

И. В. ДАРМОВ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебное пособие

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ

«ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Биологический факультет

Кафедра микробиологии

И. В. ДАРМОВ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Киров

2014

УДК 573(07)

Д204

Рекомендовано к изданию методическим советом
биологического факультета ФГБОУ ВПО «ВятГУ»

Допущено редакционно-издательской комиссией методического совета
ФГБОУ ВПО «ВятГУ» в качестве учебного пособия для студентов направле-
ний 06.03.01 «Биология» и 19.03.01 «Биотехнология» всех профилей под-
готовки

Рецензенты:

доцент кафедры биотехнологии ФГБОУ ВПО «ВятГУ»,

кандидат биологических наук О. Н. Шуплецова;

главный научный сотрудник НИЦ 33 ЦНИИИ МО РФ, г. Киров,

доктор биологических наук, профессор В. Б. Калининский

Дармов, И. В.

Д204 Общая биология : учебное пособие /

И. В. Дармов. – Киров: ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2014. – 105 с.

УДК 573(07)

Учебное пособие содержит курс лекций по дисциплине «Общая био-
логия и микробиология».

Тех. редактор А. В. Куликова

© ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2014

Оглавление

1. Биология как наука. Свойства живых систем.....	4
2. Основы цитологии. Прокариоты.....	17
3. Основы цитологии. Эукариоты. Мембранные компоненты	21
4. Основы цитологии. Эукариоты. Немембранные компоненты.....	29
5. Бесполое размножение. Митоз.....	34
6. Половое размножение. Мейоз.....	43
7. Основные закономерности наследственности.....	54
8. Основные закономерности изменчивости.....	64
9. Биологическое разнообразие.....	79
Список использованных источников.....	105

Лекция № 1

Тема лекции: Биология как наука. Свойства живых систем.

План лекции:

1. Биология как наука
2. Методы биологии
3. Основные концепции биологии
4. Уровни организации живого
5. Основные свойства живых систем
6. Современное определение живого организма и жизни

1. Биология как наука

Биология (греч. *bios* – жизнь, *logos* – слово, учение) – совокупность наук о жизни, о живой природе. **Предмет биологии** – строение живых организмов, их функции, происхождение, развитие, взаимоотношения со средой. Наряду с физикой, химией, астрономией, геологией и т. д. относится к *естественным наукам*.

Биология – одна из старейших наук, хотя термин этот появился лишь в 1797 году (его автор – немецкий профессор анатомии Т. Руз (1771–1803). «Отцом биологии» часто называют Аристотеля (384–322 до н.э.), которому принадлежит первая классификация животных.

Каковы *особенности* биологии как науки?

1.1 Биология тесно *связана с философией*. Это связано с тем, что из 3-х фундаментальных проблем естествознания 2 являются предметом биологических исследований.

1. Проблема происхождения Вселенной, космоса, природы вообще (ей занимается физика, астрономия).

2. Проблема происхождения жизни, т. е. живого из неживого.

3. Проблема происхождения Разума и человека как его носителя.

Решение этих вопросов тесно связано с решением *основного вопроса философии*: что первично – материя или сознание? Поэтому значительное место в биологии занимают философские аспекты.

1.2. Связь биологии с социальными и этическими проблемами.

Социал-дарвинизм, например, переносит на человеческое общество понятие «естественный отбор», различия между классами объясняются биологическими факторами.

Другие примеры: расизм, пересадка органов, проблема старения.

1.3. Глубокая *специализация* биологии.

В результате дифференциации биологии *по объекту изучения* возникли частные биологические науки: ботаника, зоология, микробиология (бактериология, вирусология, микология и др.).

Другое подразделение биологических наук – *по уровням организации и свойствам живой материи*: генетика (наследственность), цитология (клеточный уровень), анатомия и физиология (строение и функционирование организмов), экология (взаимоотношения организмов с окружающей средой) и т. д.

В результате *интеграции* с другими науками возникли: биохимия, биофизика, радиобиология, космическая биология и др.

Т. е. биология – комплекс наук, а *общая биология* занимается изучением наиболее общих закономерностей строения, жизнедеятельности, развития, происхождения живых организмов. Главный вопрос, на который пытается ответить общая биология, – что такое жизнь?

1.4. В настоящее время биология, оставаясь *теоретической основой* познания живого, становится непосредственно *производительной силой*, рождает новые технологии: биотехнологию, генную и клеточную инженерию и др.

2. Методы биологии

Процесс научного познания принято разделять на две стадии: эмпирическую и теоретическую.

На эмпирической стадии используются следующие методы.

Описательный и сравнительный методы, в их основе лежит наблюдение. **Наблюдение** – изучение объектов живой природы в естественных условиях. Это – непосредственное наблюдение (в буквальном смысле) за поведением, расселением, размножением животных и растений в природе, визуальное или инструментальное определение характеристик организмов, их клеток, органов и тканей. Для этих целей в современной биологии применяют как традиционные средства полевых исследований – от бинокля до глубоководных аппаратов, так и сложное лабораторное оборудование – микроскопы, спектрофотометры, ультрацентрифуги и т. д.

Экспериментальный метод основан на исследовании живых объектов при экстремальном воздействии факторов среды – измененной температуры, освещенности или влажности, повышенной нагрузки, токсичности или радиоактивности, изменении места развития (удаление или пересадка генов, клеток, органов, космические полеты и т. п.). Экспериментальный метод позволяет выявить скрытые свойства, пределы приспособительных возможностей живых систем, степень их гибкости, надежности, изменчивости.

Исторический метод выявляет историю развития биологических объектов, их происхождение. Сопоставляют анатомическое строение, химический состав, структуру генов и другие признаки у организмов разного уровня сложности. При этом исследуются не только ныне живущие организмы, но и давно вымершие, сохранившиеся в виде окаменелых остатков.

Относительно новый метод – **моделирование** биологических процессов, как на уровне организмов, клеток или биомолекул, так и **математическое моделирование**. Например, можно построить модель и прогноз состояния жизни в водоеме через энное время при изменении одного, двух или более параметров (температуры, концентрации солей, наличия хищников и др.).

Системный метод (подход) также является новым. *Живые объекты рассматриваются как системы, то есть совокупности элементов*

с определенными взаимосвязями. Каждый объект рассматривается одновременно и как система, и как элемент системы более высокого порядка.

На **теоретической стадии** познания используются следующие методы: **обобщение** накопленных **фактов**, выдвижение **новых гипотез**, их **повторная эмпирическая проверка** (новые наблюдения, эксперименты, сравнение, моделирование). Подтвержденные гипотезы становятся **законами**, из них складываются **теории**. Понятно, что и законы, и теории носят относительный характер и рано или поздно могут быть пересмотрены.

3. Основные концепции биологии

Концепция – это взаимосвязанная группа понятий, гипотез, теорий, объясняющих какое-нибудь фундаментальное явление или свойство природы. **Основные биологические концепции объясняют феномен и свойства жизни.**

1. Концепция системной многоуровневой организации жизни: все живые объекты являются **системами** разного уровня сложности, они образуют непрерывную иерархию уровней структурно-функциональной организации.

2. Концепция материальной сущности жизни: жизнь материальна, ее физико-химическую основу составляет обмен веществ и энергии. В философском смысле это означает первичность материи и вторичность сознания (материализм).

Материя – совокупность вещества и поля. Вещество обладает массой покоя, а поле – нет. Живая материя представляет особо сложное вещество и сложное многофакторное поле. Именно уровень сложности делает материю живой, хотя внутри нее действуют простые физические и химические законы.

3. Концепция биологической информации и самовоспроизведения жизни: живые организмы воспроизводятся на основе собственной (генетической) информации при взаимодействии с внешней (эпигенетической)

информацией. Результатом этого взаимодействия является индивидуальное развитие организмов (онтогенез).

4. Концепция саморегуляции живых систем: живые системы поддерживают относительное постоянство своих внутренних связей и условий функционирования (гомеостаз) на основе сочетания прямых положительных и обратных отрицательных связей.

