзоцитоз. При экзоцитозе образуются экзоцитозные пузырьки из внутриклеточных мембран, которые, приближаясь к плазмалемме, изменяют ее поверхностное натяжение.

Вода, многие липиды, ионы магния, хлора и некоторые другие вещества свободно перемещаются через мембраны по градиенту концентрации путем простой диффузии - без участия белков-переносчиков и без затраты энергии. Такой транспорт называется пассивным.

Углеводы, некоторые аминокислоты, некоторые липиды и некоторые ионы перемещаются по градиенту концентрации путем облегченной диффузии с участием

белков-переносчиков. Участки мембраны, содержащие переносчики, называются каналами (например, ионными каналами). Транспорт веществ с участием белков - переносчиков с предварительной затратой энергии называется сопряженным.

Ионы водорода, калия, натрия, кальция и некоторые органические вещества перемещаются через мембраны против градиента концентрации - с участием белков-переносчиков и с непосредственной затратой энергии. Такой транспорт веществ называется активным.

Цитоплазма - это часть живой клетки (протопласта) без плазматической мембраны и ядра. Цитоплазма разделена на функциональные зоны - компартменты, в которых протекают различные процессы. В состав цитоплазмы входят: цитоплазматический матрикс, цитоскелет, органоиды и включения (иногда включения и содержимое вакуолей к живому веществу цитоплазмы не относят).

В 1830 г. Я. Пуркинье предложил термин «протоплазма» для обозначения живого вещества в целом. Далее Р. Кёлликер (1862) ввел термин «цитоплазма» для обозначения материала, окружающего ядро. И. фон Ганштейн (1880) ввел термин «протопласт» для обозначения части клетки без оболочек, клеточного сока и включений. В настоящее время протопластом называют живую клетку, лишенную стенки.

Специализированная периферическая часть цитоплазмы в животных клетках называется эктоплазма. Здесь практически отсутствуют органоиды. В эктоплазме сосредоточены ферментные системы трансмембранного транспорта, гликолиза; эта часть цитоплазмы обладает повышенной вязкостью. Глубокие слои животной клетки называются эндоплазма. Здесь находится ядро и большинство органоидов клетки; эта часть цитоплазмы обладает пониженной вязкостью.

Цитоплазматический матрикс (гиалоплазма, цитозоль) - это основное вещество цитоплазмы. Матрикс представляет собой водорастворимую часть цитоплазмы. Содержит около 90% воды. В целом матрикс представляет собой жидкий коллоидный раствор - золь. При определенных условиях матрикс переходит в студневидное состояние - гель. С этими переходами связано движение цитоплазмы, амебоидное движение клеток и изменение их формы.

Функции матрикса: место хранения биологических молекул; среда для протекания биохимических реакций; место хранения включений; транспорт веществ; поддержание постоянства внутриклеточной среды (рН, водно-солевого режима и т.д.).

Цитоскелет - это часть цитоплазмы, представленная фибриллярными (волоконными) структурами, к которым относятся: микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты. Микрофиламенты - это нитевидные структуры, образующие сократимые комплексы. Они пронизывают всю клетку и составляют основу цитоскелета. К ним прикрепляются все остальные органоиды клетки. Расположение микрофиламентов в эктоплазме определяет форму клеток. В состав микрофиламентов входят разнообразные белки: актин, миозин и другие. Актин составляет до 10...15% от всех белков клетки. Глобулярный G-актин существует в виде отдельных молекул в форме коллоидного

раствора (золь). Но в присутствии АТФ и некоторых белковых факторов образуется нитчатая структура из последовательностей глобул актина (фибрилярный F-актин) в студневидной форме (гель). Миозин всегда существует в виде толстых нитей. Оба белка с участием других белков образуют актин-миозиновый комплекс, способный к сокращению за счет скольжения актиновых и миозиновых микрофиламентов относительно друг друга (при этом затрачивается энергия за счет гидролиза АТФ на определенных участках молекул миозина).

Микротрубочки представляют собой вытянутые полые цилиндры диаметром 25 нм. Микротрубочки сосредоточены в центре клетки и на ее периферии. Они входят в состав центриолей, органоидов движения, веретена деления, образуют цитоскелет в выступающих частях клеток (например, в аксонах нервных клеток). Вдоль микротрубочек могут перемещаться различные структуры (митохондрии и др.). Стенки микротрубочек состоят из белка тубулина. Микротрубочки могут быть одиночными, парными (дублеты) и тройными (триплеты). Параллельно расположенные микротрубочки, дублеты и триплеты способны соединяться с помощью белка динеина.

Промежуточные филаменты образованы разнообразными белками: прекератин, виментин, десмин и другие. Их функции разнообразны. В частности, из прекератина образуется кератин - основа рогового вещества.

Включения. В состав цитоплазмы входят включения - структуры, которые не являются ее обязательными компонентами. Включения разнообразны по химическому составу, происхождению и функциям. Эргастические включения содержат энергию для жизнедеятельности клетки. К ним относятся: жировые капли, гранулы гликогена и крахмальные зерна, гранулы белка и алейроновые зерна. Неэргастические включения не служат источниками энергии. К ним относятся: некоторые пигменты (меланин, антоциан), эфирные масла, кристаллы оксалата кальция.

Органоиды цитоплазмы

Все органоиды клетки делятся на немембранные, одномембранные и двумембранные.

К немембранным органоидам эукариотической клетки относятся рибосомы и органоиды, построенные на основе тубулиновых микротрубочек - клеточный центр (центриоли) и органоиды движения (жгутики и реснички). В клетках большинства одноклеточных организмов и подавляющего большинства высших (наземных) растений центриоли отсутствуют.

Рибосомы - это немембранные органоиды, обеспечивающие биосинтез белков с генетически обусловленной структурой.

Рибосомы в комплексе с внутриклеточными мембранами впервые выделил А. Клод (1940). В 1956-1958 гг. рибосомы были выделены в чистом виде, а Р.Б. Робертс (1958) предложил сам термин «рибосома». В 1955-1959 гг. было доказано, что на рибосомах синтезируются полипептиды.

Рибосомы - это компактные частицы, состоящие из двух субъединиц (большой и малой) с соотношением масс примерно 2:1. Объединение субъединиц в целостную рибосому происходит при инициации биосинтеза белка. Если биосинтез белка не происходит, то для объединения субъединиц необходимы ионы магния.

В одной клетке содержится несколько десятков тысяч рибосом. Однако в клетках, ведущих интенсивный биосинтез белков, число рибосом может увеличиваться до сотен тысяч. Большая часть рибосом эукариотической клетки находится в цитоплазме, меньшая часть - в митохондриях и пластидах (у растений).

При биосинтезе белка обычно образуются полисомы - комплексы из одной молекулы иРНК (мРНК) и связанных с ней десятков рибосом. В эукариотической клетке часть цитоплазматических полисом функционирует в цитоплазматическом матриксе, а часть - на поверхности гранулярной эндоплазматической сети (см. ниже). Полисомы цитоплазматического матрикса осуществляют синтез белков, остающихся в клетке. Полисомы гранулярной эндоплазматической сети синтезируют как клеточные белки, так и экспортные белки

С химической точки зрения, рибосомы представляют собой комплексы из рРНК и специфических белков.

Существует два основных типа рибосом: эукариотический тип (размером 25*20*20 нм) и прокариотический тип (размером 20*17*17 нм). Эукариотический тип представлен цитоплазматическими рибосомами эукариот. К прокариотическому типу относятся цитоплазматические рибосомы прокариот, а также рибосомы митохондрий и пластид, несмотря на то, что митохондрии и пластиды - это органоиды эукариотической клетки.

В малой субъединице всех типов рибосом содержится 1 молекула рРНК, а в большой - или 3 (эукариотический тип), или 2 (прокариотический тип). Целостная прокариотическая рибосома содержит около 55 белковых молекул, а эукариотическая - около 100. В рибосомах прокариотического типа соотношение рРНК/белок равно 2:1, а в рибосомах эукариотического типа - 1:1. Кроме того, разные типы рибосом различаются по химическому составу рРНК и белков.

Клеточный центр (центросома) - это органоид, контролирующий образование микротрубочек цитоскелета, органоидов движения, веретена деления.

Клеточный центр обнаружил и описал В. Флемминг (1875), но подробно его структура была изучена с помощью электронного микроскопа.

Основу клеточного центра составляют центриоли. Одиночная центриоль представляет собой полый цилиндр диаметром около 0,15 мкм и длиной 0,3...0,5 мкм (реже - несколько мкм). Стенки центриолей состоят из 9 триплетов микротрубочек. В состав триплета входит одна полная А-микротрубочка (на срезе видны 13 белковых молекул, образующих кольцо) и две неполные - В и С (на срезе видны 11 белковых молекул, образующих незамкнутое кольцо). Соседние триплеты связаны белком динеином. Обычно центриоли располагаются парами: одна центриоль - материнская, а другая -

дочерняя. Такая пара центриолей - диплосома - имеет Т-образную или Г-образную форму. Диплосомы тесно связаны с ядром, а у низших эукариот центриоли часто встраиваются в ядерную оболочку.

В начале интерфазы в клетке имеется одна диплосома. Перед началом деления клетки происходит удвоение центриолей: материнская и дочерняя центриоли расходятся, и от каждой центриоли отпочковывается новая центриоль. В результате образуется две диплосомы на клетку.

Клеточный центр всегда (или почти всегда) обнаруживается в клетках многоклеточных животных. У прокариот клеточный центр всегда отсутствует. У низших эукариот (у водорослей, грибов, одноклеточных животных) клеточный центр обнаруживается не всегда, а в клетках высших растений практически всегда отсутствует (за редким исключением). При отсутствии клеточного центра его функции у эукариот выполняет центр образования микротрубочек.

К органоидам движения относятся жгутики и реснички. Эти органоиды устроены сходным образом, однако между ними имеются некоторые различия. Жгутики заметно длиннее ресничек, их длина достигает 150 мкм и более. Количество жгутиков на клетку обычно невелико (1-7, редко - несколько десятков или сотен), количество ресничек, как правило, значительно больше (до 10-15 тысяч, реже несколько сотен).

У всех эукариот органоиды движения имеют сходную структуру. Типичный жгутик состоит из базального тела (или кинетосомы), переходной зоны, главного стержня и кончика. Главный стержень и кончик жгутика покрыты мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы.

Базальное тело представляет собой полый цилиндр, стенки которого образованы девятью триплетами микротрубочек. Таким образом, базальное тело и центриоль имеют одинаковое строение. Базальные тела связаны с ядерной оболочкой, аппаратом Гольджи и митохондриями.

Переходная зона находится в области пересечения жгутика с плазмалеммой. В центре переходной зоны лежит аксиальная гранула, от которой отходит две одиночные тубулиновые микротрубочки, которые идут вдоль оси жгутика до самого конца. На периферии переходной зоны лежит базальный диск, в котором утрачивается одна из трех микротрубочек каждого триплета, и триплеты превращаются в дублеты.

В основе главного стержня жгутика лежит аксонема - система параллельно ориентированных микротрубочек. Типичная аксонема представлена цилиндром, стенки которого образованы девятью дублетами микротрубочек; вдоль оси аксонемы тянутся две одиночные микротрубочки.

По мере приближения к кончику дублеты постепенно утрачивают одну из двух микротрубочек, а затем исчезают полностью. Заканчивается жгутик двумя центральными микротрубочками, покрытыми мембраной.

Изгибание жгутика происходит за счет изменения расстояния между дублетами микротрубочек или между одиночными микротрубочками. При этом расходуется энергия АТФ.

У ряда организмов обнаружены некоторые отклонения от типичной организации жгутиков: центральные трубочки или отсутствуют, или имеется лишь одна. У некоторых групп эукариот жгутики и реснички отсутствуют (покрытосеменные растения, нематоды, членистоногие, часть одноклеточных животных, водорослей и большинство голосеменных растений).

Жгутики прокариот имеют совершенно иную организацию. В их основе лежит полый цилиндр из белка флагеллина. В состав основания прокариотического жгутика входит около 12 разных белков, обеспечивающих вращение жгутиков.

Одномембранные органоиды. К одномембранным органоидам относятся: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, сферосомы, вакуоли и некоторые другие. Все одномембранные органоиды связаны между собой в единую вакуолярную систему клетки. В растительных клетках настоящие лизосомы не обнаружены. В то же время в животных клетках отсутствуют настоящие вакуоли.

У прокариот вакуолярная система, построенная на основе постоянных внутриклеточных мембран, отсутствует. Ее функции выполняют впячивания плазмалеммы - мезосомы.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или эндоплазматический ретикулум (ЭПР) - это система цистерн и трубочек, связанных между собой в единое внутриклеточное пространство, отграниченное от остальной части цитоплазмы замкнутой внутриклеточной мембраной. ЭПС открыл К. Портер (1945 г.) с помощью электронного микроскопа.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) имеется у всех эукариот и существует в виде двух типов: гранулярного (шероховатого) эндоплазматического ретикулума и агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулума. Мембраны эндоплазматического ретикулума тесно связаны с ядерной оболочкой, внутренние полости цистерн и трубочек эндоплазматического ретикулума связаны с перинуклеарным пространством.

Основной функцией ЭПС является биосинтез и транспортировка различных веществ. От цистерн и трубочек ЭПС отщуровываются одномембранные мелкие пузырьки, дальнейшая судьба и функции которых зависят от их содержимого (см. ниже).

Шероховатая ЭПС (гранулярный ЭПР) представлен системой плоских цистерн, на поверхности которых расположены рибосомы. Главной функцией гранулярного ЭПР является биосинтез, транспортировка и начальная модификация белков. Дополнительной функцией является сборка компонентов биологических мембран.

Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез клеточных белков, то синтезированные полипептиды поступают в цитоплазматический матрикс или

внедряются в мембраны. Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез экспортных белков, то синтезированные полипептиды поступают в полость ретикулума через специальные поры - каналы, контролируемые специфическими белками-рецепторами. В полости гранулярного ЭПР полипептиды модифицируются: отщепляется начало полипептидной цепи, образуются белковые гранулы, полипептиды образуют комплексы с другими веществами и т.д.

Гладкая ЭПС (агранулярный ЭПР) образована системой разветвленных трубочек. В полости агранулярного ЭПР происходит биосинтез липидов и полисахаридов. В агранулярном ретикулуме сократимых клеток происходит накопление ионов кальция, а в агранулярном ретикулуме печени происходит детоксикация ядовитых веществ.

Аппарат Гольджи (комплекс Гольджи, пластинчатый комплекс). Назван в честь К. Гольджи, который в 1898 г. обнаружил его в нервных клетках.

Основой аппарата Гольджи является диктиосома - стопка уплощенных одномембранных цистерн. Количество диктиосом в клетке может достигать 20. Если диктиосомы расположены независимо друг от друга, то такая структура аппарата Гольджи называется диффузной. Если диктиосомы связаны между собой каналами в единую трехмерную систему, то такая структура называется сетчатой.

В зоне аппарата Гольджи наблюдается множество мелких вакуолей. Часть вакуолей имеет ретикулярное происхождение, то есть они образуются путем отшнуровывания от эндоплазматического ретикулума. Путем слияния этих вакуолей и образуются цистерны аппарата Гольджи. Другая часть вакуолей (обычно более крупных) образуется путем отшнуровывания от цистерн аппарата Гольджи.

В цистернах аппарата Гольджи завершается формирование компонентов плазмалеммы. Здесь же завершается модификация экспортных белков. От аппарата Гольджи отшнуровываются секреторные вакуоли и первичные лизосомы.

Таким образом, функции аппарата Гольджи сводятся к накоплению разнообразных веществ, их модификации и сортировке, упаковке конечных продуктов в одномембранные пузырьки, выведению секреторных вакуолей за пределы клетки и формированию первичных лизосом.

У одноклеточных организмов расширенные цистерны аппарата Гольджи образуют сократительные вакуоли. В передней части сперматозоидов расширенная цистерна аппарата Гольджи образует акросому, которая содержит литические ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки.

Лизосомы - это одномембранные пузырьки диаметром 0,1...0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты (протеазы, нуклеазы, липазы и кислые фосфатазы).

Лизосомы открыл биохимик Де Дюв (1955). Дальнейшее их изучение велось с помощью биохимических и электронно-микроскопических методов. Лизосомы хорошо изучены у животных. Существование настоящих лизосом у растений не доказано.

Первичные лизосомы образуются при отшнуровывании от периферической части аппарата Гольджи. Их размеры очень малы (около 0,1 мкм). Затем эти первичные лизосомы сливаются с фагосомами (фагоцитарными вакуолями), образуя вторичные лизосомы (пищеварительные вакуоли). Вторичные лизосомы могут сливаться между собой. Вещества, поглощенные клеткой, подвергаются гидролизу, продукты которого через мембрану вторичной лизосомы поступают в цитоплазматический матрикс. Лизосома, содержащая непереваренные вещества, превращается в остаточное тельце. Остаточные тельца выводятся из клетки путем экзоцитоза или остаются в ее составе вплоть до гибели клетки.

Первичные лизосомы могут изливать свое содержимое за пределы клетки (при внеклеточном пищеварении) или превращаться в автолизосомы. Автолизосомы (фагосомы) образуются при слиянии первичных лизосом и отработанных внутриклеточных структур: фрагментов эндоплазматической сети, митохондрий, пластид, рибосом, включений и т.д. Автолизосомы выполняют роль внутриклеточных чистильщиков, их количество возрастает при повреждении клеток, при стрессах, при различных генетических и инфекционных заболеваниях.

Секреторные вакуоли (или секреторные гранулы) - это короткоживущие одномембранные пузырьки, которые образуются путем отшнуровывания от периферической части аппарата Гольджи.

Секреторные вакуоли содержат разнообразные вещества (неактивные ферменты, или проферменты, полисахариды, липиды), выводимые за пределы клетки путем экзоцитоза. Секреторные вакуоли хорошо видны в специализированных клетках экзокринных желез.

Пероксисомы (микротельца) - это одномембранные пузырьки диаметром 0,3... 1,5 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от цистерн гранулярной эндоплазматической сети. Пероксисомы заполнены гранулярным матриксом и содержат разнообразные ферменты, например, каталазу, разлагающую пероксид водорода. В ряде случаев пероксисомы содержат и другие системы ферментов.

У проростков некоторых растений встречаются и другие органоиды, содержащие каталазу - глиоксисомы. Глиоксисомы участвуют в липидно-углеводном обмене веществ.

Сферосомы - это одномембранные пузырьки диаметром около 1 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от эндоплазматической сети. Сферосомы характерны для клеток растений. Первичная сферосома (просферосома) накапливает липиды, увеличивается в размерах, затем утрачивает мембрану и превращается в масляную каплю.

Кроме липидов в составе сферосом имеются ферменты липазы, контролирующие превращения липидов.

Вакуоли - это заполненные жидкостью крупные одномембранные полости. Настоящие вакуоли имеются только у растений.

Первично вакуоли образуются при слиянии мелких пузырьков, отшнуровывающихся от эндоплазматической сети. В ходе функционирования вакуолей в их состав могут включаться пузырьки, отшнуровывающиеся от аппарата Гольджи. Мембрана крупных вакуолей имеет собственное название - тонопласт. Содержимое вакуолей называется клеточным соком. В состав клеточного сока входят неорганические соли, пигменты, растворимые углеводы, органические кислоты, некоторые белки.

Функции вакуолей разнообразны: регуляция водно-солевого режима, накопление пигментов (например, антоциана), накопление алкалоидов, таннидов, латекса, минеральных солей, некоторых отходов жизнедеятельности.

К двумембранным органоидам относятся митохондрии и пластиды. Эти органоиды являются полуавтономными, поскольку обладают собственной ДНК и собственным белоксинтезирующим аппаратом. Митохондрии имеются практически во всех эукариотических клетках. Пластиды имеются только в растительных клетках.

Митохондрии и пластиды способны к самовоспроизведению и никогда не образуются из других компонентов клетки. Вне клеток они существовать не могут.

Митохондрии - это двумембранные органоиды, главная функция которых - аэробное дыхание (терминальное окисление, или окислительное фосфорилирование).

Митохондрии открыл Р. Альтман (1890-1894 гг.); он называл их «биобластами». Сам термин «митохондрия» предложил К. Бенда (1897-1898гг.); однако долгое время использовался термин «хондриосома». В 1920-ых гг. О. Варбург доказал, что с митохондриями связаны процессы клеточного дыхания.

Форма митохондрий зависит от таксономической принадлежности организмов, от тканевой принадлежности клеток и от физиологического состояния клеток. Крупные разветвленные митохондрии могут дробиться на множество мелких, а затем вновь сливаться. За счет этих преобразований число митохондрий в клетке может изменяться от одной до десятков тысяч. В соматических клетках млекопитающих обычно содержится 500...1000 митохондрий.

Внутренняя (активная) мембрана митохондрий образует кристы - гребневидные выпячивания различной формы, которые увеличивают поверхность внутренней мембраны. В состав внутренней мембраны входят комплексы фермента АТФазы, образующие грибовидные тела. Содержимое митохондрии, ограниченное внутренней мембраной, заполнено основным веществом - внутренним матриксом (или просто матриксом). В матриксе содержатся: митохондриальные ДНК, РНК, рибосомы и включения. Пространство между внутренней и внешней мембранами заполнено межмембранным матриксом.

Дополнительные функции митохондрий: регуляция водно-солевого режима, хранение питательных веществ, хранение части генетической информации и биосинтез некоторых белков.

У аэробных прокариот митохондрий нет. Их функции выполняют мезосомы. Роль межмембранного матрикса играет пространство между плазмалеммой и клеточной стенкой. Митохондрии также отсутствуют у некоторых анаэробных паразитических Одноклеточных.

Пластиды - это двумембранные органоиды растений, выполняющие разнообразные функции. Пластиды описал Антони ван Левенгук (1676), но их подробное изучение связано с развитием биохимии и электронной микроскопии. Пластиды различаются по форме, размерам, строению и функциям. Механизмы увеличения числа пластид в клетке разнообразны: деление, дробление, почкование. Исходной формой пластид являются пропластиды. Увеличиваясь в размерах, пропластиды превращаются в лейкопласты. Лейкопласты в своем развитии превращаются или в хлоропласты, или в запасующие пластиды: амилопласты содержат крахмал; липидоласты накапливают липиды; протеиноласты накапливают белки и становятся их хранилищем. Хромопласты представляют собой последнюю стадию существования хлоропластов: в них происходит разрушение зеленых пигментов, но длительное время сохраняются желтые и красные пигменты.

Хлоропласты - это пластиды, в которых протекают все реакции фотосинтеза: фотофосфорилирование и фиксация углекислого газа. Форма и количество хлоропластов в клетках относительно постоянны и зависят от таксономической принадлежности организмов, а также от уровня полиплоидии (у полиплоидов пластид больше). Обычно в клетке содержится несколько десятков хлоропластов.

Внутреннее содержимое хлоропластов называется строма. Строма содержит пластидные ДНК, РНК, рибосомы и включения. Внутренняя мембрана образует впячивания, которые называются тилакоидами. Тилакоиды вскоре теряют связь с внутренней мембраной и превращаются в унцированные цистерны. Внутреннее содержимое тилакоидов называется матриксом. Одиночные тилакоиды называются ламеллы (или фретты), комплексы (стопки) тилакоидов - граны. Мембраны тилакоидов содержат комплексы пигментов (фотосистемы). В состав мембран входит фермент АТФаза.

Дополнительные функции хлоропластов - те же, что и у митохондрий: регуляция водно-солевого режима, хранение питательных веществ, хранение части генетической информации и биосинтез некоторых белков.

У фотосинтезирующих пурпурных и зеленых бактерий пластиды отсутствуют. Их функции выполняют разнообразные мезосомы: прокариотические тилакоиды, ламеллы и хроматофоры. У цианобактерий в цитоплазме имеются ламеллы, по структуре сходные с ламеллами высших растений. У водорослей пластиды обычно называются хроматофоры. Форма хроматофоров разнообразна: париетальные (постенные), чашевидные, кольцеобразные, цилиндрические, спиральные, звездчатые. Число тилакоидов в составе одной ламеллы - от 1 до 3. У зеленых водорослей имеются граны. Количество оболочек (мембран) различно: 2 (красные и зеленые водоросли), 3 (эвгленовые и пиррофитовые) и 4 (золотистые, желто-зеленые, диатомовые и бурые). При наличии 4 мембран внешняя мембрана постенная переходит в мембраны эндоплазматической сети и ядерной оболочки. В составе хроматофоров входит специфическая белковая структура - пиреноид.

Вокруг пиреноиды откладывается крахмал. Пиреноиды имеются также в пластидах некоторых моховидных.

Тема 2. Процессы обмена веществ

Обмен веществ, или метаболизм - это совокупность всех процессов превращения энергии и химических веществ в биологических системах.

Все множество обменных процессов подразделяется на два противоположных потока биохимических реакций, которые называются энергетический обмен и пластический обмен. Пластический и энергетический обмен - это сопряженные (взаимосвязанные) процессы. Продукты реакций пластического обмена рано или поздно вступают в реакции энергетического обмена и наоборот. Энергия, полученная в ходе реакций энергетического обмена, используется в реакциях пластического обмена. Реакции метаболизма рано или поздно завершаются превращением всей исходной энергии в тепло.

Энергетический обмен (катаболизм, или диссимиляция) - это совокупность физиолого-биохимических процессов, в ходе которых происходит окисление сложных органических веществ. В результате энергетического обмена образуются более простые органические или неорганические вещества, и выделяется высокоорганизованная энергия (например, в виде АТФ).

Пластический обмен (анаболизм, или ассимиляция) - это совокупность физиолого-биохимических процессов, в ходе которых из простых органических и неорганических веществ образуются более сложные вещества. Пластический обмен протекает с затратой высокоорганизованной энергии (например, в виде АТФ), которая затрачивается на восстановление нежизненных соединений углерода путем присоединения к ним электронов и протонов.

Для пластического обмена необходимы первичные источники углерода (исходные «кирпичики» для образования органических веществ) и первичные источники высокоорганизованной энергии.

Все организмы способны синтезировать сложные органические вещества, используя относительно простые органические вещества с асимметрическим атомом углерода. Организмы, все клетки которых нуждаются в готовых органических веществах, называются гетеротрофными (или просто гетеротрофами). Однако существуют организмы, у которых хотя бы часть клеток способна ассимилировать (то есть усваивать) углекислый газ. Такие организмы называются автотрофными (или просто автотрофами). К автотрофам прежде всего относят прокариот, ассимилирующих самые простые органические вещества: метан, водород, аммиак, фенол.

Все организмы способны получать высокоорганизованную энергию путем катаболизма (то есть за счет окисления органических веществ). Организмы, у которых все клетки

получают высокоорганизованную энергию только таким путем, называются органотрофными (или просто органотрофами). Однако существуют организмы, у которых хотя бы часть клеток способна использовать световую энергию. Такие организмы называются фототрофными (или просто фототрофами). Кроме того, многие прокариоты способны использовать энергию окисления неорганических веществ. Такие организмы называются литотрофными (или просто литотрофами). Для органотрофов и литотрофов часто употребляют общее название хемотрофы.

Функции обмена веществ

1. Поддержание постоянства внутренней среды клеток и организма (гомеостаз) в непрерывно меняющихся условиях существования.
2. Обеспечение развития, жизнедеятельности и самовоспроизведения организмов, их связь с окружающей средой и адаптации к изменениям внешних условий.

Метаболизм

(обмен веществ и энергии)

Анаболизм

(ассимиляция) –

совокупность химических процессов в живом организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей, заключается в синтезе сложных молекул из более простых с накоплением энергии.

Катаболизм

(диссимиляция) –

совокупность реакций, в которых происходит распад крупных органических молекул до простых соединений с одновременным высвобождением энергии.

При разрыве химических связей молекул органических соединений энергия высвобождается и запасается главным образом в виде молекул аденозинтрифосфорной кислоты сокращенно (АТФ), т.е. аденозинтрифосфата. Синтез АТФ у эукариот происходит в митохондриях, хлоропластах и цитоплазме, а у прокариот – в цитоплазме.

Сравним анаболизм и катаболизм

Признаки для сравнения	Анаболизм	Катаболизм
Задача процесса	Обеспечение клетки строительным материалом и энергоносителями	Обеспечение клетки энергией

Химические соединения	Из простых синтезируются более сложные	Сложные распадаются до простых
Энергия	затрачивается	Освобождается
АТФ	Расходуется	Образуется, накапливается

В процессе эволюции клетки живых организмов выработали регуляторные системы, обеспечивающие упорядоченность и согласованность метаболических реакций. Это и позволяет адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Рассмотрим один из процессов пластического обмена – биосинтез белка.

Биосинтез белка

Многообразие белков и строение молекулы ДНК

Важнейшим процессом ассимиляции в клетке является синтез белка. Так как белки выполняют в организме целый ряд функций, то необходимо синтезировать тысячи различных белков, тем более что большинство белков имеют ограниченный срок функционирования и синтез таких белков (компонентов мембран, гормонов, ферментов) не прекращается ни на минуту. Так, например, за сутки в организме человека распадается около 400 г различных белков, следовательно, такую же массу нужно синтезировать снова.

Каждый вид живых существ имеет свой собственный, строго определенный набор белков. Белки являются основой уникальности каждого вида, хотя некоторые белки, выполняющие одну и ту же функцию в разных организмах, могут быть похожими и даже одинаковыми.

С другой стороны, все особи одного вида хоть немного, но отличаются друг от друга. На Земле нет, например, двух абсолютно одинаковых людей или амеб. Индивидуальную неповторимость каждой особи определяют различия в структуре белков.

Свойства белков определяются прежде всего их *первичной структурой*, т. е. последовательностью аминокислот в молекуле белка. Наследственная информация о первичной структуре белка заключена в последовательности нуклеотидов в молекулах двуцепочечной ДНК. Следовательно, информация о строении и жизнедеятельности как каждой клетки, так и всего многоклеточного организма в целом заключена в нуклеотидной последовательности ДНК. Эта информация получила название *генетической информации*, а участок ДНК, в котором содержится информация о первичной структуре одного белка, называется *геном*.

Генетический код. Каждой аминокислоте белка соответствует последовательность из трех расположенных друг за другом нуклеотидов ДНК — *триплет*, или *кодон*. К настоящему времени составлена *карта генетического кода*, т. е. известно, какие триплеты в ДНК соответствуют той или иной из 20 аминокислот, входящих в состав белков (табл. 6). Как известно, в состав ДНК могут входить четыре азотистых основания: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). Число сочетаний из 4 по 3 составляет $4^3 = 64$, т. е. ДНК может кодировать 64 аминокислоты. Однако всего кодируется только 20 аминокислот. Оказалось, что многим аминокислотам соответствует не один, а несколько кодонов. Предполагается, что такое свойство генетического кода — *вырожденность* — повышает надежность хранения и передачи генетической информации при делении клеток. Например, аминокислоте аланину соответствуют 4 кодона — ЦГА, ЦГГ, ЦГТ и ЦГЦ. Получается, что случайная ошибка в третьем нуклеotide кодона не сможет привести к изменениям в структуре белка — все равно это будет кодон аланина.

Таблица “Генетический код”.

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

Примечание: первый нуклеотид триплета берут из левого вертикального ряда, второй — из горизонтального ряда, третий — из правого вертикального.

Так как в молекуле ДНК содержатся сотни генов, то в ее состав обязательно входят триплеты, являющиеся «знаками препинания» и обозначающие начало или конец того или иного гена.

Очень важное свойство генетического кода — *специфичность*, т. е. один триплет всегда кодирует только одну аминокислоту. Генетический код *универсален* для всех живых организмов от бактерии до человека.

То, что ДНК и РНК содержится как в клетках животных, так и в клетках растений, выяснилось только к концу 30-х годов XX в. До того полагали, что ДНК содержится только в клетках животных, а РНК — в клетках растений. То, что РНК содержится во всех клетках, причем не столько в ядре, сколько в цитоплазме, было показано только в 40-е годы XX в.

Транскрипция.носителем генетической информации является ДНК, расположенная в клеточном ядре. Сам же синтез белка происходит в цитоплазме на рибосомах. Из ядра в цитоплазму информация о структуре белка поступает в виде *информационной РНК* (иРНК). Для того чтобы синтезировать иРНК, участок двуцепочечной ДНК раскручивается, а затем на одной из цепочек ДНК по принципу

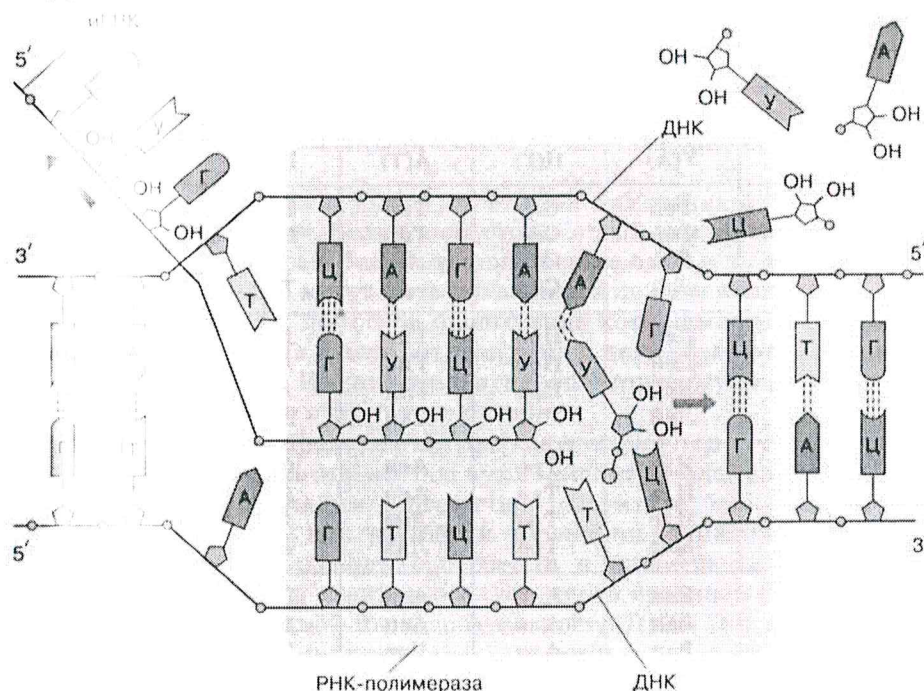


Рис. Схема процесса транскрипции

комплементарности синтезируется молекула иРНК (рис. 42). Это происходит следующим образом: против, например, Г молекулы ДНК становится Ц молекулы РНК, против А молекулы ДНК — У молекулы РНК (вспомните, что вместо тимина РНК несет урацил, или У), против Т молекулы ДНК — А молекулы РНК и против Ц молекулы ДНК — Г молекулы РНК. Таким образом, формируется цепочка иРНК, представляющая собой точную копию второй (нематричной) цепочки ДНК (только вместо тимина включен урацил). Так информация о последовательности аминокислот в белке переводится с «языка ДНК» на «язык РНК». Этот процесс получил название *транскрипции*.

Для транскрипции, т. е. для синтеза иРНК, необходим особый фермент — *РНК-полимераза*. Так как в одной молекуле ДНК может находиться множество генов, очень важно, чтобы РНК-полимераза начала синтез иРНК со строго определенного места ДНК, иначе в структуре иРНК будет записана информация о белке, которого нет в природе и который конечно же клетке не нужен. Поэтому в начале каждого гена находится особая

специфическая последовательность нуклеотидов, называемая **промотором**. РНК-полимераза «узнает» промотор, взаимодействует с ним и, таким образом, начинает синтез цепочки иРНК с нужного места. Фермент продолжает синтезировать иРНК, присоединяя к ней новые нуклеотиды, до тех пор, пока не дойдет до очередного «знака препинания» в молекуле ДНК — **терминатора**. Это последовательность нуклеотидов, указывающая на то, что синтез иРНК нужно прекратить.