5. Концепция самоорганизации и биологической эволюции: живой мир возник в результате самоорганизации из неживых химических систем и претерпевает необратимое историческое развитие (филогенез) на основе наследственной изменчивости и естественного отбора организмов, наиболее приспособленных к меняющимся условиям среды.

4. Уровни организации живого

Их девять, условно (± 1).

1. **Молекулярный** – глубинный, начальный уровень. Все живые организмы состоят из биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов и др. веществ, которые построены *по единому плану* (мономеры \rightarrow полимеры) и близки по строению или идентичны у всех живых организмов.

Но надо помнить, что «в изолированном виде (т. е. выделенные из клеток) биомолекулы являются неживыми» (А. П. Пехов). Хотя, например, *Сент-Дьёрдьи* считал, что биомолекулы *качественно* отличаются от прочих веществ, несут некую непознаваемую сущность («*Живые молекулы*»).

2. **Клеточный уровень.** Клетка – *элементарная единица организации* живой материи. "Cellula ex cellula", Р.Вирхов (1858). С этого уровня начинается жизнь; свободноживущих неклеточных форм жизни не существует. Вирусы – особая форма организации материи.

3. **Тканевой.** Ткань – совокупность сходных по строению клеток, объединенных выполнением общей функции. Ткани появились в ходе эволюции у многоклеточных организмов как следствие специализации клеток.

У животных: эпителиальная, соединительная, мышечная, нервная и др.

У растений: меристематическая, защитная, основная и проводящая.

4. **Органный.** Органы – структурно-функциональные объединения нескольких типов тканей. Например, *кожа* – орган, состоящий из эпителиальной и соединительной ткани, выполняет защитную функцию. У одноклеточных вместо органов – *органеллы*.

5. **Организменный.** Организм – это особь, самостоятельное живое существо. Существуют одно- и многоклеточные организмы. На этом уровне реализуется генетическая информация, превращается в признаки.

6. **Популяционный.** Популяция – совокупность организмов одного и того же вида, населяющих определенную территорию (ареал). Внутри вида может существовать от одной до многих тысяч популяций.

Популяция – *элементарная единица эволюции*, в ней возникают измененные формы, которые дают начало новым видам.

7. **Видовой.** Вид – единица классификации живых существ. В настоящее время известно 0,5 млн видов растений и 1,5 млн видов животных. При этом существует 20 млн видов бактерий. В организме человека 10^{13} клеток, а бактерий на 2–3 порядка больше, т. е. человек – это случайный, временный гость в мире микробов. Хозяева – они, а не мы.

8. **Биогеоценотический.** Биогеоценоз – совокупность организмов разных видов и факторов среды их обитания. Организмы, входящие в биогеоценоз, зависят друг от друга: одни производят питательные субстраты, другие – их потребляют, третьи разрушают.

9. **Глобальный (биосферный).** Биосфера – совокупность всех биогеоценозов. Высший уровень жизни, на котором происходит круговорот веществ и энергии планетарного масштаба.

Между разными уровнями живого существует единство и взаимосвязь. При переходе от более низкого к более высокому уровню сохраняются все структуры и функции, присущие более низкому уровню, и добав-

ляются качественно новые. Элементы системы объединяются между собой не механически, они *не могут существовать друг без друга*. При их объединении возникает *новая сущность* (так называемое *эмерджентное* свойство), и так на каждом уровне.

Таким образом, живому присуща *системная организация* (А. П. Пехов).

5. Основные свойства живых систем

Их, условно, десять (± 2).

Живые организмы на всех уровнях организации имеют общие черты, отличающие их от неживой материи. Давайте их перечислим, назовем и попытаемся на основе этого сформулировать достаточно емкое определение живого организма.

1. *Единство химического состава*. В состав живых организмов входят те же элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение их различно. Неживая материя состоит в основном из кислорода, кремния, железа, алюминия и т. д., живая на 98 % (по химическому составу) состоит из С, О, Н, N (биогенные элементы).

2. *Обмен веществ и энергии*. Существует 2 вида обмена веществ и энергии:

а) *Ассимиляция*, или пластический обмен, или анаболизм; от лат. *assimilatio* – уподобление, т. е. из простых веществ – сложные, подобные телу.

б) *Диссимиляция*, или энергетический обмен, или катаболизм; от лат. *dissimilatio* – разуподобление, когда сложные вещества распадаются с образованием простых, одновременно выделяется энергия, необходимая для выполнения работы.

Для живых организмов характерно единство, т. е. *одновременное протекание* двух этих противоположных процессов – ассимиляции и диссимиляции, синтеза и распада составных частей организмов, клеток, биомолекул (на организменном уровне – рождение и гибель особей, на популяционно-видовом – появление и вымирание видов и т. д.), при этом орга-

низм (вид, биоценоз и т. д.) сохраняет свою сущность, целостность, непохожесть на других.

Эту закономерность отметил впервые Ф. Энгельс (1820-1895), который в книге "Анти-Дюринг" (1878) дал такое определение жизни: "Жизнь есть способ существования *белковых тел*, и этот способ существования состоит ... в постоянном *самообновлении* химических составных частей этих тел". 1-я часть определения несколько устарела, а 2-я – верна. Постоянное самообновление, самовосстановление живых организмов качественно отличает их от объектов неживой природы. Энгельс отмечал, что и неживые объекты тоже изменяются с течением времени (разлагаются или комбинируются, переносятся с места на место, меняется их агрегатное состояние), но при этом они, в отличие от живых существ, *перестают быть самими собой*: скала → выветривание → песок; железная конструкция → окисление → ржавчина. При этом наступает равновесие с окружающей средой.

Живой организм (пока он жив) не переходит в состояние равновесия с окружающей средой, постоянно выполняет за счет своей свободной энергии работу против этого равновесия. Упрощенно → живой организм постоянно сопротивляется, борется с окружающей средой, противится разрушению, находится в напряжении. Э. С. Бауэр назвал это принципом "*устойчивого неравновесия* живых систем" (по мнению других – *динамическое равновесие*).

Через живые системы проходят потоки веществ и энергии, поэтому они считаются *открытыми системами* (этот термин заимствован из физики). "Под *открытыми* понимают динамические, т. е. не находящиеся в состоянии покоя системы, которые устойчивы лишь при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне" (С. Г. Мамонтов, 1991).

Открытая система (упрощенно!) – трубка (пищеварительная трубка), т. е. вход и выход должны быть беспрепятственными ("ни дна тебе, ни покрывки" → пожелание здоровья и долгой жизни).

Откуда же берется энергия для поддержания устойчивости живых систем? В конечном счете – от Солнца.

А. Сент-Дьёрдьи: "... энергетический цикл жизни состоит в том, что электроны сначала поднимаются на более высокий энергетический уровень в виде фотонов, а затем в живых системах падают обратно на свой основной уровень, отдавая при этом порциями свою избыточную энергию, которая приводит в действие всю машину жизни".

М.М. Камшилов: "Жизнь с этой точки зрения представляется как упорядоченный непрерывный поток электронов, вызванный излучением Солнца".

Работы *А. Л. Чижевского*. Гелиобиология.

3. **Самовоспроизведение (репродукция)** – способность организмов воспроизводить себе подобных. В основе лежит **матричный принцип**, т. е. образование новых молекул на основе информации, заложенной в структуре нуклеиновых кислот. Репродукция существует на всех уровнях живого – организменном, клеточном, субклеточном (органеллы), молекулярном (удвоение ДНК).

4. **Наследственность** – способность организмов передавать свои признаки из поколения в поколение неизменными.

5. **Изменчивость (противоположна наследственности)** – способность организмов приобретать новые признаки (свойства) в ходе жизни или существовать в виде разных форм (вариантов)

6. **Рост и развитие.** Рост – это просто увеличение массы клеток и их количества, а вот развитие – это направленное необратимое изменение объектов природы, при котором возникает новое качественное состояние, меняется состав или структура объекта, происходит (как правило усложнение уровня организации).

Известно два вида развития живых организмов:

онтогенез – индивидуальное развитие (одной особи),

филогенез – историческое развитие (в ряду поколений).

Индивидуальное развитие сопровождается *ростом*, т. е. увеличением массы клеток и их количества, а историческое развитие живых организмов представляет собой *процесс эволюции*, т. е. прогрессивного (от просто организованных форм к более сложно организованным) развития живой материи, в ходе которого возникло все многообразие живых существ.

7. *Раздражимость* – способность организмов реагировать на внешние воздействия. Она *избирательная*, т. е. организм реагирует не на все воздействия, а только на "важные" для жизнедеятельности, т. е. организм способен фильтровать поступающую извне информацию.

Реакция многоклеточного животного на внешние воздействия осуществляется через посредство нервной системы и называется *рефлексом*.

У организмов, не имеющих нервной системы, реакции на внешние воздействия называются *таксисы и тропизмы*.

Таксисы – движения (перемещения) одноклеточных организмов к свету (фототаксис), к химическому веществу (хемотаксис); бывают положительные и отрицательные.

Тропизмы – реакции растения на какой-либо раздражитель, которые проявляются в виде роста или изменения положения органов (*гелиотропизм* – листья поворачиваются к солнцу; *геотропизм* – рост корней к центру Земли).

Настии – движения цветов; венчики цветков реагируют на свет, закрываясь и открываясь.

Благодаря раздражимости, организмы "уточняют" свои отношения со средой, оптимизируют свое положение с позиций затрат энергии.

Тесно связан с раздражимостью *информационный критерий живого*. Он заключается в том, что живые организмы должны постоянно обмениваться со средой не только веществом и энергией, но и информацией. Информация отражает специфику предметов и явлений, отражает особен-

ности их организации. Информация – мера снятой неопределенности (Клод Шеннон).

Информация *жизненно необходима* живым организмам.

Организация – совокупность элементов, связанных между собой определенным образом.

Хаос – отсутствие каких-либо связей между элементами, неограниченное разнообразие (У. Эшби, 1959).

Неживые объекты тоже способны воспринимать информацию, но делают это пассивно, меняя после взаимодействия с внешним объектом свою организацию (удар молотка по доске → вмятина; обмен информацией).

Живые организмы способны воспринимать, усваивать, перерабатывать информацию, накапливать и использовать ее и *сохраняют* при этом свою организацию.

Для чего нужна организму информация об окружающем мире? Чтобы наиболее эффективно обмениваться с окружающей средой веществом и энергией, чтобы оценивать состояние среды, предвидеть ее изменения во времени и пространстве. Упрощение – информация нужна живому организму, чтобы знать, куда и когда лететь, плыть, бежать, чтобы что-то (кого-то) съесть (или избежать этого). Т. е. у живого организма должно быть 3 канала, которые связывают его с окружающей средой (например, у водолаза – кабель, шланг, окно).

8. **Дискретность** (лат. *discretus* – прерывный, разделенный) и **целостность** (непрерывность) – это всеобщее свойство материи, в том числе и живой. На любом уровне организации жизнь одновременно и целостна, и дискретна, т. е. состоит из отдельных частей. Например, организм дискретен, т. к. состоит из органов, тканей, клеток, но и целостен, поскольку все органы и ткани тесно взаимосвязаны и *не могут существовать друг без друга*. Биологический смысл дискретности организма состоит в том, что она создает возможность его постоянного самообновления путем замены "износившихся" элементов (молекул, орга-

нелл, клеток). Дискретность вида обеспечивает возможность его выживания и эволюции в результате гибели отдельных неприспособленных особей и выживания более приспособленных.

9. **Саморегуляция** – способность живых организмов в непрерывно меняющихся условиях внешней среды поддерживать *постоянство своей структуры и функций*. На уровне организма регуляция осуществляется через деятельность нервной и эндокринной систем. На молекулярном уровне существуют механизмы позитивного и негативного контроля синтеза белков и активности ферментов.

10. **Ритмичность** – периодические изменения интенсивности физиологических функций живых организмов (суточные ритмы сна и бодрствования, сезонные ритмы активности и спячки у некоторых животных и т. д.). Биологический смысл – согласование, координация функций организма с состоянием внешней среды, которая на Земле также подвержена ритмическим колебаниям (вращение Земли вокруг Солнца, Луны вокруг Земли, приливы-отливы и т. д.). Таковы наиболее важные свойства живого.

6. Современное определение живого организма и жизни

"**Организм** – это открытая система, обменивающаяся со средой веществом, энергией и информацией, способная сохранять свою целостность и динамическую устойчивость, самовоспроизводиться и самоорганизовываться в развитии, взаимодействуя с внешней средой" (А.С. Пресман, 1976).

Жизнь – это специфическая форма движения материи (кругооборот материи, обмен веществ и энергии) с поддержанием упорядоченного неравновесного состояния (с высокой свободной энергией и низкой энтропией) за счет поглощения и трансформации внешней энергии.

Жизнь – это эмерджентное, качественно новое свойство, появляющееся на определенном уровне системной организации материи, а именно, – при переходе от молекулярного к клеточному уровню.

В первой половине 20 века была создана **общая теория систем**. Основным ее автором является австрийский биолог и философ Людвиг фон Берталанфи (1901–1972; основные труды – 1931–1968).

Согласно общей теории систем все объекты природы и общества являются системами. Системы бывают космические, физические, технические, биологические, социальные, экономические и др. Все многообразие природных объектов принято делить на **микромир** – атомы и их элементарные частицы, **макромир** – от молекул до материков и океанов и **мегамир** – космические объекты и их системные объединения. Живые системы относятся к макромиру. Что же такое система?

Система - это совокупность элементов, связанных определенными отношениями и взаимодействующих по определенным законам композиции. Вся совокупность структурных и функциональных отношений и взаимодействий составляет **организацию** системы. Организация системы как правило **иерархична**, то есть имеет несколько соподчиненных уровней. Живые объекты – типичные системы, имеющие структурную и функциональную упорядоченность, то есть определенную организацию и иерархию.

В категориях философии понятия «элемент» и «система» соотносятся как **часть и целое**. Общефилософский закон определяет, что целое больше суммы его частей. Это означает, что совокупность и взаимодействие частей (элементов) создает у целого(системы) некоторые **новые качества**, отсутствующие у исходных частей (элементов). Такие новые качества, свойства определяются как **эмерджентные свойства системы** (в буквальном смысле – вновь появляющиеся, непредвиденные свойства). В случае с биологическими системами эти новые качества представляют собой разные проявления **жизни**. И как мы увидим далее, сама

жизнь - это эмерджентное, качественно новое свойство, появляющееся на определенном уровне системной организации.

*Живая материя представляет особо сложное вещество и, соответственно, сложное многофакторное поле. Именно **уровень сложности** делает материю живой, хотя внутри нее действуют простые физические и химические законы. По уровню сложности материи разграничиваются и сферы внимания естественных наук. Атомы – поле деятельности физики, молекулы - объект химии, с уровня **макромолекул** начинается биология, так как с этого уровня сложности появляются качественно новые свойства, характеризующие живую материю.*

Лекция № 2

Тема лекции: Основы цитологии. Прокариоты.

План лекции:

1. История изучения клетки
2. Основные положения клеточной теории
3. Империи и царства живых организмов
4. Строение прокариотической клетки

1. История изучения клетки

Англичанин **Роберт Гук** (1635–1703), физик и ботаник, рассматривая под микроскопом срезы пробки, сердцевины бузины, обнаружил ячеистое строение. Назвал эти ячейки (сходство с пчелиными сотами) *cellula* (лат. ячейка, клетка). Опубликовал свои наблюдения в 1665 году.