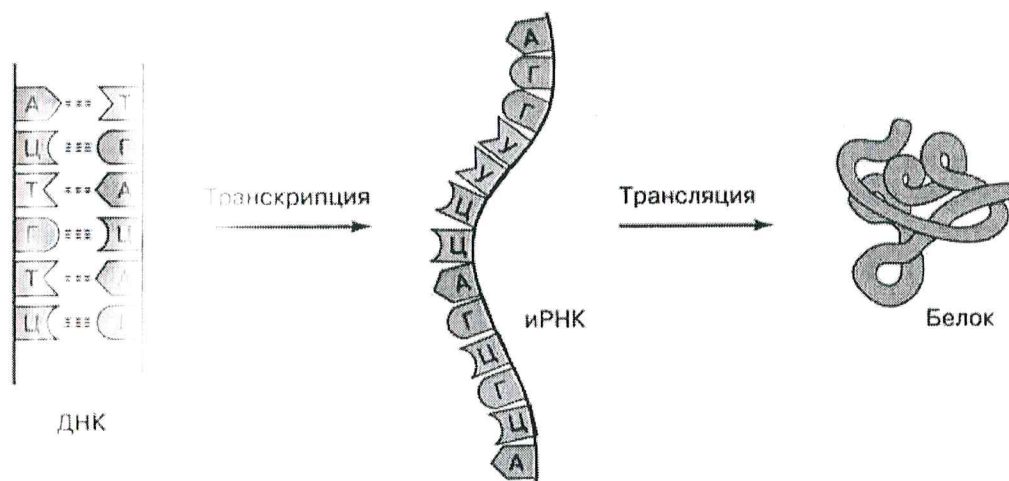


Рис. Взаимосвязь между процессами транскрипции и трансляции

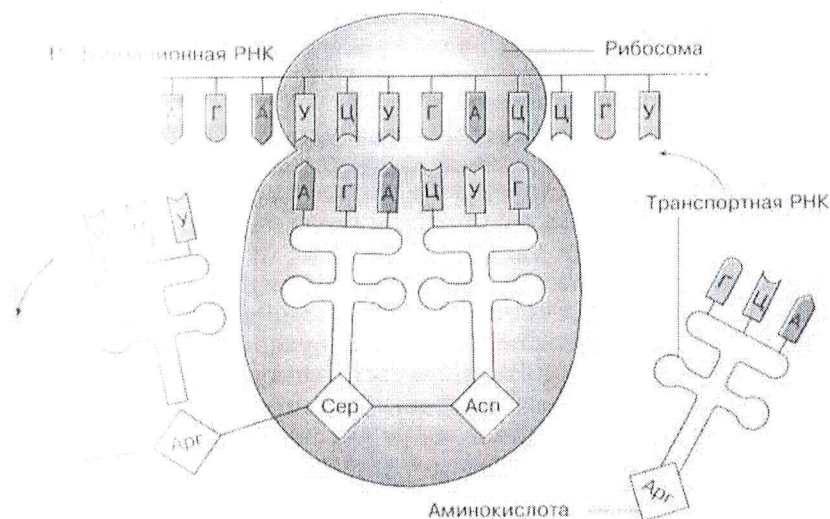
У прокариот синтезированные молекулы иРНК сразу же могут взаимодействовать с рибосомами и участвовать в синтезе белков. У эукариот иРНК синтезируется в ядре, поэтому сначала она взаимодействует со специальными ядерными белками и переносится через ядерную мембрану в цитоплазму.

В цитоплазме обязательно должен иметься полный набор аминокислот, необходимых для синтеза белков. Эти аминокислоты образуются в результате расщепления белков, получаемых организмом с пищей, а некоторые могут синтезироваться в самом организме.

Необходимо помнить, что любая аминокислота может попасть в рибосому, только прикрепившись к специальной **транспортной РНК** (тРНК).

Трансляция. В цитоплазме происходит процесс синтеза белка, который по-другому называют **трансляцией**. Трансляция — это перевод последовательности нуклеотидов молекулы и-РНК в последовательность аминокислот молекулы белка (рис. 43). С тем концом и-РНК, с которого должен начаться синтез белка, взаимодействует рибосома. При этом начало будущего белка обоначается триплетом **АУГ**, который является **знаком начала трансляции**. Так как этот кодон кодирует аминокислоту метионин, то все белки (за исключением некоторых случаев) начинаются с метионина. После связывания рибосома начинает двигаться по иРНК, задерживаясь на каждом ее участке, который включает в себя два кодона (т. е. $3 + 3 = 6$ нуклеотидов). Время задержки составляет всего 0,2 с. За это время молекула тРНК, **антикодон** которой комплементарен кодону, находящемуся в рибосоме, успевает распознать его. Та аминокислота, которая была связана с этой тРНК, отделяется от «черешка» и присоединяется с образованием пептидной связи к предыдущей цепочке белка. В тот же самый момент к рибосоме подходит следующая тРНК, антикодон которой комплементарен следующему триплету в иРНК, и

следующая аминокислота, принесенная этой тРНК, включается в растущую цепочку. После этого рибосома сдвигается по и-РНК, задерживается на следующих нуклеотидах, и все повторяется сначала. Наконец, рибосома доходит до одного из так называемых *стоп-кодонов* (УАА, УАГ или УГА). Эти кодоны не кодируют аминокислот, они только



лишь показывают, что синтез белка должен быть завершен. Белковая цепочка отсоединяется от рибосомы, выходит в цитоплазму и формирует присущую этому белку вторичную, третичную и четвертичную структуры (рис. 44).

Все описываемые реакции происходят за очень маленькие промежутки времени. Подсчитано, что на синтез крупной молекулы белка уходит всего около двух минут.

Клетке необходима не одна, а много молекул каждого белка. Поэтому как только рибосома, первой начавшая синтез белка на молекуле и-РНК, продвигается вперед, тут же на эту и-РНК насаживается вторая рибосома, которая начинает синтезировать такой же белок. На ту же и-РНК может быть нанизана и третья, и четвертая рибосома, и т. д. Все рибосомы, синтезирующие белок на одной молекуле и-РНК, называются *полисомой*. Когда синтез белка окончен, рибосома может связаться с другой молекулой и-РНК и начать синтезировать новый белок, закодированный в этой молекуле и-РНК. Таким образом, последовательность аминокислот в первичной структуре белка не зависит от рибосом, а определяется только последовательностью нуклеотидов и-РНК.

Таким образом, трансляция — это перевод последовательности нуклеотидов молекулы и-РНК в последовательность аминокислот молекулы белка.

Регуляция транскрипции и трансляции в клетке и организме

Оперон и репрессор. Известно, что набор хромосом, т. е. набор молекул ДНК, одинаков во всех клетках одного организма. Следовательно, каждая клетка тела способна синтезировать любое количество каждого белка, свойственного данному организму. К счастью, этого никогда не происходит, так как клетки той или иной ткани должны иметь определенный набор белков, необходимый для выполнения их функции в многоклеточном организме, и ни в коем случае не синтезировать «посторонних» белков, которые свойственны клеткам других тканей. Так, например, в клетках корня необходимо синтезировать растительные гормоны, а в клетках листа — ферменты для

обеспечения фотосинтеза. Почему же в одной клетке не синтезируются сразу все белки, информация о которых имеется в ее хромосомах?

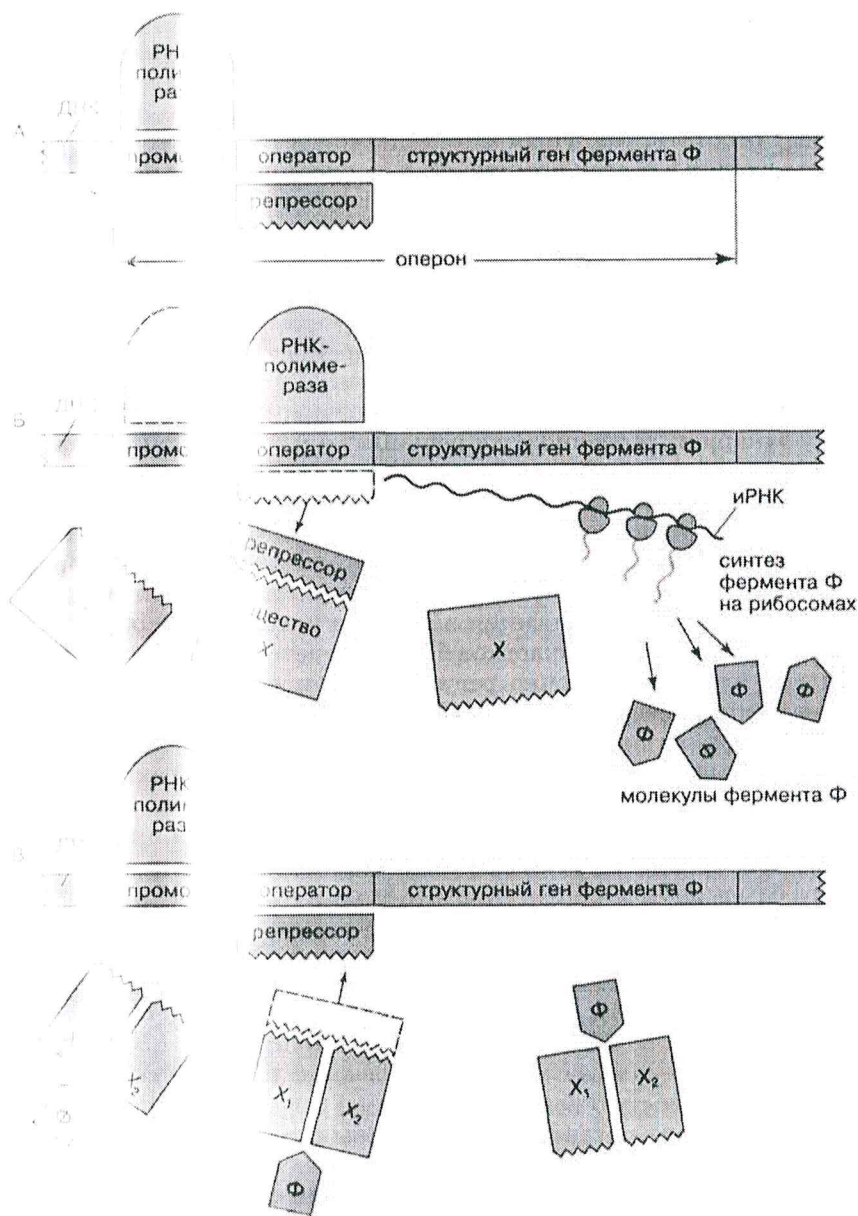
Такие механизмы лучше изучены в клетках прокариот. Несмотря **на** то что прокариоты — одноклеточные организмы, их транскрипция и трансляция также регулируются, так как в один момент времени клетка может нуждаться в каком-либо белке, а в другой момент тот же самый белок может стать для нее вреден.

Генетической единицей механизма регуляции синтеза белков следует считать **оперон**, в состав которого входят один или несколько **структурных генов**, т. е. генов, несущих информацию о структуре РНК, которая, в свою очередь, несет информацию о структуре белка. Перед этими генами, в начале оперона, расположен **промотор** — «посадочная площадка» для фермента РНК-полимеразы. Между промотором и структурными генами в опероне расположен участок ДНК, называемый **оператором** (рис. 45, А). Если с оператором связан особый белок — **репрессор**, то РНК-полимераза не может начать синтез РНК.

Механизм регуляции синтеза белка у прокариот. Приведем конкретный пример такой регуляции. Предположим, что в бактериальную клетку проникло пищевое вещество X, которое должно быть разрушено на более мелкие части ферментом Ф, который закодирован в структурном гене оперона, но не синтезируется, так как оператор этого оперона заблокирован репрессором. В этом случае одна из молекул вещества X, проникшего в клетку, связывается с молекулой репрессора. При этом комплекс X-репрессор теряет способность удерживаться на операторе (рис. 45, Б), и РНК-полимераза тут же начинает синтез РНК, на которой рибосомы синтезируют фермент Ф. Этот фермент начинает разрушать, разрушая молекулы вещества X, в том числе и те, которые входят в состав комплекса X-репрессор. Когда все молекулы вещества X будут разрушены, репрессор снова сможет связаться с оператором, следовательно, синтез новых молекул фермента Ф будет прекращен, так как прекратится синтез его иРНК (рис. 45, В). А так как иРНК имеет ограниченный (и достаточно короткий) срок «жизни» в цитоплазме, по окончании которого она будет разрушена специальными ферментами, то прекратится синтез фермента Ф и на уже синтезированных молекулах иРНК.

Механизм регуляции синтеза белка у эукариот. Регуляция работы генов у эукариот, особенно если речь идет о многоклеточном организме, гораздо сложнее. Во-первых, белки, которые нужны для обеспечения какой-либо функции, могут быть закодированы на различных хромосомах (напомним, что у прокариот ДНК в клетке представлена одной-единственной молекулой). Во-вторых, у эукариот сами гены устроены сложнее, чем у прокариот; у них имеются «молчащие» участки, с которых не считывается иРНК, но которые способны регулировать работу соседних участков ДНК. В-третьих, в многоклеточном организме необходимо точно регулировать и координировать работу генов в клетках разных тканей. Эта координация осуществляется на уровне нервной системы и главным образом при помощи гормонов. Они вырабатываются как в клетках желез внутренней секреции, так и в клетках многих других тканей, например нервной. Эти гормоны связываются с особыми рецепторами, расположенными на поверхности клеточной мембраны, или внутри клетки. В результате взаимодействия рецептора с гормоном в клетке активируются или, наоборот, репрессоруются определенные гены, и синтез белков в данной клетке меняет свой характер. Например, гормон надпочечников адреналин активирует распад гликогена до

глюкозы в клетках мышц, что приводит к улучшению обеспеченности этих клеток энергией. Другой гормон, инсулин, выделяемый поджелудочной железой, напротив, способствует образованию гликогена из глюкозы и запасанию его в клетках печени. Конечно, полностью понять механизмы регуляции генов даже в относительно просто организованных живых существах мы пока не в силах. А если учесть, что организм человека состоит из более чем 200 млрд клеток и в каждой из них, по последним подсчетам исследователей, содержится до 120 тыс. генов, то становятся очевидными трудности, возникающие при изучении координации работы генов организма человека. Следует также учесть, что 99,9% ДНК у всех людей одинаковы и только оставшиеся 0,1% определяют неповторимую индивидуальность каждого человека: внешний вид, особенности характера, обмена веществ, склонность к тем или иным заболеваниям, индивидуальная реакция на лекарства и многое другое.



Общая длина молекул ДНК, содержащихся в 46 хромосомах человека, составляет почти 2 метра. Если бы генетически триплетным кодом были закодированы буквы алфавита, то ДНК одной клетки человека хватило бы для шифровки 1000 толстых томов текста!

2. Примеры заданий

Задание 1. Выберите имена ученых, исследовавших клетку. Кратко обозначьте их вклад в развитие цитологии:

- 1) Р. Гук;
- 2) Г. Мендель;
- 3) Ч. Дарвин;
- 4) И. Вантгоф;
- 5) А. ван Левенгук;
- 6) Т. Шванн.

Ответ:

Роберт Гук (английский естествоиспытатель) изучая микроскопическое строение пробки, установил, что она состоит из замкнутых пузырьков, или ячеек, разделенных общими перегородками – стенками. Назвал эти ячейки клетками. Изложил наблюдения в труде «Микрография, или некоторые физиологические описания мельчайших телец при помощи увеличительных стекол» (1665).

Антони ван Левенгук (нидерландский натуралист) - один из основоположников научной микроскопии. Изготовив линзы с 150-300-кратным увеличением, впервые наблюдал и зарисовал сперматозоиды (1677), бактерии (1683), простейших, отдельные растительные и животные клетки, мышечную ткань, части и органы более 200 видов растений и животных.

Теодор Шванн (немецки физиолог) – один из основоположников клеточной теории, доказал гомологичность растительных и животных клеток. На основе знакомства с трудами немецкого ботаника М. Шлейдена и собственных исследований разработал принципы клеточного строения и развития живых организмов, в 1839 году опубликовал труд «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений».

Задание 2. Определите, молекула какого вещества подходит под данную схему:
азотистое основание + углерод рибоза + три остатка фосфорной кислоты

- 1) иРНК
- 2) тРНК
- 3) АТФ
- 4) АДФ

Ответ: 3.

Именно в молекуле АТФ имеется три остатка фосфорной кислоты

Задание 3. К реакциям матричного синтеза относятся:

- 1) синтез ДНК;
- 2) синтез белка;
- 3) синтез РНК;
- 4) синтез жирных кислот;
- 5) синтез полисахаридов.

Варианты ответа:

- а) 1, 3;
- б) 1, 2;
- в) 1, 2, 3

Ответ: в) 1, 2, 3

3. Разбор заданий предварительного тестирования

1. Выберите один правильный вариант ответа из четырех предложенных

1. Для того, чтобы предотвратить порчу продуктов питания под действием бактерий, необходимо:
 - а) исключить попадание на продукты спор;
 - б) обеспечить неблагоприятные условия для жизни этих организмов;
 - в) предотвратить попадание на продукты прямых солнечных лучей;
 - г) ограничить доступ воздуха к продуктам.
2. Спасти человека, отравившегося смертельно ядовитыми грибами, трудно, так как токсины этих грибов:
 - а) очень ядовиты;
 - б) разного действия, их очень много;
 - в) токсины этих грибов быстро всасываются в кровь;
 - г) вызывают симптомы отравления спустя 12 – 20 часов, когда их действие необратимо.
3. К возбудителям отравлений:
 - а) возбудитель ржавчины пшеницы;
 - б) возбудитель пузырчатой головни кукурузы;
 - в) возбудитель ржавчины цитрусовых в Америке; *водоросль *Cephaleuros virescens*, хония и обзидантельная окраска, является частичным паразитом*
 - г) возбудитель болезни кофея.
4. Возбудители заболеваний человека не встречаются среди:
 - а) лишайников, состоящих из простейших;
 - б) водорослей, состоящих из грибов.
5. При делении митозе спорения из центральной клетки после ее слияния со спермием образуются:
 - а) тетрады спорыиидосперм;
 - б) сеуидианты, спорангиота.

6. Только для животных характерен процесс:
- образования на основе органических веществ из неорганических;
 - восприятия раздражений из окружающей среды и преобразование их в нервные импульсы;
 - поступления веществ в организм, их преобразование и удаление конечных продуктов жизнедеятельности;
 - поглощение кислорода и выделение углекислого газа в процессе дыхания.
7. В отличие от круглых червей, у кольчатых червей появилась:
- пищеварительная система;
 - вспомогательная система;
 - кровеносная система;
 - нервная система.
8. Наружный скелет членистоногих представлен:
- кожно-мускульным мешком;
 - хитиновым скелетом;
 - панцирем из хитина;
 - неперенно-волосистой мускулатурой.
9. Рабочие пчелы являются:
- структурными элементами и приступившими к уходу за потомством;
 - бесполом, у которого развиты половые железы;
 - самками, способными через год отложить яйца;
 - самцами, развивающимися из неоплодотворенных яиц.
10. Считается, что моллюски и членистоногие произошли непосредственно от древних:
- кариоподобных организмов;
 - инфузорий;
 - простейших;
 - колониальных червей.
11. Из перечисленных организмов наиболее прогрессивными чертами строения обладают:
- вильки;
 - брюхоногий моллюск;
 - гидра;
 - вольвокс.
12. Каким образом перьевой покров птиц оказывает влияние на данные признаки:
- не оказывает никакого влияния на данные признаки;
 - способствует увеличению объема тела и уменьшению его средней плотности;
 - способствует уменьшению объема тела и его средней плотности;
 - способствует увеличению объема тела птицы и увеличению его средней плотности.
13. У позвоночных животных форма даёт начало:
- сегментации;
 - формированию скелета;
 - формированию мышц;
 - формированию кишечника.
14. Наиболее эффективным для артериальное давление оказывает:
- увеличение диаметра артерий;
 - увеличение диаметра вен;
 - увеличение диаметра капилляров;
 - увеличение диаметра сердца.