Голландец **Антони ван Левенгук** (1632–1723) впервые обнаружил под микроскопом бактерии. Достиг увеличения в 230 раз. Торговец сукном. Почетная обязанность – привратник ратуши голландского города Делфта. 170 писем в Лондонское королевское общество с рисунками "зверьков" (*animalcula*, лат.). В 1695 году изданы в виде книги "*Arcana naturae*" (Тайна природы).

В 1825 году чех **Ян Пуркине** (1787–1869) наблюдал студенистое содержимое клетки, которое назвал **протоплазмой** (греч. *protos* – первый, *plasma* – образование); открыл ядро у яйцеклетки. Часто его называют на французский лад – Пуркинье (что неверно!).

Ядро растительной клетки наблюдал также английский ботаник **Роберт Броун** (1773–1858) в 1831 г. Он же открыл "броуновское движение". Ядро – *nucleus* (лат.), *karyon* (греч. – ядро ореха).

Эти работы послужили основой для создания **клеточной теории**. Ее сформулировали в 1838-1839 гг. немецкие ученые ботаник **Матиас Шлейден** (1804-1881) и физиолог, гистолог **Теодор Шванн** (1810-1882).

Основные положения ее:

1. Все организмы – и растительные, и животные – состоят из клеток; клетка – главная структурная единица живых организмов.

2. В основе роста живых организмов лежат размножение и рост клеток.

Шлейден и Шванн считали, что клетки возникают из *первичного неструктурированного внеклеточного вещества*. Это положение опроверг в 1859 г. немецкий врач **Рудольф Вирхов** (1821–1902). Он существенно дополнил клеточную теорию положением о том, что клетка происходит только из предсуществующей клетки путём деления ("**cellula ex cellula**"). Клеточная теория обеспечила прорыв в познании структуры и функции живого. Основные ее положения сохраняют свое значение и сегодня.

2. Основные положения клеточной теории (в современной трактовке)

1. Клетка – элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и развития. Вне клетки жизни нет.

2. Новые клетки возникают только путем деления ранее существовавших клеток.

3. Клетки всех организмов сходны по строению; в их состав входят мембраны, цитоплазма и ядро или нуклеоид.

4. Рост и развитие многоклеточного организма – следствие роста и размножения одной или нескольких исходных клеток.

5. Клеточное строение организмов – свидетельство того, что все живое имеет единое происхождение.

3. Империи и царства живых организмов

Таблица 1

Империя (надцарство)	Царство
Акариоты	Вирусы
Прокариоты	Архебактерии Цианобактерии Эубактерии
Эукариоты	Грибы Слизевики Растения Животные

Различают клетки двух типов:

– **прокариотические** (доядерные, или предъядерные, греч. *pro* – перед);

– **эукариотические** (ядерные, греч. *eu* – хорошо!).

Надцарство (или империя) прокариот включает царства эубактерий (грамположительные, грамотрицательные, *bakterion* – палочка – греч.) и сине-зеленых водорослей, или цианобактерий, и царство архебактерий.

Это наиболее просто устроенные организмы, которые появились в глубокой древности, и дожили до наших дней.

4. Строение прокариотической клетки

Размеры – от 0,1 мкм до нескольких мкм. Самые мелкие прокариоты – микоплазмы.

Органеллы (органониды) – структуры клетки, выполняющие определенные функции.

1. **Клеточная стенка** состоит из высокополимерного вещества – муреина (до 90 % у грамположительных и ~10 % у грамотрицательных. Цепи полисахаридов, сшитые короткими пептидами).

2. Под ней – **цитоплазматическая мембрана**.

3. **Цитоплазма** (греч. *cytos* – клетка, *plasma* – образование).

4. **Хромосома** – двухспиральная кольцевая молекула ДНК длиной около 1мм (*E. coli*), которая уложена в виде *петель* за счет образования комплексов с белками. Средняя длина одной петли около 40 тыс. п. н. Весь наследственный материал бактериальной клетки в виде компактной электроплотной массы расположен в её центре и называется **нуклеоидом**. Степень компактизации составляет примерно 10^3 .

5. Прямо в цитоплазме расположены **рибосомы** (осуществляют синтез белков), их от 5 до 50 тыс. в 1 бактериальной клетке.

6. **Мезосома** – плотно упакованные складки цитоплазматической мембраны. Являются органом дыхания бактерий.

7. **Включения** (непостоянные структуры) – гранулы резервных питательных веществ (гликоген, липиды и др.) или продуктов обмена веществ (белки, пигменты).

8. **Капсула** – расположена поверх клеточной стенки, есть у некоторых видов бактерий.

9. **Жгутики** – орган движения, не покрыты цитоплазматической мембраной.

10. У сине-зеленых водорослей имеются **пигменты** – хлорофилл, фикоцианин. Расположены на внутренних мембранах.

Бактерии размножаются *делением надвое*. Закладывается поперечная перегородка (растет снаружи – внутрь), затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными в нити, цепочки, пакеты и т. д.

Характерно **спорообразование** – отшнуровка части цитоплазмы, в которой остается хромосома, затем эта часть покрывается клеточной стенкой.

Лекция № 3

Тема лекции: Основы цитологии. Эукариоты. Мембранные компоненты.

План лекции:

1. Строение эукариотической клетки
2. Цитоплазматическая мембрана
3. Мембранные компоненты клетки

1. Строение эукариотической клетки

Эукариотическая клетка имеет сложное строение. Бывают *одноклеточные* эукариоты (микроскопические грибы, простейшие) и *многоклеточные*. Последние могут состоять из нескольких клеток (круглые гельминты) и из миллиардов (млекопитающие). Организм человека состоит из 10^{13} клеток, слона – $6,5 \cdot 10^{14}$.

Размер эукариотической клетки – 0,1 мкм ÷ 20 мкм (в среднем). Бывают очень крупные клетки (яйцеклетки), нервные клетки достигают в размере нескольких метров.

Основные структурные элементы клетки: цитоплазматическая мембрана (плазмалемма); цитоплазма (цитозоль – вязкая жидкость плюс мембранные и немембранные компоненты), а также ядро.

Мембранные компоненты клетки:

- цитоплазматическая мембрана;
- ядро;
- вакуолярная система (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли растительных клеток);
- митохондрии;
- пластиды.

Немембранные компоненты клетки:

- хромосомы;
- цитоскелет;
- клеточный центр и центриоли;

- специальные органеллы движения (реснички и жгутики);
- рибосомы;
- включения.

2. Цитоплазматическая мембрана

В ее основе – двойной слой липидов (толщина 6 нм), как правило, фосфолипидов. Они имеют полярную головку (остаток фосфорной кислоты) и неполярные хвосты (цепи жирных кислот). **Жидкостно-мозаичную модель мембраны** предложили в 1972 г. Николсон и Сингер.

В двойном слое липиды обращены хвостами друг к другу, а полярными головками – кнаружи, образуя гидрофильные поверхности. На поверхности лежат белковые молекулы и полисахариды (удерживаются за счет электростатического взаимодействия с полярными головками липидов). Суммарная толщина такой мембраны (вместе с белками) – 8–12 нм.

Белки бывают:

- *поверхностные*;
- *погруженные* (взаимодействуют с неполярными хвостами липидов);
- *пронизывающие* мембрану (собраны в кружок, образуют пору для транспорта веществ через мембрану).

Погруженные белки – это ферменты, расположенные в определенном порядке на мембране, как конвейер, по которому идут субстраты и продукты реакции. Поверхностные белки "удерживают" ферменты этого конвейера в определенном порядке («рельсы»).

Функции мембраны:

А. Барьерная – отграничение клеток от внешней среды и друг от друга.

Б. Транспортная.

Транспорт веществ через мембрану бывает 2-х видов:

- а) **пассивный**, т. е. без затрат энергии, по градиенту концентрации:
- *простая диффузия* (унипорт, симпорт, антипорт);

– *облегченная диффузия* – при наличии переносчика, например, **пермеазы** (белок, который захватывает сахара, аминокислоты, кальций, специфически связываясь с ними и изменяя свою конформацию, действуют как челнок);

б) **активный**, т. е. против градиента концентрации.

Пример: **Na-K-насос**, обеспечивающий перенос 3 ионов Na^+ из клетки и 2 ионов K^+ в клетку, при этом расходуется энергия (расщепляется АТФ). Представляет собой фермент – Na-K-зависимую АТФ-азу. Действует по принципу *перистальтического насоса*, т. е. происходит сжатие и расширение эластичной трубки.

Еще 2 вида транспорта:

– **эндоцитоз** (крупные частицы и жидкость перемещаются внутрь);

– **экзоцитоз** (крупные частицы и жидкость изнутри - в наружную среду).

Эндоцитоз бывает 2-х видов:

1. **Фагоцитоз** (греч. phagos – пожирать и cytos –местилище, клетка). Открыл И.И. Мечников, пищеварение у простейших, защитная функция у высших, лейкоциты и макрофаги.

2. **Пиноцитоз** – захват капелек жидкости.

Оба процесса сходны (выпячивание мембраны, образование вакуоли, связаны с затратой АТФ).

Экзоцитоз – выведение гормонов, белков, жировых капель и других продуктов клетки. Образуется пузырек, отграниченный мембраной, сливается с наружной мембраной, выход веществ наружу.

В. Рецепторная функция мембраны – узнавание различных веществ или структур посредством рецепторов, расположенных на поверхности клеток (гликопротеиды, белки). При взаимодействии рецептора со своим индуктором происходит запуск ответа клетки (открываются каналы, начинается синтез каких-то веществ и т. д.). У животных клеток на по-

верхности цитоплазматической мембраны – слой гликопротеинов (*гликокаликс*).

Г. **Функция межклеточных контактов** у многоклеточных организмов.

При контакте клеток друг с другом их цитоплазматические мембраны вступают во взаимодействие. При этом образуются особые объединяющие структуры – *межклеточные соединения*. Межклеточные соединения подразделяются на *простые и сложные*. В **простых соединениях** плазмалеммы соседних клеток формируют выросты наподобие зубцов, так что зубец одной клетки внедряется между двумя зубцами другой (*зубчатое соединение*) или переплетающихся между собой интердигитаций (*пальцевидное соединение*). Между плазмалеммами соседних клеток всегда сохраняется межклеточная щель шириной 15–20 нм.

Сложные соединения имеют более сложное строение, в их состав входят различные пластинки, белковые нити и т. д. К ним, например, относятся проводящие контакты **синапсы** (функция передачи нервного импульса).

Д. **Каркасная функция у растений**

Снаружи от цитоплазматической мембраны – клеточная стенка из целлюлозы (полимер глюкозы), имеются каналы ("**плазмодесмы**") для транспорта веществ между клетками. Это трубочки, нити цитоплазмы, ограниченные цитоплазматической мембраной, соединяющие соседние клетки (точнее, их протопласты).

3. Мембранные компоненты клетки

– Собственно **цитоплазматическая мембрана**.

– **Ядро**, самая крупная органелла, 0,1–10 мкм. Внутри **кариоплазма**, в ней – хромосомы (комплекс ДНК с основными белками – гистонами). Наружная и внутренняя мембраны ядра, каждая толщиной 8 нм, щель ~ 30 нм. Ядерные поры – диаметр 70 нм, число непостоянно, до 10^6 .

Через поры выходят субъединицы рибосом, и-РНК и т-РНК, входят белки из цитоплазмы.

– **Ядрышко**, диаметр ~ 1 мкм – место сборки рибосом. Рибосомальная РНК синтезируется в ядре, а рибосомальные белки – в цитоплазме, в ядрышке они соединяются и транспортируются через поры в цитоплазму.

– **Вакуолярная система**.

а) **Эндоплазматическая сеть** – ЭПС (ретикулум) – структурно-функциональное образование, осуществляющее обмен и перемещение веществ внутри клетки, синтез биомолекул. Это система полостей и каналов, контактирующих со всеми органеллами клетки («метро» клетки). Бывает *шероховатая ЭПС* (синтез белка) – непосредственно контактирует с ядерной мембраной; рибосомы, выходя из ядра, прикрепляются к наружной поверхности этих мембран. Синтезированные белки проходят внутрь ЭПС и по каналам и полостям доставляются в разные места. Имеется также *гладкая ЭПС* (синтез и расщепление углеводов и жиров, на этих мембранах расположены соответствующие ферменты).

б) **Аппарат Гольджи** – структурно-функциональное образование в виде стопки плотно упакованных, окруженных мембранами полостей, в которых происходит накопление, расщепление (процессинг), модификация (маркирование) макромолекул и их выведение из клетки. В животных клетках там «обрабатываются» белки, а в растительных есть еще одна важная функция – синтез компонентов клеточной стенки.

Функции аппарата Гольджи: накопление белков, их процессинг (частичное расщепление), например, пищеварительных ферментов, гормонов (проинсулин → инсулин), их модификация (глюкозилирование, сульфатирование, фосфорилирование и др.), упаковка их в гранулы, формирование цитоплазматической мембраны, образование лизосом и пероксисом, транспорт белков внутри клетки и выведение их наружу – в пузырьках диаметром 50 нм. Открыт итальянским учёным **Гольджи** в 1898 г. в нерв-

ных клетках. Структурно-функциональная единица аппарата Гольджи – **диктиосома**, в клетке от 1 до 20.

Особая функция у аппарата Гольджи в клетках желез внутренней секреции – там производятся гормоны, маркируются полисахаридами и выводятся в кровь.

в) **Лизосомы**, диаметр 0,5 мкм,— пузырьки, содержащие гидролитические ферменты, расщепляющие нуклеиновые кислоты, белки, липиды, углеводы с целью уничтожения "отработанных", старых биомолекул и частей клетки, органов. Слияние фагосомы и лизосомы происходит при фагоцитозе.

г) **Пероксисомы** – мембранные пузырьки диаметром 0,2–0,5 мкм; содержат ферменты (пероксидазу, каталазу, оксидазу), которые нейтрализуют токсические вещества: перекисные соединения, этанол и др.

д) **Вакуоли** – пузырьки, содержащие воду и растворенные в ней вещества.

У животных они временные, занимают $\leq 5\%$ объема. У растительных клеток они являются резервуарами воды для поддержания тургора и для фотосинтеза, занимают до 90 % объема.

– **Митохондрии** – "энергетические станции" клетки. Это палочковидные, шаровидные или нитевидные органеллы длиной 7 мкм, диаметром 1 мкм. В 1 клетке от 50 до 5 тыс. митохондрий. Наружная и внутренняя мембраны толщиной около 8 нм каждая, между ними пространство шириной 10–20 нм. В митохондриях почти как при физическом горении "сгорают" питательные вещества (глюкоза) с образованием H_2O и CO_2 и выделением энергии (из 1 молекулы глюкозы \rightarrow 38 молекул АТФ). В них питательные вещества (глюкоза) окисляются, а высвобождаемая энергия запасается с образованием АТФ (макроэрг). Их больше в тем клетках, где сильны энергетические затраты, например, в мышечных клетках.

Внутренняя мембрана имеет выпячивания – **кристы** (гребни). Расстояния между мембранами в кристе 10–20 нм. У простейших, однокле-

точных водорослей, некоторых растительных и животных клеток вместо плоских гребней кристы имеют вид трубочек диаметром 50 нм. Это так называемые **трубчатые кристы**.

Внутреннее пространство митохондрий заполнено **матриксом**. Он более плотный, чем цитозоль, в нем содержатся ДНК, РНК, а также собственные рибосомы, на которых идет синтез белков.

На внутренней мембране крист со стороны матрикса имеются мелкие грибовидные образования – **АТФ-сомы**, до 400 на 1 мкм; их функция – синтез АТФ, т. е. это – комплексы ферментов.