15. Пищевые цепи – это:
- а) последовательность организмов в природном сообществе, каждый элемент которой является пищей для следующего;
 - б) последовательность происхождения пищи по различным разделам пищеварительного тракта;
 - в) зависимость растений от травоядных животных, их, в свою очередь, от хищников;
 - г) совокупность всех пищевых связей в экосистеме.
16. К биотическим факторам окружающей среды следует отнести:
- а) взаимодействие различных элементов животными;
 - б) длину светового дня, температуру;
 - в) наличие химических цветковых растений;
 - г) интродуцированную фауну.
17. Примером биотических являются взаимоотношения между популяциями:
- а) на азиатском озере в одном водоеме;
 - б) карпа и щуки в одном водоеме;
 - в) таракан и муха в одном водоеме;
 - г) рыбы в разных озерах.
18. При формировании признаков, общим для клеток растений и животных является:
- а) наличие клеточной оболочки;
 - б) 46 хромосом в диплоиде;
 - в) рибосомы в цитоплазме;
 - г) наличие хлоропластов.
19. Функции, связанные с передачей информации выполняют:
- а) белки;
 - б) углеводы;
 - г) липиды;
 - г) ферменты и гормоны.
20. Из биохимических процессов, не относится к процессам биосинтеза образование:
- а) белка;
 - б) углеводов;
 - в) аденинтрифосфата при дыхании;
 - г) липидов.
21. Из органов, деятельность которых регулируют:
- а) пищеварительная и пищеварительная;
 - б) выделительная и выделительная;
 - г) нервная и нервная;
 - г) эндокринная и эндокринная.
22. Для поддержания нормального функционирования нормальной жизнедеятельности человеческого организма необходимо:
- а) наличие витаминов;
 - б) наличие минеральных солей;
 - г) наличие углеводов;
 - г) наличие белков.
23. Кровь человека поступает из:
- а) правого предсердия;

- б) затыла предсердия;
в) переднего отдела сердца;
г) полости предсердия.
24. Не указывают признаком "гоминизации" человека:
- а) прямохождение;
б) изменение зубочелюстного аппарата;
в) вегетативный тип размножения;
г) утрата естественного кожного покрова в постэмбриональный период развития.
25. Пероксисомы – это:
- а) органеллы строения; *обязательная органелла эукариотической клетки, ограниченная мембраной, содержащая большое количество ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции (оксидазы D-аминокислот, оксидазы и каталазы)*
б) органеллы строения;
в) органеллы строения;
г) не являются органеллой.
26. Среди перечисленных веществ выберите не являющееся, по строению, органическим соединением:
- а) глюкоза;
б) холестерин;
в) глицерин;
г) РНК.
27. В биологии синонимом термина «нервный импульс»:
- а) мембранный потенциал;
б) потенциал действия;
в) потенциал покоя;
г) потенциал разности.
28. Среди митозов, в процессе которых происходит расхождение хроматид:
- а) митоза;
б) митоза;
в) митоза;
г) митоза.
29. Эволюционным фактором, способствующим сохранению видовой морфологической структуры:
- а) адаптивная изменчивость;
б) стабилизирующая изменчивость;
в) стабилизирующая изменчивость;
г) стабилизирующая изменчивость.
30. Свойства мембраны митохондрии в:
- а) плазматической мембране;
б) мембране;
в) эндоплазматическом ретикулуме;
г) митохондриях.
31. Скелетные кости у птиц строят:
- а) оссины;
б) оссины;
в) оссины;
г) оссины.

32. Условно на протяжении эволюции системы соответствует эволюции хордовых в ряду эволюции млекопитающих:
- а) жаба – кролик – крокодил – акула;
 - б) акула – лягушка – крокодил – кролик;
 - в) акула – крокодил – лягушка – кролик;
 - г) крокодил – жаба – жаба – собака.
33. Автоматической делится на клетки:
- а) сердца;
 - б) простого выделительного канала;
 - в) желудка;
 - г) хоры бычьих позвонков.
34. Какова величина содержания витамина С в двенадцатиперстной кишке:
- а) абсолютное;
 - б) 10 граммов;
 - в) 10 мг;
 - г) 10 мг/кг.
35. Важной экологической особенностью городских насаждений по сравнению с сетью естественных систем является:
- а) увеличение температуры воздуха;
 - б) изменение структуры видовой состава деревьев и кустарников;
 - в) изменение структуры видовой состава птиц и членистоногих;
 - г) горизонтальное распределение биогенных элементов.
36. Фитомасса состоит:
- а) из мертвых и живых масс;
 - б) из мертвых и живых фитомасс;
 - в) из мертвых и живых фитомасс;
 - г) из мертвых и живых распределений автотрофов.
37. Сохранение территории, выделенной для сохранения природы, в соответствии с экологическими целями, а также в интересах науки, культуры и искусства является:
- а) природоохранной;
 - б) историко-культурной;
 - г) казенной;
 - г) национально-экономической.

Для каждого задания выберите **два** правильных ответа из предложенных.

1. Экологические последствия:

- а) жара;
- б) засуха;
- в) туман;
- г) град;
- д) дождь.

2. Безопасные для здоровья:

- а) дышать воздухом;
- б) отходить.

- б) доминирующий;
- в) физиологический;
- г) физиологический и специфический раздражитель;
- д) физиологический и специфический раздражитель.

3. Из названных органов мхов являются автотрофными:

- а) восприимчивый;
- б) элоиды, мушкетеры, клубеньковые бактерии;
- в) выросты, архегонии;
- г) гаптериды, архегонии;
- д) альгамма.

4. Животные выполняют функции:

- а) экскреция, жарение;
- б) проведение тока крови;
- в) фотосинтез, дыхание;
- г) опраивание, оплодотворение;
- д) образование плодов и растений.

5. Из перечисленных признаков выберите те, которые характерны для грибов и животных:

- а) наличие митохондрий в клетках;
- б) наличие жесткой клеточной стенки;
- в) наличие запасного крахмала;
- г) наличие гетеротрофного питания;
- д) возможность размножения участками тела.

6. Гаплоидная фаза цикла гриба обладает в жизненном цикле:

- а) митозом, мейозом, кариокinesis;
- б) мейозом, кариокinesis;
- в) кариокinesis, мейозом;
- г) мейозом, кариокinesis;
- д) мейозом, кариокinesis.

7. Кривые движения:

- а) являются результатом действия веществ;
- б) являются результатом действия веществ;
- в) являются результатом действия веществ;
- г) являются результатом действия веществ;
- д) являются результатом действия веществ.

8. Приспособления к жизни в воде характеризуют:

- а) редуцированные конечности;
- б) наличие жаберных щелей;
- в) наличие жаберных щелей;
- г) наличие жаберных щелей;
- д) наличие жаберных щелей.

9. Главной функцией плаценты в отношении зародыша является:

- а) газообмен;
- б) защита от механических повреждений;
- в) защита от механических повреждений;
- г) защита от механических повреждений;
- д) защита от механических повреждений.

10. В гравитационной камере аккомодирующих обычно присутствуют:

- а) мажоранты;
- б) акрилаты;
- в) аммиаксодержащие;
- г) ингибиторы;
- д) малеодивинилсульфониды.

4. Задания для самостоятельной работы

Задание 1. Выберите все правильные ответы из предложенных.

1. Какие органоиды выдержатся в клетке инфузории-туфельки?

- а) Митохондрия
- б) Ядро
- в) Эритроцит
- г) Центриоль
- д) Рибосома
- е) Слизистый пузырек

2. В какой клетке протекает цикл Кребса?

- а) В цитоплазме клетки
- б) В мембране митохондрий
- с) В мембране хлоропластов
- д) В мембране цитоплазматического ретикулума митохондрий и хлоропластов
- е) В ядре

3. Какой элемент не используется человеком при производстве

- а) Углекислого газа
- б) Азотной кислоты
- с) Аммиака
- д) Сульфата
- е) Серной кислоты

4. Выберите лишнее понятие из предложенного списка лишнее понятие.

- а) митохондрия
- б) центриоль
- с) цитоплазма
- д) рибосома
- е) лизосома

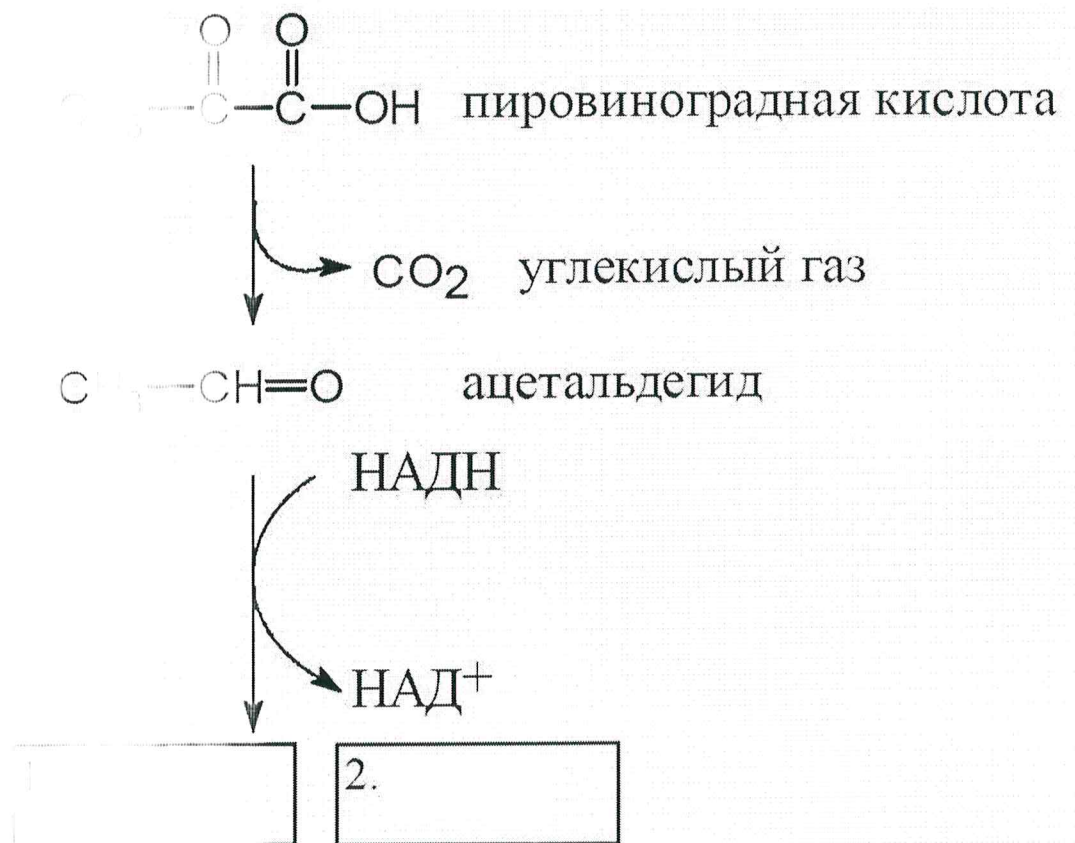
5. Выберите признаки, характерные для митохондрий:

- а) наличие собственной мембраны
- б) наличие хлорофилла
- с) в матриксе накапливаются запасные вещества
- д) их мембрана имеет МГФ
- е) в матриксе накапливаются ферменты
- ф) наличие собственной ДНК

Задание 2. Изобразите функции или отмеченные элементы рисунков, заполнив
ОЗШ «Сфера биологии» ТЕМА: ЦИТОЛОГИЯ, 10 КЛАСС

соответствующие поля таблицы. Напишите формулу и название окончательного продукта метаболического пути, представленного на рисунке. Дайте ответ на вопросы.

1. Формула окончательного продукта: _____
2. Название окончательного продукта: _____
3. Как называется преобразованный метаболический путь? _____
4. Для каких организмов он характерен? _____
5. В каких отраслях химической деятельности человека он используется?



Задание 3. Выявите верные суждения. Поясните, в чем заключаются ошибки

1. В составе сообществ морского фитопланктона часто можно обнаружить цианобактерий, относящихся к прокариотам, и различных водорослей, относящихся к эукариотам.
2. Эти организмы могут конкурировать между собой, причем цианобактерии имеют важное преимущество перед эукариот, они способны усваивать молекулярный азот (N₂) прямо в атмосфере.

3. При этом цианобактерии превращают молекулярный азот в соединения, доступные водорослям-эукариотам. Именно поэтому массовое размножение цианобактерий всегда ведет к резкому возрастанию биомассы и видового разнообразия водорослей-эукариот.
4. Способность использовать молекулярный азот – уникальная особенность цианобактерий, возникшая в процессе эволюции миллиарды лет назад.
5. Со временем некоторые цианобактерии поселились в цитоплазме гетеротрофных организмов и превратились в хлоропласты, утратив при этом способность к самостоятельному существованию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биология: Учеб. для поступающих в вузы. – 3-е изд. – М.: Оникс, 2008. – 208 с.
2. Биология в вопросах и ответах. Беркинблит М.Б., Глаголев С.М. и др. – М., 1994. – 216 с.
3. Биология. В 3 т. Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. 3-е изд. – М.: Мир, 2004. Том 1. – 454 с., Том 2. – 436 с., Том 3. – 451 с.
4. Биология: Решение заданий по программе в схемах и таблицах. – М., 2007. – 126 с.
5. Биология: Задания и упражнения. Пособие для поступающих в вузы. Богданова Т.А. – М., 1994. – 100 с.
6. Биология: Растения, бактерии, грибы, лишайники: Учеб. для 6-7 кл. / А.И.Еленевский, Т.И.Коробрюкова, М.А. Гуленкова и др. – 224 с.: ил. (в пер.).
7. Биология: Учеб. для поступающих в вузы по общей биологии с решениями для поступающих в вузы. – М.: Просвещение, 2007. – 256 с.
8. Косенко И.И., Косенков Е.А., Пасечник В. В. Биология. Введение в общую биологию и экологию. 9 класс: учебник для общеобразовательных учреждений. – М.: Дрофа, 2007.
9. Купин И., Хуцун В. Введение в биологию. – М.: Мир, 1988.
10. Мухоморов В.М. Биология: Словарик школьника. – М.: 2006. – 96 с.
11. Мухоморов В.А. Книжки для чтения по зоологии. – М.: Просвещение, 1981. – 224 с.
12. Овощинский А.В. Биология в таблицах и схемах. Для школьников и абитуриентов. – СПб.: 2005. – 100 с.
13. Основы общей биологии: Чернова О.А., Чернова Н.М. Основы общей биологии. – М.: Дрофа, 2007. – 208 с.
14. Рабочая тетрадь: Биология (пособие для старшеклассников и абитуриентов). – Ярославль: ЦНТ, 2012.
15. Сборник заданий для поступающих в вузы. – М., 1998. – 275 с.
16. <http://www.olimpiada.ru> – портал Всероссийской олимпиады школьников.
17. <http://www.olympedia.ru> – единая коллекция цифровых образовательных ресурсов (задания Московской олимпиады, классифицированные по темам).

Модуль 2. Биология размножения

Цели и задачи модуля

1. Обсуждение способов деления клетки
2. Сравнительная характеристика полового и бесполого размножения
3. Разбор примеров решения олимпиадных заданий.
4. Развитие интереса к изучению биологии.

1. Теоретический материал

Деление клетки

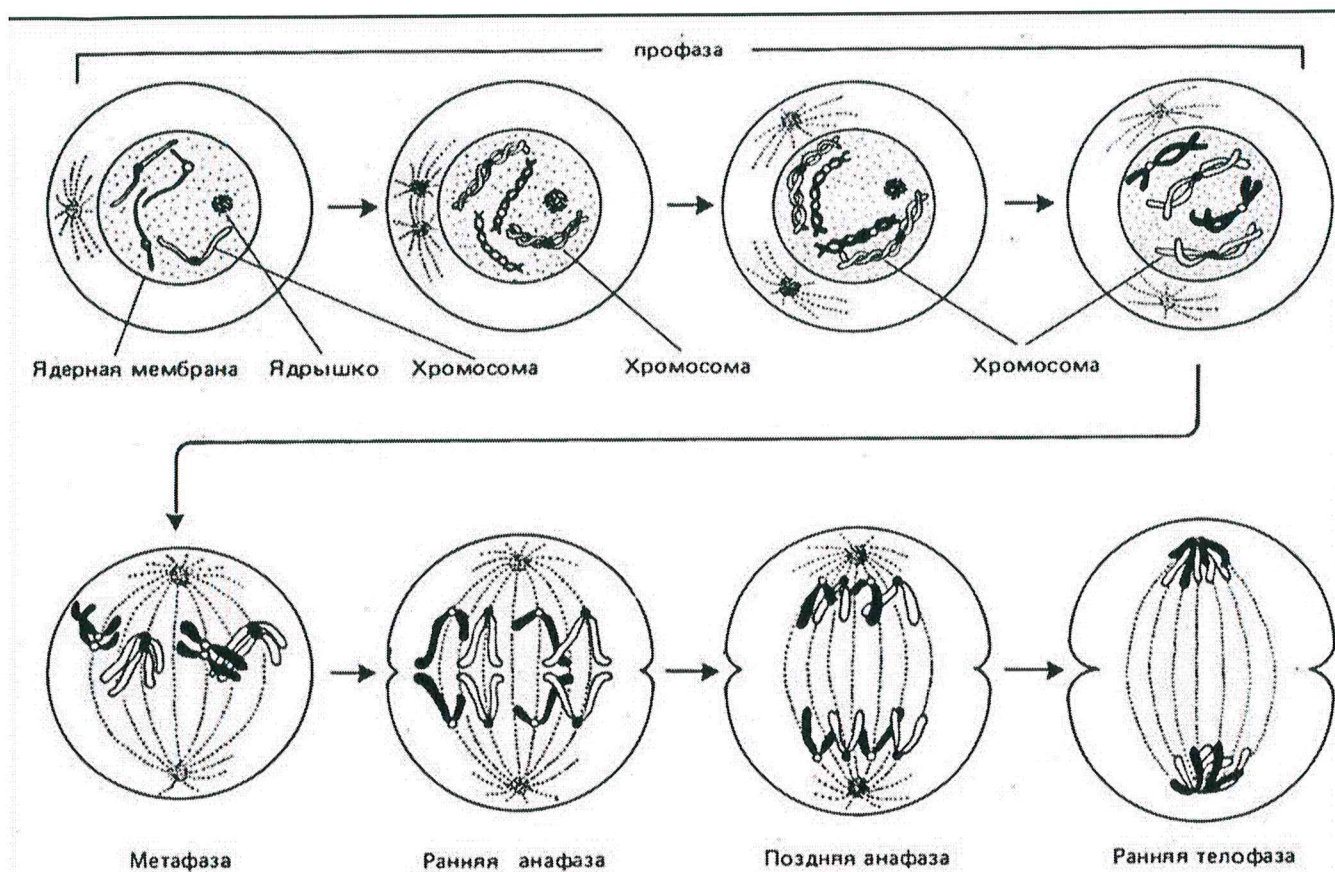
Размножение - важнейшая функция живых организмов, которая обеспечивает сохранение видов в ряду поколений. К размножению способны все без исключения живые организмы - от бактерий до млекопитающих. В основе процессов размножения лежит способность клеток к делению. Рассмотрим основные способы деления клеток.