– **Пластиды** – есть только в растительных клетках. В зависимости от окраски делятся на:

– **лейкопласты** – в неосвещенных частях растения, например, в клубнях картофеля в них – зерна крахмала;

– **хромoplastы** – цветные (красные, желтые, оранжевые), не зеленые. В цветах, листьях, стеблях, плодах; обеспечивают привлекательную для насекомых и др. животных окраску, что имеет значение для опыления цветов и распространения семян;

– **хлоропласты** – зеленые пластиды. Основная функция – фотосинтез.

Фотосинтез – синтез органических соединений в зеленых растениях из воды и CO_2 с использованием солнечной энергии, поглощаемой хлорофиллом. Сначала образуются макроэрги: АТФ и НАДФ·Н (световые реакции), а затем в темновых реакциях с использованием макроэргов образуется глюкоза, затем крахмал, т. е. запасается энергия, образуется органическое соединение, выделяется кислород.

Лейкопласты могут переходить в хлоропласты (клубни картофеля зеленеют). Хлоропласты могут превращаться в хромопласты (осенняя окраска листьев).

Хлоропласты имеют размер 5–10 мкм, напоминают двояковыпуклую линзу. Наружная мембрана гладкая, внутренняя мембрана складчатая. Между складками – пузырьки – **тилакоиды**, уложенные в стопку – **грану**.

В каждом хлоропласте ~ 50 гран, расположенных в шахматном порядке (чтобы достичь лучшей освещенности). В мембраны тилакоидов встроены пигмент хлорофилл, улавливающий солнечный свет, и ферменты, синтезирующие АТФ. В матриксе содержатся ферменты, синтезирующие органические соединения с использованием энергии АТФ. В клетке высших растений около 40 хлоропластов. Имеют собственные кольцевые двунитевые ДНК и рибосомы. Как и митохондрии, способны к самостоятельному размножению, что делает их похожими на бактерии.

Есть гипотеза симбиотического происхождения эукариотической клетки: предки митохондрий, пластид и самой клетки были когда-то самостоятельными микроорганизмами и объединились в виде симбионта (взаимопользная кооперация). Это - гипотеза **эндосимбиоза**.

Лекция № 4

Тема лекции: Основы цитологии. Эукариоты. Немембранные компоненты.

План лекции:

1. Немембранные компоненты клетки
2. Основные различия между прокариотами и эукариотами, растительными и животными клетками

1. Немембранные компоненты клетки

К ним относятся: хромосомы; цитоскелет; клеточный центр; органеллы движения; рибосомы; включения.

Хромосомы

Хромосомы – нуклеопротеиновые тела, в которых хранится, передается по наследству и реализуется наследственная информация. ДНК в составе каждой хромосомы представляет собой линейную двунитевую молекулу. Кроме того, в состав хромосом входят белки (гистоны и негистоновые белки), РНК, липиды, двухвалентные ионы металлов. Выделяют 4 типа хромосом в зависимости от положения *центромеры* и относительной длины плеч:

- 1) *метацентрические* (равноплечие);
- 2) *субметацентрические* (умеренно неравноплечие);
- 3) *acroцентрические* (сильно неравноплечие);

4) *телоцентрические* (с одним плечом). Хромосомы в виде отдельных тел хорошо видны лишь во время митоза или мейоза. В промежутке между клеточными делениями, т. е. в *интерфазе*, хромосомы выявляются в ядре в виде *окрашенных глыбок хроматина* – это окрашенное с помощью специальных красителей наследственное вещество ядра.

Хромосома представляет собой сильно скрученную, многократно сложенную нить. В вытянутом виде длина 1 хромосомы около 1 см, а длина компактной (метафазной) хромосомы ~ 1 мкм, т. е. степень компактизации составляет 10^4 .

Цитоскелет:

– ***Микрофиламенты*** – нити диаметром 6 нм, состоят из глобул (шариков) белка *актина*, а также нитевидных белков *тропомиозина* и *тропоина*. Соединяются в присутствии АТФ в длинные цепи, полярные – т. е. они удлиняются только с одного конца и укорачиваются с другого при отщеплении молекул актина. Образуют развитую сеть нитей в цитоплазме, которые, сокращаясь, обеспечивают движение самой клетки, изменение ее формы, перемещение органелл внутри клетки.

– ***Микротрубочки*** – полый белковый цилиндр диаметром 25 нм. Полярны, сокращаются, состоят из глобулярных белков (тубулин).

– ***Клеточный центр*** – центр организованной системы микротрубочек цитоскелета, в котором сходятся все микротрубочки. В клеточном центре находится пара расположенных под прямым углом друг к другу *центриолей* – это цилиндр длиной 0,3 мкм и диаметром 0,1 мкм, содержит по 9 триплетов микротрубочек (**9x3**). У клеток высших растений *центриолей нет*. Перед делением клетки центриоли расходятся к полюсам. От них протягиваются почти параллельно друг другу микротрубочки (это веретено деления, которое, сокращаясь, обеспечивает распределение дочерних хромосом между клетками).

Специальные органеллы движения:

– ***реснички и жгутики***; диаметр 0,25 мкм; выступают из клетки, окружены мембраной; обеспечивают передвижение самой клетки либо продвигают вдоль клетки окружающую их жидкость. По осевой линии ресничек и жгутиков имеется пучок параллельно расположенных *микротрубочек*. Внутри реснички или жгутика микротрубочки расположены по схеме (**9x2**)+**2x1**, т. е. 9 двойных по окружности цилиндра, а в центре – 2 одинарных. Эти дублеты скользят друг относительно друга, что обеспечивает волнообразные движения жгутиков и ресничек. Они "заякорены" в цитоплазме **базальными тельцами** – это короткие цилиндры из 9-ти троек

микротрубочек по периферии, в центре находится *центральный цилиндр*. Являются непосредственным продолжением ресничек и жгутиков.

-Жгутики более длинные (у сперматозоида жгутик ~ 100 мкм). Реснички – короче ~ в 10 раз, например, у яйцеклетки, у эпителиальных клеток бронхов, они движут слизь (до 10^9 на 1 см^2).

-Рибосомы – сферические структуры диаметром 20 нм. Функция – синтез белка. У бактерий и эукариот различаются по строению. Состоят из двух субъединиц – большой и малой. Обозначаются с помощью коэффициента седиментации – единица Сведберга (S) для оценки размера частиц при центрифугировании по скорости их осаждения.

У бактерий рибосома состоит из субъединиц:

50 S – включает 34 молекулы белка (разных) и 2 молекулы рибосомальной РНК 23 S и 5 S;

30 S – содержит 21 белок и 1 молекулу 16 S рибосомальной РНК.

В совокупности их коэффициент седиментации составляет 70 S. Образуют комплексы – **полирибосомы**. Ползут по нити и-РНК. У эукариот рибосома 80 S, состоит из субъединиц 60 S и 40 S. Рибосомы митохондрий и хлоропластов подобны бактериальным, т. е. 70 S.

– **Включения** – непостоянные образования в цитоплазме, реже – в ядре. Содержат продукты клеточного метаболизма в виде:

– *гранул* – полисахариды (гликоген у животных, крахмал у растений);

– *капель* – липиды (в жировых клетках животных, в семенах растений);

– *кристаллов* – эфиры, белки, минеральные соли, пигменты (гемоглобин, ретинин в сетчатке глаза и т. д.).