Митоз (греч. *μιτος* – нить) – непрямоe деление клетки, наиболее распространенный способ репродукции эукариотических клеток. Термин ввёл немецкий гистолог Вальтер Флемминг в конце 1870-х – начале 1880-х годов.

Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении хромосом между дочерними ядрами, что обеспечивает образование генетически идентичных дочерних клеток. Митотическое деление обеспечивает рост многоклеточных эукариот и процессы бесполого размножения. Продолжительность митоза в среднем составляет 1–2 часа. В клетках животных митоз, как правило, длится 30–60 минут, а в растительных – 2–3 часа. Клетки человека за 70 лет суммарно претерпевают порядка 1014 клеточных делений.

Митоз условно подразделяется на стадии: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Профаза $2n4c$	Двухроматидные хромосомы спирализуются, ядрышки растворяются, центриоли расходятся к полюсам клетки, ядерная оболочка растворяется, образуются нити веретена деления
Метафаза $2n4c$	Нити веретена деления присоединяются к центромерам хромосом, двухроматидные хромосомы сосредотачиваются на экваторе клетки
Анафаза $2n4c$ $2n2c$	Центромеры делятся, однохроматидные хромосомы растягиваются нитями веретена деления к полюсам клетки
Телофаза $2n2c$	Однохроматидные хромосомы деспирализуются, формируется ядрышко, восстанавливается ядерная оболочка, происходит деление цитоплазмы



Амитоз (прямое деление клетки), происходит в соматических клетках эукариот реже, чем митоз. Впервые описан немецким биологом Р. Ремаком в 1841 г., термин предложен гистологом В. Флеммингом в 1882 г. В большинстве случаев амитоз наблюдается в клетках со сниженной митотической активностью: это стареющие или патологически измененные клетки, часто обреченные на гибель (клетки зародышевых оболочек млекопитающих, опухолевые клетки и др.). При амитозе морфологически сохраняется интерфазное состояние ядра, хорошо видны ядрышко и ядерная оболочка. Репликация ДНК отсутствует. Спирализация хроматина не происходит, хромосомы не выявляются. Клетка сохраняет свойственную ей функциональную активность. При амитозе делится только ядро без образования веретена деления, поэтому наследственный материал распределяется случайным образом. Отсутствие цитокинеза приводит к образованию двуядерных клеток, которые в дальнейшем не способны вступать в нормальный митотический цикл. При повторных амитозах могут образовываться многоядерные клетки.

У млекопитающих известны ткани как с одноядерными и двуядерными полиплоидными клетками (клетки печени, поджелудочной и слюнных желёз, нервной системы, эпителия мочевого пузыря, эпидермиса), так и только с двуядерными полиплоидными клетками (клетки мезотелия, соединительные ткани).

Обычно амитоз наблюдается в тканях со сниженной митотической активностью. Этим, по-видимому, объясняется увеличение по мере старения организма числа двуядерных клеток, образующихся путём амитоза.

Впрочем, представления об амитозе, как форме дегенерации клеток не подкрепляются современными исследованиями. Несостоятелен и взгляд на амитоз как на полноценную форму деления клеток; имеются лишь единичные наблюдения ОЗШ «Одаренный ребенок». **БИОЛОГИЯ, 10 КЛАСС**

амитотического деления тела клетки, а не только её ядра. Правильнее рассматривать митоз как внутриклеточную регулятивную реакцию.

Мейоз (от греч. *meiosis* – уменьшение), редукционное деление, деления созревания, способ деления клеток, в результате которого происходит уменьшение (редукция) числа хромосом в два раза и одна диплоидная клетка (содержащая два набора хромосом) после двух быстро следующих друг за другом делений даёт начало 4 гаплоидным (содержащим по одному набору хромосом). Восстановление диплоидного числа хромосом происходит в результате оплодотворения.

Мейоз – обязательное звено полового процесса и условие формирования половых клеток (гамет). Биологическое значение мейоза заключается в поддержании постоянства кариотипа в ряду поколений организмов данного вида и обеспечении возможности рекомбинации хромосом и генов при половом процессе. Мейоз – один из ключевых механизмов наследственности и наследственной изменчивости.

В зависимости от места мейоза в жизненном цикле организмов различают 3 типа:

гаметный, или терминальный, происходит в половых органах и приводит к образованию гамет;

зиготный, или начальный, у многих грибов и водорослей происходит в зиготе сразу после оплодотворения и приводит к образованию гаплоидного мицелия или таллома, а затем спор и гамет;

споровый, или промежуточный, у высших растений имеет место накануне цветения и приводит к образованию гаплоидного гаметофита, в котором позднее образуются гаметы.

У простейших (Protozoa) встречаются все 3 типа мейоза.

Стадии мейоза

В профазе первого деления мейоза во время конъюгации (синапсиса) и деления хромосом в них происходят сложнейшие морфологические изменения. В соответствии с этими изменениями профаза делится на пять последовательных стадий.

Лептотена

Профаза I начинается со стадии лептотены, когда видно, что каждая хромосома, изменив свою интерфазную конформацию, переходит в конденсированную форму, образуя длинное, тонкое волокно с белковой осевой нитью. Каждая хромосома обоими концами прикреплена к ядерной мембране с помощью специализированной структуры, называемой прикрепительным диском. Хотя каждая хромосома уже реплицировалась и состоит из двух сестринских хроматид, эти хроматиды очень тесно сближены, и поэтому каждая хромосома кажется одиночной (отдельные хроматиды не различимы вплоть до поздней профазы - до стадии диплотены или диакинеза).

Зиготена

Стадия спаривания хромосом. Моментом перехода лептотены в зиготену считают начало синапсиса - тесной конъюгации двух гомологов.

Перед конъюгацией хромосом белковые нити отделены друг от друга, затем они сближаются и, когда в одном или нескольких местах инициации синапсиса между хромосомами установится надлежащее расстояние, начинает формироваться синаптонемальный комплекс (часто с конца хромосомы). Хромосомам для спаривания

нередко приходится преодолевать огромные расстояния внутри ядра, однако механизм этого движения неизвестен.

Конъюгация часто начинается с того, что гомологичные концы двух хромосом сближаются на ядерной мембране, а затем процесс соединения гомологов распространяется вдоль хромосом от обоих концов. В других случаях синапсис может начинаться во внутренних участках хромосом и продолжаться по направлению к их концам с тем же конечным результатом. Как полагают, каждый ген приходит в соприкосновение с гомологичным ему геном другой хромосомы. Когда гомологи конъюгируют, их белковые нити сближаются, образуя два боковых элемента длинного образования, напоминающего лестницу и называемого синаптонемальным комплексом. Каждую пару хромосом, образовавшуюся в I профазе мейоза, обычно называют бивалентом, но, поскольку каждая гомологичная хромосома пары состоит из двух тесно сближенных сестринских хроматид, для каждой пары больше подходит другое название – тетрада.

Пахитена

Стадия профазы мейоза, на которой спаривание гомологов завершено. Хромосомы выглядят более толстыми, чем в лептотене и зиготене. Как только завершается синапсис по всей длине хромосом, клетки вступают в стадию пахитены, на которой они могут оставаться несколько суток. На этой стадии в продольной щели синаптонемального комплекса появляются крупные рекомбинационные узелки, которым приписывают важную роль в обмене участками между хромосомами. Такие обмены приводят к перекрестам между двумя несестринскими хроматидами: в обменах участвует по одной хроматиде из двух спаренных хромосом. В пахитене перекресты еще не видны, но позднее все они проявляются в виде хиазм.

Синапсис завершается, когда синаптонемальные комплексы связывают попарно все гомологичные аутосомы. X- и Y- хромосомы конъюгируют не полностью. Происходит кроссинговер между хроматидами

Диплотена

Стадия мейоза после пахитены и перед диакинезом. Стадия расхождения хромосом. В диплотене гомологичные хромосомы начинают отталкиваться и остаются связанными только в местах хиазм.

Стадия диплотены в I профазе мейоза начинается с разделения конъюгировавших хромосом. Синаптонемальный комплекс распадается, что позволяет двум гомологичным хромосомам бивалента несколько отодвинуться друг от друга. Однако они все еще связаны одной или несколькими хиазмами, т.е. местами, где произошел кроссинговер. В ооцитах (развивающихся яйцеклетках) диплотена может растянуться на месяцы или годы, так как именно на этой стадии хромосомы конденсируются и синтезируют РНК, обеспечивая яйцеклетку резервными веществами. В особых случаях диплотенные хромосомы становятся исключительно активными в отношении синтеза РНК, такие хромосомы типа ламповых щеток находят у амфибий и некоторых других организмов.

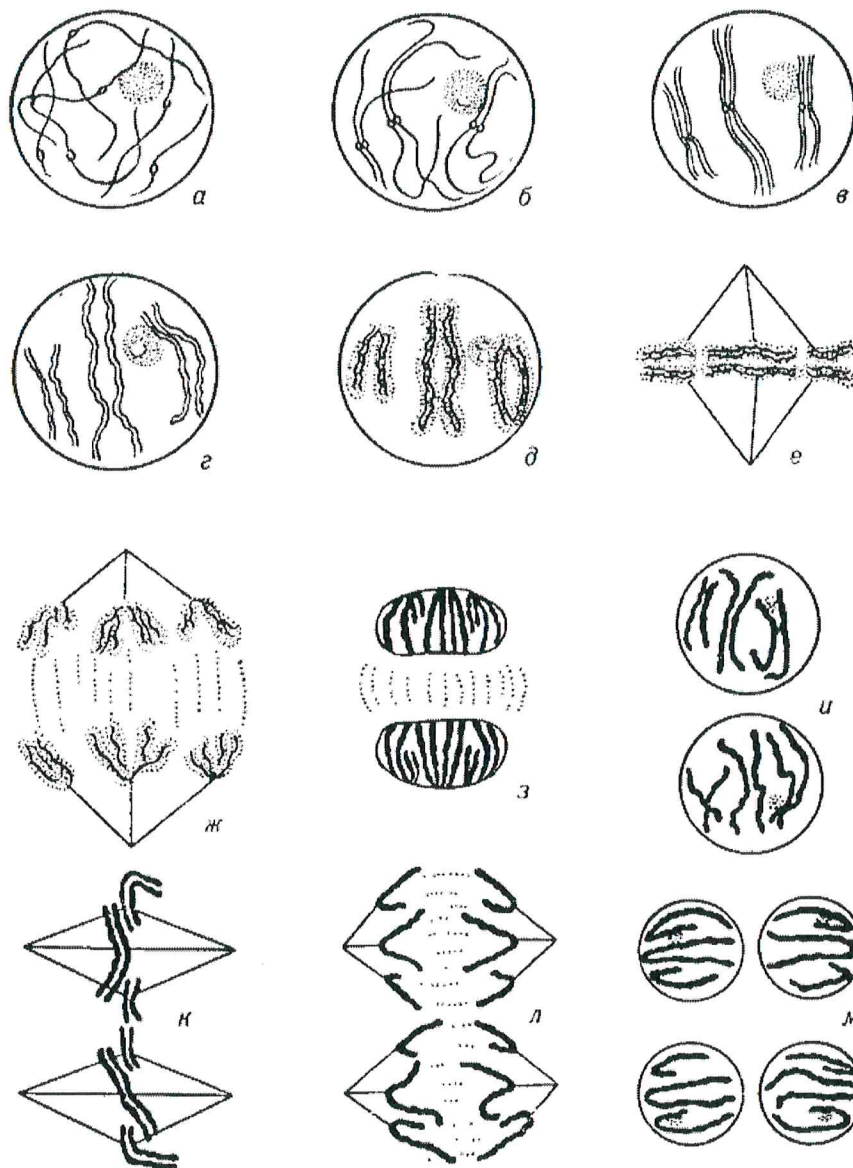
Перед разрушением белковых нитей последние отделяются друг от друга, что означает окончание синапсиса.

Диакинез

Диплотена незаметно переходит в диакинез - стадию, предшествующую метафазе, когда прекращается синтез РНК и хромосомы конденсируются, утолщаются и отделяются от ядерной мембраны. На этой стадии ясно видно, что каждый бивалент

содержит четыре отдельные хроматиды, причем каждая пара сестринских хроматид соединена центромерой, тогда как несестринские хроматиды, претерпевшие кроссинговер, связаны хиазмами. Стадия мейоза, следующая за диплотеной. Отличается от диплотены большей конденсацией хроматина.

Момент полной конъюгации хромосом считают началом пахитены, которая обычно продолжается несколько дней, после разделения хромосом наступает стадия диплотены, когда впервые становятся видны хиазмы.



Общая схема последовательных стадий мейоза: а – лептотена; б – зиготена; в – пахитена; г – диплотена; д – диакинез; е – метафаза I; ж – анафаза I; з – телофаза I; и – интеркинез; к – метафаза II; л – анафаза II; м – телофаза II.

После окончания длительной профазы I два ядерных деления без разделяющего их периода синтеза ДНК доводят процесс мейоза до конца. Эти стадии обычно занимают не более 10% всего времени, необходимого для мейоза, и они носят те же названия, что и ОЗШ «Одаренный ребенок». **БИОЛОГИЯ, 10 КЛАСС**

соответствующие стадии митоза. В оставшейся части первого деления мейоза различают метафазу I, анафазу I и телофазу I. К концу первого деления хромосомный набор редуцируется, превращаясь из тетраплоидного в диплоидный, совсем как при митозе, и из одной клетки образуются две. Решающее различие состоит в том, что при первом делении мейоза в каждую клетку попадают две сестринские хроматиды, соединенные в области центромеры, а при митозе - две разделившиеся хроматиды

Далее, после кратковременной интерфазы II, в которой хромосомы не удваиваются, быстро происходит второе деление - профазы II, анафазы II и телофазы II. В результате из каждой диплоидной клетки, вступившей в мейоз, образуются четыре гаплоидных ядра

Перед мейозом происходит удвоение количества ДНК в клетке. В ходе двух делений мейоза ДНК делится поровну между 4 клетками. В результате первого (редукционного) деления пары гомологичных хромосом разъединяются и члены пар расходятся в 2 клетки (редукция числа хромосом). Каждая хромосома сохраняет две продольные половины – хроматиды. В результате второго (эквационного) деления хроматиды расходятся в разные клетки и каждая из 4 сестринских клеток получает по одной хроматиде. Т. о., первое деление мейоза принципиально отличается от митоза, а второе – это митоз в клетках с гаплоидным числом хромосом. Во время мейоза, перед редукцией числа хромосом, происходит обмен участками гомологичных хромосом – кроссинговер, приводящий к перераспределению аллельных генов. Мейоз длится много дольше митоза: например, у пшеницы он продолжается 24 часа, у лилии – 9–12 суток, у мыши – 11–14 суток, у человека – 24. У ряда животных и человека во время образования женских половых клеток. Мейоз останавливается на срок до нескольких лет и завершается только во время оплодотворения.

Классическая схема мейоза имеет исключения. Например, у растений рода ожика (*Luzula*) и насекомых семейства кокцид (*Coccidae*) в первом делении Мейоза расходятся хроматиды, а во втором – гомологичные хромосомы, однако и в этих случаях в результате Мейоза происходит редукция числа хромосом.

Различия между сперматогенезом и оогенезом у животных и образованием микроспор и мегаспор у растений не отражаются на поведении хромосом в ходе мейоза, хотя размеры и судьбы сестринских клеток оказываются разными. Известны аномалии мейоза у межвидовых гибридов все хромосомы, а у анеуплоидов непарные хромосомы не способны конъюгировать и остаются в виде унивалентов; у автополиплоидов образуются объединения более чем из 2 хромосом – т. н. мультиваленты. В каждом из этих случаев невозможна правильная редукция числа хромосом в анафазе I; образующиеся гаметы (с несбалансированными наборами хромосом) либо сами нежизнеспособны, либо дают нежизнеспособное или уродливое потомство. Отсутствие хиазм (ахизматия) обычно приводит к тем же результатам, однако у самцов некоторых видов мух, в том числе у дрозофилы, хиазмы всегда отсутствуют, хотя гаметы образуются нормальные. Причины перехода клеток от деления путём митоза к мейозу в жизненном цикле каждого организма, а также молекулярные механизмы конъюгации гомологичных хромосом и кроссинговера исследуются.

Способы размножения организмов

Бесполое размножение

Бесполое размножение – форма размножения, не связанная с обменом генетической информацией между особями – половым процессом.

Является древнейшим и самым простым способом размножения и широко распространено у одноклеточных организмов (бактерии, сине-зелёные водоросли, хлореллы, амёбы, инфузории). Этот способ имеет свои преимущества: в нём отсутствует необходимость поиска партнёра, а полезные наследственные изменения сохраняются практически навсегда. Однако при таком способе размножения изменчивость, необходимая для естественного отбора, достигается только за счёт случайных мутаций и потому осуществляется очень медленно. Тем не менее, следует отметить, что способность вида только к бесполому размножению не исключает способности к половому процессу, но тогда эти события разнесены во времени.

Наиболее распространённый способ размножения одноклеточных организмов – деление на две части, с образованием двух отдельных особей.

Среди многоклеточных организмов способностью к бесполому размножению обладают практически все растения и грибы – исключением является, например, вельвичия. Бесполое размножение этих организмов происходит вегетативным способом или спорами.

Среди животных способность к бесполому размножению чаще встречается у низших форм, но отсутствует у более развитых. Единственный способ бесполого размножения у животных – вегетативный.

Широко распространено ошибочное мнение, что особи, образовавшиеся в результате бесполого размножения, всегда генетически идентичны родительскому организму (если не брать в расчёт мутации). Наиболее яркий контрпример – размножение спорами у растений, так как при спорообразовании происходит редукционное деление клеток, в результате чего в спорах содержится лишь половина генетической информации, имеющейся в клетках спорофита.

Половое размножение

Половое размножение сопряжено с половым процессом (слиянием клеток), а также, в каноническом случае, с фактом существования двух взаимодополняющих половых категорий (организмов мужского пола и организмов женского пола).

При половом размножении происходит образование гамет, или половых клеток. Эти клетки обладают гаплоидным (одинарным) набором хромосом. Животным свойствен двойной набор хромосом в обычных (соматических) клетках, поэтому гаметообразование у животных происходит в процессе мейоза. У многих водорослей и всех высших растений гаметы развиваются в гаметофите, уже обладающим одинарным набором хромосом, и получают простым митотическим делением.

По сходству-различию возникающих гамет между собой выделяют несколько типов гаметообразования:

изогамия – гаметы одинакового размера и строения, со жгутиками

анизогамия – гаметы различного размера, но сходного строения, со жгутиками

оогамия – гаметы различного размера и строения. Мелкие, имеющие жгутики мужские гаметы, называются сперматозоидами, а крупные, не имеющие жгутиков женские гаметы – яйцеклетками.

При слиянии двух гамет (в случае оогамии обязательно слияние разнотипных гамет) образуется зигота, обладающая теперь диплоидным (двойным) набором хромосом. Из зиготы развивается дочерний организм, клетки которого содержат генетическую информацию от обеих родительских особей.

Гермафродитизм

Животное, имеющее и мужские, и женские гонады, называется гермафродитом. Гермафродитизм широко распространён среди низших животных и в меньшей степени у высших. Аналогичный признак у растений называется однодомностью (в отличие от двудомности) и сопряжен с общей эволюционной продвинутойостью вида в меньшей степени, чем у животных.

Партеногенез и апомиксис

Партеногенез – это особый вид полового размножения, при котором новый организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, таким образом обмена генетической информацией не происходит, как и при бесполом размножении. Аналогичный процесс у растений называется апомиксис.

Чередование поколений

У многих водорослей, у всех высших растений, у части простейших и кишечнополостных в жизненном цикле происходит чередование поколений, размножающихся соответственно половым и бесполом путём – метазенезис. У некоторых червей и насекомых наблюдается гетерогония – чередование разных половых поколений, например, чередование раздельнополых поколений с гермафродитными, или с размножающимися партеногенетически.

Чередование поколений у растений

Гаметофит развивается из споры, имеет одинарный набор хромосом и имеет органы полового размножения – гаметангии. У разногаметных организмов мужские гаметангии, то есть производящие мужские гаметы, называются антеридиями, а женские – архегониями. Так как гаметофит, как и производимые им гаметы, имеет одинарный набор хромосом, то гаметы образуются простым митотическим делением.

При слиянии гамет образуется зигота, из которой развивается спорофит. Спорофит имеет двойной набор хромосом и несет органы бесполого размножения – спорангии. У разноспоровых организмов из микроспор развиваются мужские гаметофиты, несущие исключительно антеридии, а из мегаспор – женские. Микроспоры развиваются в микроспорангиях, мегаспоры – в мегаспорангиях. При спорообразовании происходит мейотическая редукция генома, и в спорах восстанавливается одинарный набор хромосом, свойственный гаметофиту.

Эволюция размножения

Эволюция размножения шла, как правило, в направлении от бесполой форм к половым, от изогамии к анизогамии, от участия всех клеток в размножении к разделению клеток на соматические и половые, от наружного оплодотворения к внутреннему с внутриутробным развитием и заботой о потомстве.

Темп размножения, численность потомства, частота смены поколений наряду с другими факторами определяют скорость приспособления вида к условиям среды. Например, высокие темпы размножения и частая смена поколений позволяют насекомым в короткий срок вырабатывать устойчивость к ядохимикатам. В эволюции позвоночных – от рыб до теплокровных – наблюдается тенденция к уменьшению численности потомства и увеличению его выживаемости.

2. Примеры заданий

Задание 1.

1. Найдите соответствие

- 1) митоз
- 2) брожение
- 3) хемосинтез
- 4) фиксация молекулярного азота
- 5) окислительное фосфорилирование
- 6) кроссинговер

А. прокариоты

Б. эукариоты

Ответ: А - 2, 3, 4; Б - 1, 5, 6.

Задание 2.

Исключите из предложенного списка лишнее понятие. Объясните Ваш выбор.

1. транскрипция
2. кроссинговер
3. редукционное деление
4. конъюгация
5. цитокинез

Ответ: 1, т.к. транскрипция - один из этапов биосинтеза белка. Остальные понятия относятся к процессу деления клетки.

Задание 3. Какое из перечисленных ниже событий не обеспечивается митозом?

- 1) образование клеток кожи человека
- 2) сохранение постоянного для вида числа хромосом
- 3) генетическое разнообразие видов
- 4) бесполое размножение

Ответ: 2, т.к. генетическое разнообразие достигается путём полового размножения в основе которого лежит мейоз.

2. Разбор домашнего задания

Задание 1. Выберите все правильные ответы из предложенных.

1. Какие органоиды содержатся в клетке инфузории-туфельки?

- a) Митохондрии
- b) Ядра
- c) Эндоплазматическая сеть
- d) Лейкопласты

е) Сократительные вакуоли

2. Где в клетке эукариот протекает цикл Кребса?

а) Матрикс митохондрий

б) Внешняя мембрана митохондрий

с) Внутренняя мембрана хлоропластов

д) Межмембранное пространство митохондрий и хлоропластов

е) Рибосомы

3. Дрожжи используются человеком при производстве

а) Хлеба

б) Простокваши

с) Кваса

д) Варенья

е) Сметаны

4. Исключите из предложенного списка лишнее понятие.

а) транскрипция

б) кроссинговер

с) редукционное деление

д) конъюгация

е) цитокinesis

5. Выберите признаки, характерные для митохондрий:

а) окружены двойной мембраной

б) содержат хлорофилл

с) на кристах накапливаются запасные вещества

д) используют энергию АТФ

е) внутренняя мембрана богата ферментами

ф) имеют собственные рибосомы

Задание 2. Подпишите рисунки или отмеченные элементы рисунков, заполнив соответствующие поля таблицы. Напишите формулу и название окончательного продукта метаболического пути, представленного на рисунке. Дайте ответ на вопросы.

1. Формула окончательного продукта: _____ C_2H_5OH и CO_2

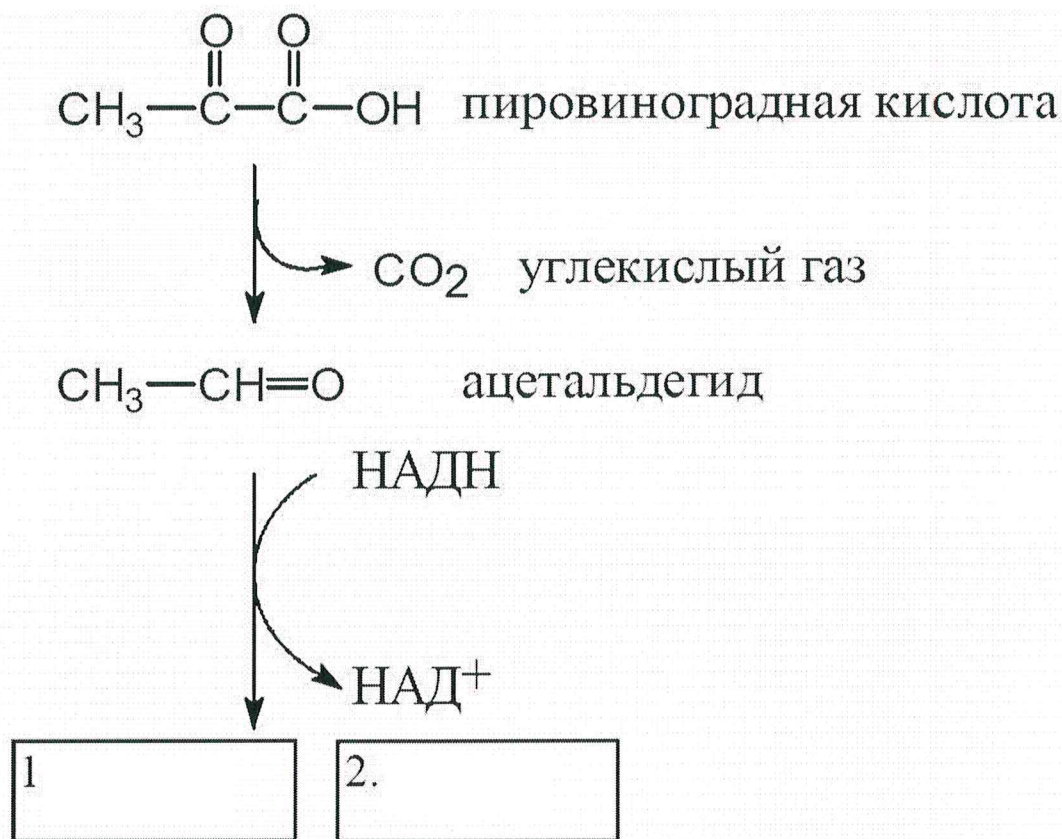
2. Название окончательного продукта: _____ этанол и углекислый газ

3. Как называется изображенный метаболический путь? _____ спиртовое брожение

4. Для каких организмов он характерен? _____ бактерии, грибы (дрожжи)

5. В каких отраслях хозяйственной деятельности человека он используется?

пищевая промышленность (хлебопечение, виноделие), химическая промышленность, медицина



Задание 3. Выявите верные суждения. Поясните, в чем заключаются ошибки

1. В составе сообществ озерного фитопланктона часто можно обнаружить цианобактерий, относящихся к прокариотам, и различных водорослей, относящихся к эукариотам.
2. Эти организмы могут конкурировать между собой, причем цианобактерии имеют важное преимущество: в отличие от эукариот, они способны усваивать молекулярный азот (N_2), присутствующий в среде.
3. При этом цианобактерии превращают молекулярный азот в соединения, доступные водорослям-эукариотам. Именно поэтому массовое размножение цианобактерий всегда ведет к резкому возрастанию биомассы и видового разнообразия водорослей-эукариот. (не приводит к увеличению численности и возрастанию разнообразия эукариотических водорослей).
4. Способность использовать молекулярный азот – уникальная особенность цианобактерий, возникшая в процессе эволюции миллиарды лет назад. (К азотфиксации способны и другие группы прокариот).
5. Со временем некоторые цианобактерии поселились в цитоплазме гетеротрофных организмов и превратились в хлоропласты, утратив при этом способность к самостоятельному существованию.

4. Задания для самостоятельной работы

Задание 1. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около $6 \cdot 10^9$ мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в клетке, образующейся при овогенезе в анафазе мейоза 1 и мейоза 2. Объясните полученные результаты.

Задание 2. Определите хромосомный набор в клетках спорангия и клетках архегония папоротника. В результате какого типа деления и из каких клеток этот хромосомный набор образуется?

Задание 3. Установите последовательность.

Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около $6 \cdot 10^9$ мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в сперматозоиде и соматической клетке перед началом митотического деления и после его окончания. Ответ поясните.

ЛИТЕРАТУРА

1. Билич Г.Л., Крыжановский В.А. Биология для поступающих в вузы. – 3-е изд. – М.: Оникс, 2008. – 1088 с.
 2. Биология в вопросах и ответах. Беркинблит М.Б., Глаголев С.М. и др. – М., 1994. – 216 с.
 3. Биология. В 3 т. Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. 3-е изд. – М.: Мир, 2004. Том 1. – 454 с., Том 2. – 436 с., Том 3. – 451 с.
 4. Биология. Весь курс школьной программы в схемах и таблицах. – М., 2007. – 126 с.
 5. Биология: Задания и упражнения. Пособие для поступающих в вузы. Богданова Т.Л. – М., 1991. – 350 с.
 6. Биология: Растения, бактерии, грибы, лишайники: Учеб. для 6-7 кл. / А.Г.Еленевский, Т. И. Серебрякова, М.А. Гуленкова и др. – 224 с.: ил. (в пер.).
 7. Болгова И.В. Сборник задач по общей биологии с решениями для поступающих в вузы. – М.: Оникс, 2006. – 256 с.
 8. Каменский А. А., Криксунов Е.А., Пасечник В. В. Биология. Введение в общую биологию и экологию. 9 класс: учебник для общеобразовательных учреждений. – М.: Дрофа, 2007.
 9. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. – М.: Мир, 1988.
 10. Модестова Т.В. Понятия и определения. Биология. Словарик школьника. – М.: 2006. – 96 с.
 11. Молис С.А. Книга для чтения по зоологии. – М.: Просвещение, 1981. – 224 с.
 12. Онищенко А.В. Биология в таблицах и схемах. Для школьников и абитуриентов. – СПб, 2004.
 13. Пономарева И.Н., Корнилова О.А., Чернова Н.М. Основы общей биологии. – М.: Вентана-Граф, 2003.
- ОЗШ «Одаренный ребенок». БИОЛОГИЯ, 10 КЛАСС

- 14.Ржевуская Н.А. Ботаника (пособие для старшеклассников и абитуриентов). – Липецк: ЛГПУ, 2003.
- 15.Сидоров Е.П. Зоология для поступающих в вузы. – М., 1998. – 275 с.
- 16.<http://www.rosolymp.ru/> – портал Всероссийской олимпиады школьников.
- 17.<http://school-collection.edu.ru/> – единая коллекция цифровых образовательных ресурсов (задачи Московских олимпиад, классифицированные по темам).

Модуль 3. Эмбриология

Цели и задачи модуля

1. Обсуждение эмбрионального развития организмов
2. Сравнительная характеристика эмбриогенеза у разных групп животных
3. Разбор примеров решения олимпиадных заданий.
4. Развитие интереса к изучению биологии.

1. Теоретический материал

ЭМБРИОЛОГИЯ – наука, изучающая развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до рождения, вылупления, появления на свет.

История эмбриологии тесно связана с борьбой двух течений, зародившихся еще в античные времена – преформизма и эпигенеза.

Преформизм, означающий предобразование, утверждает, что *развитие организма является лишь ростом имеющегося зародыша*. Теоретиком преформизма был Ш. Бонне (1740-1793), утверждавший, что все органы тела настолько тесно связаны между собой, что невозможно допустить существование такого момента, когда тот или другой из них отсутствовал бы. С позиций преформизма, вопрос заключался лишь в том, где находится этот зародыш. По мнению *овистов* (М. Мальпиги), зародыш находится в женской половой клетке, а по мнению *анималькулистов* – в мужской половой клетке.

Эпигенез – учение о зародышевом развитии организмов как процессе, осуществляемом путём серии последовательных новообразований. Термин предложен У. Гарвеем (1651). Сторонники эпигенеза, например, Ж. Бюффон (1707-1788), отрицали предопределение, однако не смогли подтвердить свои убеждения фактами.

Спор разрешил русский академик К. Вольф (1733-1794), опубликовавший в 1759 г. диссертацию «Теория зарождения», в которой доказал, что для развития зародыша необходимы женские и мужские половые клетки. К. Вольф экспериментально обосновал концепцию эпигенеза – учение о развитии, согласно которому новые разнородные части организма появляются из исходного однородного материала яйца под влиянием факторов, стоящих над зародышем (происходит нововозрождение структур). Данная концепция укрепилась благодаря работам Х. Пандера (1794-1865) и К. Бэра (1792-1876).

Идеи преформизма вновь стали обсуждаться в литературе, когда развитие зародышей начали изучать методами молекулярной биологии. Так, по мнению А. Спирито (1984), в яйцеклетке содержится не анатомическая, а химическая миниатюра взрослого организма (различия химического состава разных участков яйца и в последующем – цитоплазмы клеток зародыша, которые морфологически идентичны).

Становление эмбриологии как науки и систематизация фактического материала связаны с именем профессора Медико-хирургической академии К. Бэра. Он выявил, что в процессе эмбрионального развития раньше всего обнаруживаются общие типовые признаки, а затем появляются частные признаки класса, отряда, семейства и, в последнюю очередь, признаки рода и вида. Данное заключение было названо правилом

Бэра. Согласно этому правилу, развитие организма происходит от общего к частному. К. Бэр указал на образование в эмбриогенезе двух зачатковых листков, описал хорду и др.

В развитии сравнительной эмбриологии ведущее место принадлежит русскому эмбриологу А.О. Ковалевскому (1840-1901). Он изучал многочисленных представителей типов первично- и вторичноротых и установил единый план развития многоклеточных животных – ланцетника, асцидий, червей, кишечнополостных. А.О. Ковалевский обосновал теорию зародышевых листков как образований, лежащих в основе развития всех многоклеточных организмов.

Опираясь на работы А.О. Ковалевского, немецкий биолог Э. Геккель (1834-1919) сформулировал основной биогенетический закон, который гласит, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Это означает, что в индивидуальном развитии можно наблюдать предковые признаки (или палингенезы) – например, образование у эмбрионов млекопитающих зародышевых листков, хорды, жаберных щелей и др. Однако в ходе эволюции появляются новые признаки – ценогенезы (образование провизорных, или внезародышевых, органов у рыб, птиц и млекопитающих).

Явление повторения в ходе эмбрионального развития высших организмов тех или иных признаков более низкоорганизованных животных получило название рекапитуляция. Примерами рекапитуляции в эмбриогенезе человека являются смена трех форм скелета (хорда, хрящевой скелет, костный скелет), образование и сохранение до трехмесячного возраста плода хвоста, развитие практически сплошного волосяного покрова (на 5-м месяце внутриутробного развития), образование жаберных щелей и др.

Учение о рекапитуляции развил А.Н. Северцов (1866-1936), который сформулировал положение о том, что онтогенез не только повторяет филогенез, но и творит его (теория филэмбриогенезов). Так, если изменение индивидуального развития идет путем добавления новых стадий к предковым – это надставка, или анаболия; изменения, начинающиеся со средних стадий, называются отклонением, или девиацией; наконец, развитие может измениться с самых ранних стадий, тогда это архаллаксис (древний). В последнем случае определить предковые признаки в индивидуальном развитии практически невозможно.