2. Основные различия между прокариотами и эукариотами, растительными и животными клетками

Таблица 2

Основные различия между прокариотами и эукариотами

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Размер клеток	1–10 мкм	10–100 мкм
Вид метаболизма	Анаэробный или аэробный	Аэробный
ДНК	Кольцевая в цитоплазме	Не кольцевая, очень длинная, окружена ядерной оболочкой
Синтез РНК и белка	И то, и другое – в цитоплазме	Синтез и процессинг РНК – в ядре, белка – в цитоплазме
Органеллы	Нет или мало	Многочисленны и разнообразны
Цитоскелет	Нет	Есть
Эндо- и экзоцитоз	Нет	Есть
Митохондрии	Нет	Есть
Эндоплазматическая сеть	Нет	Есть
Комплекс Гольджи	Нет	Есть
Рибосомы	Есть: 70S	Есть: 70S в митохондриях, 80S в цитоплазме
Лизосомы	Нет	Есть
Внутриклеточное переваривание	Нет	Есть
Деление клеток	Бинарное	Митоз (у половых клеток - мейоз)

Основные различия между растительными и животными клетками

Растения	Животные
Оболочка клетки плотная, толстая, состоит из целлюлозы.	Плотной клеточной оболочки нет, есть лишь клеточная мембрана.
Запасные углеводы преимущественно в виде полисахарида – крахмала.	Запасный полисахарид – гликоген.
В клетках значительные по объему вакуоли, заполненные клеточным соком.	Клеточный сок отсутствует. У простейших имеются лишь более мелкие вакуоли, выполняющие пищеварительные и выделительные функции.
Цитоплазма часто содержит включения в виде кристаллов минеральных солей.	Минеральные соли в цитоплазме, как правило, растворены.
Большинство растений содержит в клетках зеленые пластиды – хлоропласты, благодаря которым осуществляется автотрофное питание.	Пластиды отсутствуют, питание гетеротрофное.
У высших растений ресничек и жгутиков нет.	Реснички и жгутики есть.
У высших растений центриолей нет.	Центриоли есть.
Пища поступает осмотическим путем: пищеварительные органы отсутствуют.	Пища захватывается активно и в большинстве случаев поступает через рот в пищеварительную полость.
Реакции на внешнее раздражение в виде тропизмов и настий.	Реакция на раздражение в виде таксиса (при отсутствии нервной системы) или рефлекса (при наличии нервной системы).
Способность к активным движениям отсутствует; большинство растений ведет прикрепленный образ жизни.	Как правило, обладают способностью к активным движениям; большей частью не прикреплены к определенному субстрату; если прикреплены, то это - вторичное явление.

Лекция № 5

Тема лекции: Бесполое размножение. Митоз.

План лекции:

1. Способы и формы размножения.
2. Формы бесполого размножения.
3. Клеточный и митотический циклы.
4. Митоз как механизм клеточного деления у эукариот.
5. Биологическое значение митоза. Амитоз, эндомитоз, политения.

1. Способы и формы размножения

Основная *биологическая роль* размножения – сохранение *во времени* биологических видов и жизни как таковой, обеспечение *смены поколений*, поскольку жизнь одной особи заведомо *короче* продолжительности существования вида. Значение размножения состоит также в увеличении числа особей, поддержании достаточного уровня внутривидовой изменчивости.

Известны 2 способа размножения: **бесполое** и **половое**. Их сравнительная характеристика дана в таблице.

Таблица 4

Сравнительная характеристика бесполого и полового размножения

Пункт сравнения	Способ размножения	
	Бесполое	Половое
1. Исходный клеточный материал для развития потомка	Многоклеточные: одна или несколько соматических клеток родителя. Одноклеточные: организм родителя.	Специализированные половые клетки (гаметы) обоих (как правило) родителей.
2. Родители	Одна особь	Обычно две особи
3. Потомки	Генетические точные копии родителя (клоны)	Генетически отличны от обоих родителей
4. Механизм деления клеток	Митоз	Мейоз

Пункт сравнения	Способ размножения	
	Бесполое	Половое
1. Исходный клеточный материал для развития потомка	Многоклеточные: одна или несколько соматических клеток родителя. Одноклеточные: организм родителя.	Специализированные половые клетки (гаметы) обоих (как пра-вило) родителей.
2. Родители	Одна особь	Обычно две особи
3. Потомки	Генетические точные копии родителя (клоны)	Генетически отличны от обоих родителей
4. Механизм деления клеток	Митоз	Мейоз
5. Эволюционное значение	Способствует выживанию в маломменяющихся условиях среды	Обеспечивает возможность выживания в нестабильных условиях; за счет генетического разнообразия создает предпосылки к освоению новых сред обитания .

2. Формы бесполого размножения

Они представлены в схеме 1.

Схема 1- Формы бесполого размножения



В основном, бесполое размножение наблюдается у растений и одноклеточных животных. Оно встречается также у многоклеточных животных, но преимущественно у тех, которые имеют низкий уровень организации, например, у многих паразитов человека.

У некоторых млекопитающих (броненосец, человек) наблюдается *полиэмбриония* – бесполое размножение зародыша, возникшего *половым* путем. На стадии бластулы клеточный материал делится на 4–8 частей (у броненосца) или 2 части (у человека), из которых развиваются полноценные особи.

3. Клеточный и митотический циклы

Клеточный цикл – это период жизнедеятельности клетки от момента ее образования до гибели или образования дочерних клеток.

Митотический цикл – это период жизнедеятельности клетки от деления до деления. Разные клетки обладают неодинаковой митотической активностью, поэтому *в зависимости от митотической активности* различают *стабильные, растущие и обновляющиеся* ткани.

В *стабильных тканях* клетки не делятся, а количество клеточной ДНК постоянно. Например, клетки центральной и периферической *нервной системы* не делятся. Ранее считали, что не восстанавливается численность мышечных клеток сердца – *кардиомиоцитов*. Однако в 1988 г. *П. П. Румянцев* доказал, что кардиомиоциты могут делиться и обеспечивать регенерацию миокарда.

Растущие ткани – это ткани, в которых клетки существуют в течение всей жизни организма, но среди них имеются такие, которые делятся посредством митоза. В результате этого *по мере взросления* происходит *увеличение размеров органов*. Примером растущих тканей являются ткани почек, печени, желез внутренней секреции, скелетная и сердечная мускулатура. У *взрослых* организмов растущие популяции используются для *регенерации* поврежденных органов.

Во многих клетках *обновляющихся тканей* происходит митоз, в результате чего погибающие клетки заменяются вновь образующимися. К обновляющимся тканям относятся слизистые желудочно-кишечного тракта, эпидермис, костный мозг, семенники и т. д. Эпителиальные клетки, покрывающие дыхательный, пищеварительный и мочеполовой тракты, замещаются в течение нескольких дней.

Митотический цикл включает *интерфазу* и *митоз*.

Интерфаза – это период функционирования и подготовки клетки к делению. Она подразделяется на три периода:

G_1 – пресинтетический (постмитотический),

S – синтетический,

G_2 – постсинтетический (премитотический).

Обозначения: **G** – от английского *gap* – промежуток,

S – от греческого *synthesis* – набор, комплект, синтез.

Содержание генетической информации в клетке обозначают следующими символами:

n – количество наборов хромосом,

xp – число хроматид в одной хромосоме,

c – количество одинарных нитей ДНК в одной хромосоме.

Образовавшаяся после митоза клетка содержит диплоидный набор хромосом, каждая хромосома имеет одну хроматиду, количество нитей ДНК в хромосоме равно 2; общая формула: $2n1xp2c$. Такая клетка вступает в *пресинтетический* период (G_1) интерфазы, продолжительность которого колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев и даже лет. В этот период клетка выполняет свои функции, увеличивается в размерах, в ней идет синтез РНК, белков (в том числе ферментов), накапливается энергия в виде АТФ, увеличивается количество рибосом, т. е. *идет подготовка к репликации ДНК*.

В *синтетический* период (S) происходит репликация молекул ДНК, и ее содержание в клетке удваивается, т. е. каждая хроматида достраивает себе

подобную, и формула содержания генетической информации к концу этого периода приобретает вид: $2n2xp4c$. Одновременно клетка продолжает выполнять свои функции. Продолжительность этого периода 6–12 часов.

Репликация начинается от середины каждого плеча, от участка, называемого *сайтом инициации репликации*. Репликация идет в *обоих направлениях*, т. е. к теломере и центромере, однако *центромерная область не удваивается*.