Большой вклад в развитие эмбриологии внесли П.П. Иванов (1878-1942) – автор теории о ларвальных и постларвальных сегментах первичноротых, П.Г. Светлов (1892-1974) – автор теории о критических периодах эмбриогенеза и другие исследователи.

Эмбриональный период развития (эмбриогенез) можно представить в виде ряда последовательно сменяющих друг друга процессов – оплодотворения, дробления, возникновения бластулы и гастролы, обособления комплекса зачатков органов и тканей, гисто- и органогенеза.

Дробление

Дробление – ряд последовательных митотических делений оплодотворенного или инициированного к развитию яйца. Дробление представляет собой первый период ОЗШ «Одаренный ребенок». **БИОЛОГИЯ, 10 КЛАСС**

эмбрионального развития, который присутствует в онтогенезе всех многоклеточных животных и приводит к образованию зародыша, называемого бластулой (зародыш однослойный). При этом масса зародыша и его объём не меняются, то есть они остаются такими же, как у зиготы, а яйцо разделяется на все более мелкие клетки – бластомеры. После каждого деления дробления клетки зародыша становятся все более мелкими, то есть меняются ядерно-плазменные отношения: ядро остается таким же, а объём цитоплазмы уменьшается. Процесс протекает до тех пор, пока эти показатели не достигнут значений, характерных для соматических клеток. Тип дробления зависит от количества желтка и его расположения в яйце.

Если желтка мало, и он равномерно распределен в цитоплазме (изолецитальные яйца: иглокожие, плоские черви, млекопитающие), то дробление протекает по типу полного равномерного: бластомеры одинаковы по размерам, дробится все яйцо.

Если желток распределен неравномерно (телолецитальные яйца: амфибии), то дробление протекает по типу полного неравномерного: бластомеры – разной величины, те, которые содержат желток – крупнее, яйцо дробится целиком.

При неполном дроблении желтка в яйцах настолько много, что борозды дробления не могут разделить его целиком. Дробление яйца, у которого дробится только сконцентрированная на анимальном полюсе «шапочка» цитоплазмы, где находится ядро зиготы, называется неполным дискоидальным (телолецитальные яйца: пресмыкающиеся, птицы).

При неполном поверхностном дроблении в глубине желтка происходят первые синхронные ядерные деления, не сопровождающиеся образованием межклеточных границ. Ядра, окруженные небольшим количеством цитоплазмы, равномерно распределяются в желтке. Когда их становится достаточно много, они мигрируют в цитоплазму, где затем после образования межклеточных границ возникает бластодерма (центролецитальные яйца: насекомые).

Если возникновение оболочки оплодотворения считается показателем активации яйца, то деление (дробление) служит первым признаком активности оплодотворенного яйца. Характер дробления зависит от количества и распределения желтка в яйце, а также от наследственных свойств ядра зиготы и особенностей цитоплазмы яйца. Выделяют три типа дробления оплодотворенного яйца.

Голобластическое дробление

Характерно для гомолецитальных яиц (с небольшим количеством равномерно размещенного желтка). Плоскости дробления разделяют яйцо полностью. Они могут делить его на равные части, как у морской звезды или морского ежа, или же на неравные части, как у брюхоногого моллюска *Crepidula*.

Дробление умеренно телолецитального (с преимущественным расположением желтка на одном из полюсов) яйца ланцетника происходит по голобластическому типу, однако неравномерность деления проявляется только после стадии четырех бластомеров.

У некоторых клеток после этой стадии дробление становится крайне неравномерным; образующиеся при этом мелкие клетки называют микромерами, а крупные клетки, содержащие желток, – макромерами.

В гомолецитальных яйцах бластоцель может располагаться в центре, в телолецитальных яйцах он обычно бывает сдвинут желтком и располагается эксцентрически, ближе к анимальному полюсу и прямо под бластодиском.

Бластула обычно представляет собой полый шарик, полость которого (бластоцель) заполнена жидкостью, в телолецитальных яйцах с дискоидальным дроблением бластула представлена уплощенной структурой.

При голобластическом дроблении стадия бластулы считается завершенной, когда в результате деления клеток соотношение между объемами их цитоплазмы и ядра становится таким же, как в соматических клетках. В оплодотворенном яйце объемы желтка и цитоплазмы совершенно не соответствуют размерам ядра. Однако в процессе дробления количество ядерного материала несколько увеличивается, тогда как цитоплазма и желток только делятся.

Меробластическое дробление

типично для телолецитальных яиц, богатых желтком; оно ограничено относительно небольшим участком у анимального полюса. Плоскости дробления не проходят через все яйцо и не захватывают желток, так что в результате деления на анимальном полюсе образуется небольшой диск клеток (бластодиск). Такое дробление, называемое также дискоидальным, свойственно пресмыкающимся и птицам.

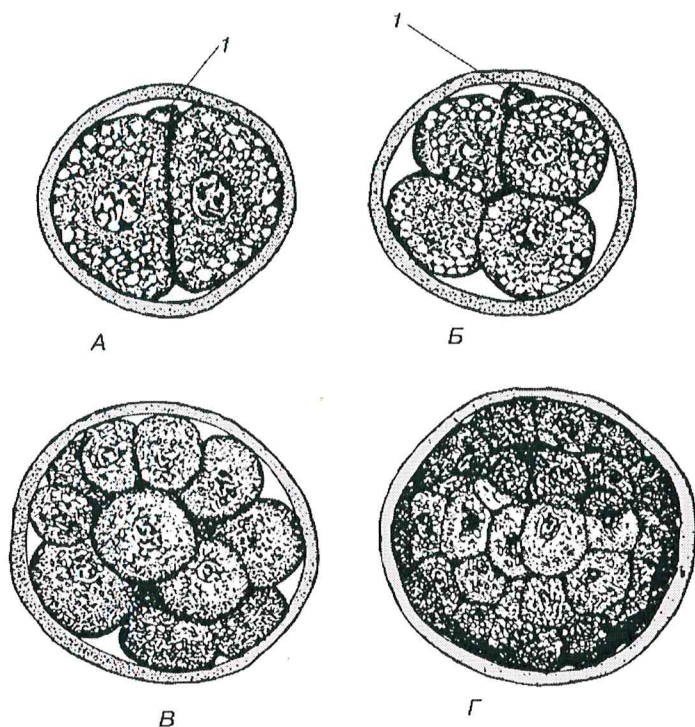
Поверхностное дробление

типично для центролецитальных яиц. Ядро зиготы делится в центральном островке цитоплазмы, и получающиеся при этом клетки перемещаются на поверхность яйца, образуя поверхностный слой клеток вокруг лежащего в центре желтка. Этот тип дробления наблюдается у членистоногих.

Правила дробления

Установлено, что дробление подчиняется определенным правилам, названным именами исследователей, которые их впервые сформулировали. Правило Пфлюгера: веретено всегда тянется в направлении наименьшего сопротивления. Правило Бальфура: скорость голобластического дробления обратно пропорциональна количеству желтка (желток затрудняет деление как ядра, так и цитоплазмы). Правило Сакса: клетки обычно делятся на равные части, и плоскость каждого нового деления пересекает плоскость предшествующего деления под прямым углом. Правило Гертвига: ядро и веретено обычно располагаются в центре активной протоплазмы. Ось каждого веретена деления располагается по длинной оси массы протоплазмы. Плоскости деления обычно пересекают массу протоплазмы под прямым углом к ее осям.

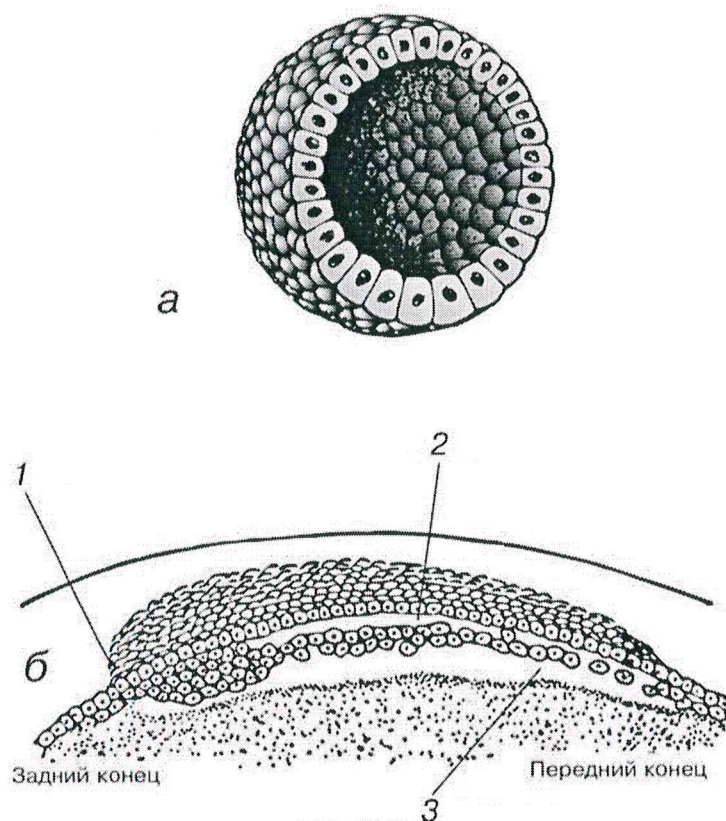
В результате дробления оплодотворенных яиц любого типа образуются клетки, называемые бластомерами. Когда бластомеров становится много (у земноводных, например, от 16 до 64 клеток), они образуют структуру, напоминающую ягоду малины и названную морулой.



Бластула

По мере продолжения дробления бластомеры становятся все мельче и все плотнее прилегают друг к другу, приобретая гексагональную форму. Такая форма повышает структурную жесткость клеток и плотность слоя. Продолжая делиться, клетки раздвигают друг друга и в итоге, когда их число достигает нескольких сотен или тысяч, формируют замкнутую полость – бластоцель, в который поступает жидкость из окружающих клеток. В целом это образование носит название бластулы. Ее формированием (в котором клеточные движения не участвуют) завершается период дробления яйца.

Поверхности поздней бластулы оболочников и земноводных можно картировать; для этого на разные ее участки наносят прижизненные (не наносящие вреда клеткам) красители – сделанные цветные метки сохраняются в ходе дальнейшего развития и позволяют установить, какие органы возникают из каждого участка. Эти участки называют презумптивными, т.е. такими, судьбу которых при нормальных условиях развития можно предсказать. Если, однако, на стадии поздней бластулы или ранней гаструлы переместить эти участки или поменять местами, их судьба изменится. Подобные эксперименты показывают, что до какой-то определенной стадии развития каждый бластомер способен превратиться в любую из множества разнообразных клеток, составляющих организм.

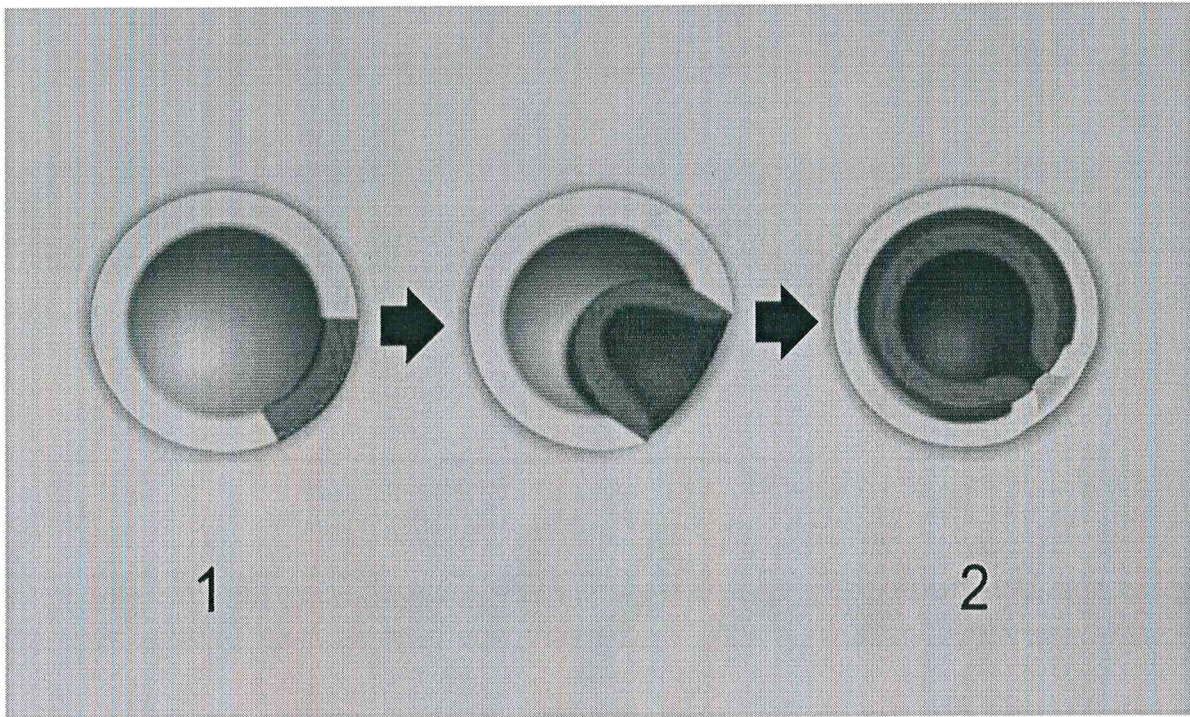


Гаструла

Гаструлой называют стадию эмбрионального развития, на которой зародыш состоит из двух слоев: наружного – эктодермы, и внутреннего – энтодермы. У разных животных эта двуслойная стадия достигается разными способами, поскольку яйца разных видов содержат разное количество желтка. Однако в любом случае главную роль в этом играют перемещения клеток, а не клеточные деления.

Инвагинация

В гомолецитальных яйцах, для которых типично голобластическое дробление, гаструляция обычно происходит путем инвагинации (впячивания) клеток вегетативного полюса, что приводит к образованию двуслойного зародыша, имеющего форму чаши. Первоначальный бластоцель сокращается, но при этом образуется новая полость – гастроцель. Отверстие, ведущее в этот новый гастроцель, называется бластопором (название неудачное, поскольку оно открывается не в бластоцель, а в гастроцель). Бластопор расположен в области будущего анального отверстия, на заднем конце зародыша, и в этой области развивается большая часть мезодермы – третьего, или среднего, зародышевого листка. Гастроцель называют также архентероном, или первичной кишкой, и он служит зачатком пищеварительной системы.



Инволюция

У пресмыкающихся и птиц, телолецитальные яйца которых содержат большое количество желтка и дробятся меробластически, клетки бластулы на очень небольшом участке приподнимаются над желтком и затем начинают вворачиваться внутрь, под клетки верхнего слоя, образуя второй (нижний) слой. Этот процесс вворачивания клеточного пласта называют инволюцией. Верхний слой клеток становится наружным зародышевым листком, или эктодермой, а нижний – внутренним, или энтодермой. Эти слои переходят один в другой, а место, где происходит переход, известно под названием губы бластопора. Крыша первичной кишки у зародышей этих животных состоит из вполне сформировавшихся энтодермальных клеток, а дно – из желтка; дно из клеток образуется позднее.

Деламинация

У высших млекопитающих, в том числе у человека, гастрюляция происходит несколько иначе, а именно путем деламинации, но приводит к тому же результату – образованию двуслойного зародыша. Деламинация – это расслоение исходного наружного слоя клеток, приводящее к возникновению внутреннего слоя клеток, т.е. энтодермы.

Вспомогательные процессы

Существуют также дополнительные процессы, сопровождающие гастрюляцию. Описанный выше простой процесс – исключение, а не правило. К вспомогательным процессам относятся эпиболия (обрастание), т.е. перемещение клеточных слоев по поверхности вегетативного полушария яйца, и конкресценция – объединение клеток на

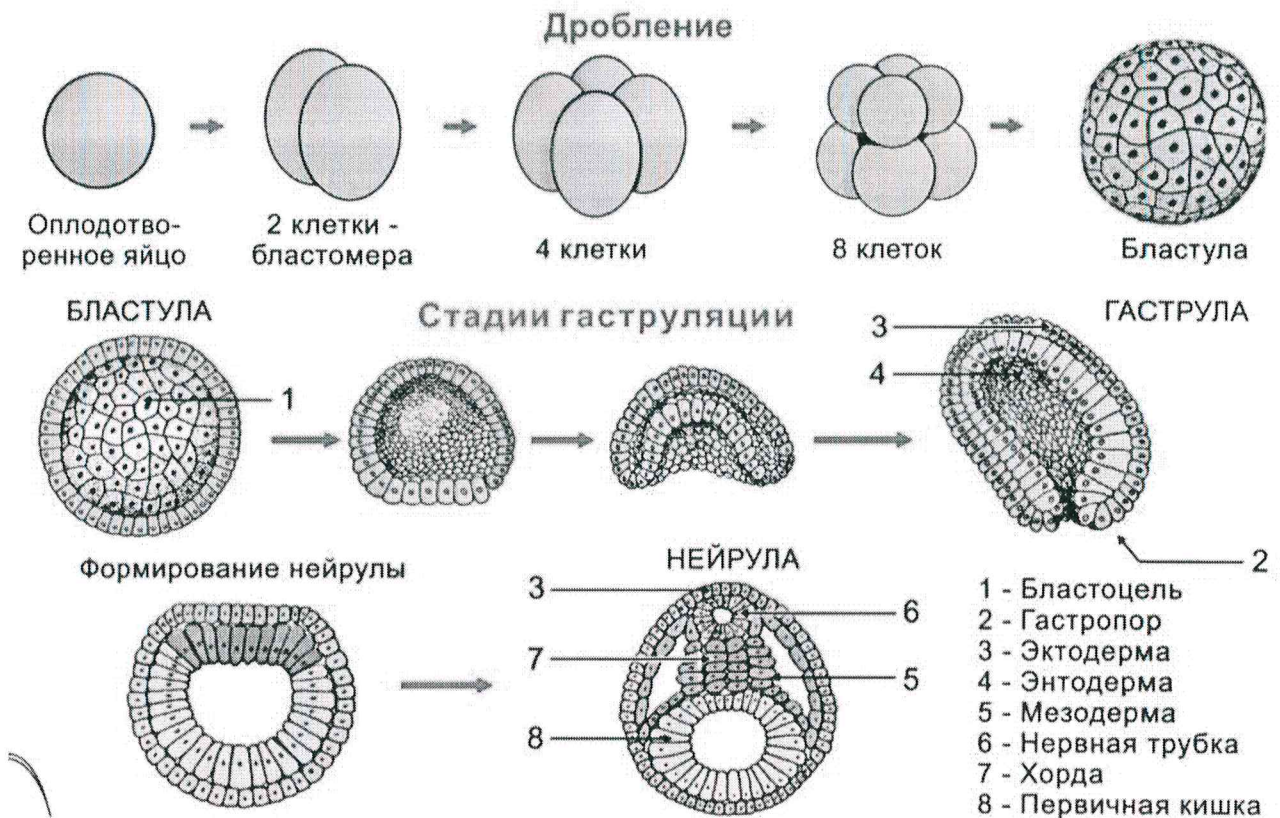
обширных участках. Один из этих процессов или они оба могут сопровождать как инвагинацию, так и инволюцию.

Результаты гаструляции

Конечный результат гаструляции заключается в образовании двуслойного зародыша. Наружный слой зародыша (эктодерма) образован мелкими, часто – пигментированными клетками, не содержащими желтка; из эктодермы в дальнейшем развиваются такие ткани, как, например, нервная, и верхние слои кожи. Внутренний слой (энтодерма) состоит из почти не пигментированных клеток, сохраняющих некоторое количество желтка; они дают начало главным образом тканям, выстилающим пищеварительный тракт и его производные. Следует, однако, подчеркнуть, что глубоких различий между этими двумя зародышевыми листками не существует. Эктодерма дает начало энтодерме, и если у некоторых форм границу между ними в области губы бластопора можно определить, то у других она практически неразличима. В экспериментах по трансплантации было показано, что различие между этими тканями определяется только их местоположением. Если участки, которые в норме оставались бы эктодермальными и дали бы начало производным кожи, пересадить на губу бластопора, они вворачиваются внутрь и становятся энтодермой, которая может превратиться в выстилку пищеварительного тракта, легкие или щитовидную железу.

Часто с появлением первичной кишки центр тяжести зародыша смещается, он начинает поворачиваться в своих оболочках, и в нем впервые устанавливаются передне-задняя (голова – хвост) и дорсо-вентральная (спина – живот) оси симметрии будущего организма.

СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША ЖИВОТНОГО



Зародышевые листки

Эктодерму, энтодерму и мезодерму различают на основании двух критериев. Во-первых, по их местоположению в зародыше на ранних стадиях его развития: в этот период эктодерма всегда расположена снаружи, энтодерма – внутри, а мезодерма, появляющаяся последней, – между ними. Во-вторых, по их будущей роли: каждый из этих листков дает начало определенным органам и тканям, и их нередко идентифицируют по их дальнейшей судьбе в процессе развития.

Мезодерма, т.е. средний зародышевый листок, образуется несколькими способами. Она может возникать непосредственно из энтодермы путем образования целомических мешков, как у ланцетника; одновременно с энтодермой, как у лягушки; или путем деламинации, из эктодермы, как у некоторых млекопитающих. В любом случае вначале мезодерма представляет собой слой клеток, лежащих в пространстве, которое первоначально занимал бластоцель, т.е. между эктодермой с наружной и энтодермой с внутренней стороны.

Мезодерма вскоре расщепляется на два клеточных слоя, между которыми образуется полость, называемая целомом. Из этой полости в последующем образуются полость перикарда, окружающая сердце, плевральная полость, окружающая легкие, и брюшная полость, в которой лежат органы пищеварения. Наружный слой мезодермы – соматическая мезодерма – образует вместе с эктодермой т.н. соматоплевру. Из наружной мезодермы развиваются поперечнополосатые мышцы туловища и конечностей, соединительная ткань и сосудистые элементы кожи. Внутренний слой мезодермальных

клеток называется спланхической мезодермой и вместе с энтодермой образует спланхноплевру. Из этого слоя мезодермы развиваются гладкие мышцы и сосудистые элементы пищеварительного тракта и его производных. В развивающемся зародыше много рыхлой мезенхимы (эмбриональной мезодермы), заполняющей пространство между эктодермой и энтодермой.

У хордовых в процессе развития образуется продольный столбик плоских клеток – хорда, основной отличительный признак этого типа. Клетки хорды происходят из эктодермы у одних животных, из энтодермы у других и из мезодермы у третьих. В любом случае эти клетки уже на очень ранней стадии развития можно отличить от остальных, и расположены они в виде продольного столбика над первичной кишкой. У зародышей позвоночных хорда служит центральной осью, вокруг которой развивается осевой скелет, а над ней – центральная нервная система. У большинства хордовых это чисто эмбриональная структура, и только у ланцетника, круглоротых и пластиножаберных она сохраняется в течение всей жизни. Почти у всех других позвоночных клетки хорды замещаются костными клетками, образующими тело развивающихся позвонков; из этого следует, что наличие хорды облегчает формирование позвоночного столба.

Производные зародышевых листков

Дальнейшая судьба трех зародышевых листков различна.

Из эктодермы развиваются: вся нервная ткань; наружные слои кожи и ее производные (волосы, ногти, зубная эмаль) и частично слизистая ротовой полости, полостей носа и анального отверстия.

Энтодерма дает начало выстилке всего пищеварительного тракта – от ротовой полости до анального отверстия – и всем ее производным, т.е. тимусу, щитовидной железе, паращитовидным железам, трахее, легким, печени и поджелудочной железе.

Из мезодермы образуются: все виды соединительной ткани, костная и хрящевая ткани, кровь и сосудистая система; все типы мышечной ткани; выделительная и репродуктивная системы, дермальный слой кожи.

У взрослого животного очень мало таких органов энтодермального происхождения, которые не содержали бы нервных клеток, происходящих из эктодермы. В каждом важном органе содержатся и производные мезодермы – кровеносные сосуды, кровь, часто и мышцы, так что структурная обособленность зародышевых листков сохраняется только на стадии их образования. Уже в самом начале своего развития все органы приобретают сложное строение, и в них входят производные всех зародышевых листков.

ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ ТЕЛА

Симметрия

На ранних стадиях развития организм приобретает определенный тип симметрии, характерный для данного вида. Один из представителей колониальных протистов, вольвокс, обладает центральной симметрией: любая плоскость, проходящая через центр вольвокса, делит его на две равноценные половины. Среди многоклеточных нет ни одного животного, обладающего симметрией такого типа. Для кишечнополостных и иглокожих характерна радиальная симметрия, т.е. части их тела расположены вокруг главной оси, образуя как бы цилиндр. Некоторые, но не все плоскости, проходящие через эту ось, делят такое животное на две равноценные половинки. Все иглокожие на личиночной стадии обладают двусторонней симметрией, но в процессе развития приобретают радиальную симметрию, характерную для взрослой стадии.

Для всех высокоорганизованных животных типична двусторонняя симметрия, т.е. их можно разделить на две симметричные половины только в одной плоскости. Поскольку такое расположение органов наблюдается у большинства животных, его считают оптимальным для выживания. Плоскость, проходящая по продольной оси от вентральной (брюшной) к дорсальной (спинной) поверхности, делит животное на две половины, правую и левую, являющиеся зеркальными отображениями друг друга.

Почти все неоплодотворенные яйца обладают радиальной симметрией, но некоторые теряют ее в момент оплодотворения. Например, в яйце лягушки место проникновения сперматозоида всегда сдвинуто к переднему, или головному, концу будущего зародыша. Эта симметрия определяется только одним фактором – градиентом распределения желтка в цитоплазме.

Двусторонняя симметрия становится очевидной, как только в ходе эмбрионального развития начинается формирование органов. У высших животных практически все органы закладываются попарно. Это относится к глазам, ушам, ноздрям, легким, конечностям, большинству мышц, частей скелета, кровеносных сосудов и нервов. Даже сердце закладывается в виде парной структуры, а затем ее части сливаются, образуя один трубчатый орган, который впоследствии перекручивается, превращаясь в сердце взрослой особи с его сложной структурой. Неполное слияние правой и левой половинок органов проявляется, например, в случаях расщелины нёба или заячьей губы, изредка встречающихся у человека.

Метамерия (расчленение тела на сходные сегменты). Наибольшего успеха в длительном процессе эволюции достигли животные с сегментированным телом. Метамерное строение кольчатых червей и членистоногих отчетливо видно на протяжении всей их жизни. У большинства позвоночных первоначально сегментированное строение в дальнейшем становится мало различимым, однако на эмбриональных стадиях метамерия у них ясно выражена.

У ланцетника метамерия проявляется в строении целома, мышц и гонад. Для позвоночных характерно сегментарное расположение некоторых частей нервной, выделительной, сосудистой и опорной систем; однако уже на ранних стадиях

эмбрионального развития на эту метамерию накладывается опережающее развитие переднего конца тела – т.н. цефализация. Если рассмотреть выращенного в инкубаторе 48-часового зародыша цыпленка, то можно выявить у него одновременно и двустороннюю симметрию, и метамерию, наиболее отчетливо выраженную на переднем конце тела. Например, группы мышц, или сомиты, сначала появляются в области головы и образуются последовательно, так что наименее развитыми сегментированными сомитами оказываются задние.

Органогенез

У большинства животных одним из первых дифференцируется пищеварительный канал. В сущности, зародыши большинства животных представляют собой трубку, вставленную в другую трубку; внутренняя трубка – это кишка, от ротового до анального отверстия. Другие органы, входящие в систему пищеварения, и органы дыхания закладываются в виде выростов этой первичной кишки. Присутствие крыши архентерона, или первичной кишки, под дорсальной эктодермой вызывает (индуцирует), возможно совместно с хордой, образование на спинной стороне зародыша второй важнейшей системы организма, а именно центральной нервной системы. Это происходит следующим образом: сначала утолщается дорсальная эктодерма и образуется нервная пластинка; затем края нервной пластинки приподнимаются, образуя нервные валики, которые растут навстречу друг другу и в конечном счете смыкаются, – в результате возникает нервная трубка, зачаток центральной нервной системы. Из передней части нервной трубки развивается головной мозг, а остальная ее часть превращается в спинной мозг. Полость нервной трубки по мере разрастания нервной ткани почти исчезает – от нее остается лишь узкий центральный канал. Головной мозг формируется в результате выпячиваний, впячиваний, утолщений и утоньшений передней части нервной трубки зародыша. От образовавшегося головного и спинного мозга берут начало парные нервы – черепные, спинномозговые и симпатические.

Мезодерма тоже претерпевает изменения сразу после своего возникновения. Она образует парные и метамерные сомиты (блоки мышц), позвонки, нефротомы (зачатки органов выделения) и части репродуктивной системы.

Таким образом, развитие систем органов начинается сразу после образования зародышевых листков. Все процессы развития (при нормальных условиях) происходят с точностью самых совершенных технических устройств.

МЕТАБОЛИЗМ ЗАРОДЫШЕЙ

Зародышам, развивающимся в водной среде, не требуется иных покровов, кроме студнеобразных оболочек, покрывающих яйцо. Эти яйца содержат достаточное количество желтка, чтобы обеспечить зародыш питанием; оболочки до некоторой степени защищают его и помогают сохранять метаболическое тепло и вместе с тем достаточно проницаемы, чтобы не препятствовать свободному газообмену (т.е. поступлению кислорода и выходу диоксида углерода) между зародышем и средой.

Внезародышевые оболочки

У животных, откладывающих яйца на суше или живородящих, зародышу необходимы дополнительные оболочки, защищающие его от обезвоживания (если яйца откладываются на суше) и обеспечивающие питание, удаление конечных продуктов обмена и газообмен.

Эти функции выполняют внезародышевые оболочки – амнион, хорион, желточный мешок и аллантоис, образующиеся в процессе развития у всех пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Хорион и амнион тесно связаны между собой по происхождению; они развиваются из соматической мезодермы и эктодермы. Хорион – самая наружная оболочка, окружающая зародыш и три другие оболочки; эта оболочка проницаема для газов и через нее происходит газообмен. Амнион предохраняет клетки зародыша от высыхания благодаря амниотической жидкости, секретлируемой его клетками. Желточный мешок, наполненный желтком, вместе с желточным стебельком поставляет зародышу подвергнувшиеся перевариванию питательные вещества; эта оболочка содержит густую сеть кровеносных сосудов и клетки, вырабатывающие пищеварительные ферменты. Желточный мешок, как и аллантоис, образуется из спланхической мезодермы и энтодермы: энтодерма и мезодерма распространяются по всей поверхности желтка, обрастая его, так что в конце концов весь желток оказывается в желточном мешке. У пресмыкающихся и птиц аллантоис служит резервуаром для конечных продуктов обмена, поступающих из почек зародыша, а также обеспечивает газообмен. У млекопитающих эти важные функции выполняет плацента – сложный орган, образуемый ворсинками хориона, которые, разрастаясь, входят в углубления (крипты) слизистой оболочки матки, где вступают в тесный контакт с ее кровеносными сосудами и железами.

У человека плацента полностью обеспечивает дыхание зародыша, питание и выделение продуктов обмена в кровотоки матери.

Внезародышевые оболочки не сохраняются в постэмбриональном периоде. У пресмыкающихся и птиц при вылуплении высохшие оболочки остаются в скорлупе яйца. У млекопитающих плацента и остальные внезародышевые оболочки выбрасываются из матки (отторгаются) после рождения плода. Эти оболочки обеспечили высшим позвоночным независимость от водной среды и сыграли важную роль в эволюции позвоночных.

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

В 1828 Карл фон Бэр сформулировал следующие положения: 1) наиболее общие признаки любой крупной группы животных появляются у зародыша раньше, чем менее общие признаки; 2) после формирования самых общих признаков появляются менее общие и так до появления особых признаков, свойственных данной группе; 3) зародыш любого вида животных по мере развития становится все менее похожим на зародыши других видов и не проходит через поздние стадии их развития; 4) зародыш высокоорганизованного вида может обладать сходством с зародышем более примитивного вида, но никогда не бывает похож на взрослую форму этого вида.

ОЗШ «Одаренный ребенок». БИОЛОГИЯ, 10 КЛАСС



Рис. Сравнение зародышей позвоночных на разных стадиях эмбрионального развития

2. Примеры заданий

Задание 1. Соотнесите зародышевые листки и их производные:

Зародышевые листки	Производные зародышевых листков
1. Эктодерма	А. Выстилка всего пищеварительного тракта – от ротовой полости до анального отверстия – и ее производным, легкие, печень.
2. Энтодерма	Б. Все виды соединительной ткани, костная и хрящевая ткани, кровь и сосудистая система, все типы мышечной ткани, выделительная и репродуктивная системы.
3. Мезодерма	В. Нервная ткань, наружные слои кожи и ее производные и

	частично слизистая ротовой полости, полости носа и анального отверстия.
--	---

Ответ: 1В, 2А, 3Б

Задание 2. Исключите из предложенного списка лишнее понятие. Объясните Ваш выбор.

Алантоис, хорион, цитоплазма, амнион, желточный мешок

Ответ: цитоплазма. Остальные термины характеризуют провизорные органы зародыша (внезародышевые оболочки).

Задание 3. Установите соответствие между характеристикой гаметогенеза и его видом.

ХАРАКТЕРИСТИКА	ВИД ГАМЕТОГЕНЕЗА
А) образуется одна крупная половая клетка Б) образуются направительные клетки В) формируется много мелких гамет Г) питательные вещества запасаются в одной из четырёх клеток Д) образуются подвижные гаметы	1) овогенез 2) сперматогенез

Ответ: А1, Б1, В2, Г1, Д2

3. Разбор заданий предыдущего модуля

Задание 1. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в клетке, образующейся при овогенезе в анафазе мейоза 1 и мейоза 2. Объясните полученные результаты.

Решение:

В интерфазе в процессе репликации число ДНК удваивается, и общая масса ДНК равна $2 \times 6 \times 10^{-9} = 12 \times 10^{-9}$ мг. В анафазе мейоза 1 масса ДНК не изменяется и равна 12×10^{-9} мг;

Перед началом мейоза 2 клетка содержит гаплоидный набор хромосом, в анафазе мейоза 2 масса ДНК равна $12 \times 10^{-9} : 2 = 6 \times 10^{-9}$ мг.

Задание 2. Определите хромосомный набор в клетках спорангия и клетках архегония папоротника. В результате какого типа деления и из каких клеток этот хромосомный набор образуется?

Решение:

В клетках спорангия, расположенного на листьях папоротника диплоидный набор хромосом - $2n$, т.к. взрослое растение папоротника является спорофитом и развивается из диплоидной зиготы - оплодотворённой яйцеклетки - в результате митоза.

В клетках архегония папоротника гаплоидный набор хромосом - n , т.к. архегонии являются частью гаметофита папоротника – заростка, для которого характерен гаплоидный набор и образуются в результате митоза.

Задание 3. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в сперматозоиде и соматической клетке перед началом митотического деления и после его окончания. Ответ поясните.

Решение:

В половых клетках человека 23 хромосомы, поэтому масса ДНК в сперматозоиде в два раза меньше и составляет $6 \times 10^{-9} : 2 = 3 \times 10^{-9}$ мг.

Перед началом деления (в интерфазе) количество ДНК удваивается и масса ДНК равна $6 \times 10^{-9} \times 2 = 12 \times 10^{-9}$ мг.

После митотического деления число хромосом не меняется и масса ДНК равна 6×10^{-9} мг. Сперматозоиды не делятся.

4. Задания для самостоятельной работы

Задание 1. Установить соответствие:

1)

Зародышевые листки

1) Эктодерма

2) Энтодерма

3) Мезодерма

Органы

а) нервная пластинка

б) хрящи

в) кости

г) кожа, ногти

д) выстилка кишечника

е) легкие

ж) печень

2)

Организмы:

1) ланцетник

2) жаба

3) медянка

4) крыса

Тип дробления:

а) полное неравномерное асинхронное

б) полное равномерное синхронное

в) неполное неравномерное асинхронное.

9. Пехов А.П. Биология с основами экологии. – СПб., 2002.
10. Пономарева И.Н., Корнилова О.А., Чернова Н.М. Основы общей биологии. – М.: Вентана-Граф, 2003.
11. Эпигенетика. Эллис С.Д., Дженуейн Т., Рейнберг Д.М.: Техносфера, 2010. – 496 с.
12. Ярыгин В.Н., Васильева В.И., Волков И.Н., Синельникова В.В. Биология: В 2 т. – М.: Высш. шк., 2000.
13. <http://school-collection.edu.ru/> – единая коллекция цифровых образовательных ресурсов (задачи Московских олимпиад, классифицированные по темам).
14. <http://www.rosolymp.ru/> – портал Всероссийской олимпиады школьников.