В каждой хромосоме во время S-периода образуются группы *репликационных «вилок»* (20–80), которые возникают одновременно у всех хромосом. При этом «вилки» расположены парами, которые движутся в противоположных направлениях до тех пор, пока не встретят соседнюю «вилку», так что образуются две дочерние спирали.

В цитоплазме в течение S-периода удваивается каждая из *центриолей* клеточного центра. *Материнская* центриоль строит свою новую *дочернюю*. Центриоль, бывшая до этого *дочерней*, тоже строит свою пару, так что сама становится *материнской*. Из этих четырех центриолей лишь исходная материнская участвует в сборке микротрубочек.

В *постсинтетический* период (G_2) совершаются синтезы, необходимые для обеспечения *непосредственно* процесса деления. Количество ДНК и центриолей в клетке уже удвоено. Обе материнские центриоли окутаны фибриллярным *галом* и осуществляют *сборку микротрубочек*. В этом периоде усиливается формирование *лизосом*, делятся *митохондрии* и синтезируются новые *белки*, абсолютно необходимые для осуществления митоза. К концу интерфазы хроматин конденсирован, ядрышко хорошо видно, ядерная оболочка не нарушена, органеллы не изменены. Фаза G_2 продолжается до 6 часов. Содержание генетической информации не изменяется – ($2n2xp4c$). Клетка вступает в митоз.

На протяжении каждого из периодов интерфазы имеются так называемые *критические (регуляторные) точки*. При прохождении критической точки под действием определенных *цитокинов* митотический цикл

может прерваться, и клетка выходит в *резервный пул* G_0 . В ядре после этого начинается синтез РНК, и клетка приобретает *специфическую функцию*. Она может выполнять ее до естественной гибели, но может и прекратить ее, вернуться к точке прерванного цикла и продолжить деление. Это явление характерно для *растущих* тканей.

4. Митоз как механизм клеточного деления у эукариот

Митоз – это основной способ деления соматических клеток эукариот, при котором каждая из двух дочерних клеток получает генетический материал, идентичный генетическому материалу родительской клетки.

Митос – по-гречески *нить*.

Главными *причинами* начала митоза являются:

- 1) *уменьшение ядерно-цитоплазматического отношения* (от 1/6–1/8 до 1/69–1/89);
- 2) «*митогенетические лучи*» – делящиеся клетки стимулируют к митозу расположенные рядом клетки;
- 3) «*раневые гормоны*» – поврежденные клетки выделяют особые вещества, способствующие митозу неповрежденных клеток.

Процесс митоза подразделяют на **5 стадий**, которые называются:

- 1) профаза, 2) метафаза, 3) анафаза и 4) телофаза, а также 5) цитокинез.

1. В течение *профазы* основные события происходят *в ядре*. Начинается *спирализация хромосом*, которая, естественно, захватывает и области ядрышковых организаторов, так что *ядрышко* в результате *распадается*. Хроматин конденсируется, в результате чего в ядре образуется плотный *клубок*. К концу профазы этот клубок *разрыхляется* (*рыхлый клубок*), становятся видными индивидуальные *хромосомы*, каждая из которых состоит из двух *хроматид*, лежащих параллельно друг другу и связанных между собой в области *центромеры*. В цитоплазме активизируется образование *лизосом*. *Центриоли* попарно расходятся к противоположным концам

клетки, которые теперь называют *полюсами*. Одновременно на сателлитах центриолей идет интенсивная сборка *микротрубочек*. В завершение профазы *лизосомы растворяют ядерную оболочку*, так что спирализованные хромосомы оказываются в цитоплазме.

2. События *метафазы* начинаются в цитоплазме. На каждой центромере выявляется скопление специальных белков – *кинетохор* (от греч. *kineo* – подвижный и *choreo* – иду вперед).

Сборка микротрубочек на материнских центриолях продолжается, возникает *веретено* деления. В его составе различают *три группы* микротрубочек. Многие нити расходятся от центриолей (как от полюсов) во все стороны, это – *астральная лучистость*. Другая их часть направлена к экватору клетки – это так называемые *полярные микротрубочки*. У экватора полярные микротрубочки, связанные с разными полюсами, *перекрывают друг друга*. Кроме астральных и полярных микротрубочек от полюсов отходят *кинетохорные* – те, которые в области экватора прикрепляются к кинетохорам хромосом. В клетках человека каждый кинетохор связан с 20–40 микротрубочками.

Далее хромосомы перемещаются и располагаются в экваториальной плоскости клетки. Образуется фигура, называемая *материнской*, или *метафазной звездой*. При этом каждый кинетохор одной хромосомы обращен к одному из полюсов клетки. Содержание генетической информации при этом не изменяется: **2n2хр4с**.

3. В начале *анафазы* происходит *быстрая репликация ДНК* в области центромеры, в результате чего сестринские хроматиды становятся самостоятельными.

Микротрубочки начинают *укорачиваться*: у кинетохоров происходит их разборка. В результате этого хроматиды с одинаковой скоростью (около 1 мкм в минуту) направляются к полюсам клетки. *Сами центриоли удаляются друг от друга в сторону полюсов клетки. Образуется две дочерних звезды.*

На хромосомы действуют две силы: *тянущие*, возникающие вследствие деполимеризации кинетохорных трубочек, и *расталкивающие* – в связи с полимеризацией тубулина на концах *полярных микротрубочек* вблизи экватора. При этом по мере расхождения хромосом веретено удлиняется, а степень перекрывания друг друга непрерывных трубочек уменьшается. Содержание генетической информации становится: $2(2n1xp2c)$.

4. В *телофазе* разделившиеся группы хромосом подходят к полюсам, теряют микротрубочки, разрыхляются, деконденсируются и начинают транскрибировать РНК. Из вновь синтезированных фрагментов мембраны образуется *ядерная оболочка*, в ядре появляются *ядрышки*.

Митоз заканчивается *цитокинезом* – делением цитоплазмы материнской клетки. У *растительных клеток* перегородка образуется фрагментами *от центра - кнаружи*, у *животных* – происходит *перешнуровка* мембраны. В области экватора клетки образуется *борозда деления* (впячивание мембраны), под ней расположено кольцо из актиновых и миозиновых нитей, которое сокращается. В конечном итоге образуются две дочерние клетки, каждая из которых имеет $2n$ хромосом, 1 хроматиду в хромосоме, состоящую из 2^x нитей ДНК ($2n1xp2c$).

5. Биологическое значение митоза. Амитоз, эндомиоз, политения

Биологическое значение митоза заключается в точном распределении генетической информации между дочерними клетками и в поддержании постоянства числа хромосом и, в целом, – кариотипа.

Митоз – не единственный способ деления клеток. Эукариотические клетки могут делиться и *прямым делением* – *амитозом*. *Амитоз* – прямое деление клеток и (или) ядер, характерное для регенерирующих тканей, или опухолей. При этом не происходит конденсация хромосом и не образуется веретено деления. Типичный амитоз начинается с образования перетяжки ядра, затем цитоплазмы и разделения их на две неравные части. Бывает, что делится только ядро, а цитоплазма не делится; тогда образуются *мно-*

гоядерные клетки. В последнее время установлено, что при амитозе возможно равномерное распределение генетического материала между дочерними клетками, хотя механизм его не вполне ясен.

Разновидностью митоза является *эндомитоз*. При *эндомитозе* происходит удвоение числа хромосом *без деления ядра*, что приводит к образованию полиплоидных клеток. Т. е. **при эндомитозе** митоз блокируется на стадии анафазы.

При *политении* наблюдается многократное удвоение хроматид без их конденсации, при этом они не расходятся, и в результате образуются *политенные* (многонитчатые, гигантские) хромосомы, например, в слюнных железах мухи дрозофилы или клетках печени человека (количество удвоений = 2^n , где $n \leq 9$, т. е. до 1052 нитей в 1 хромосоме). При политении клетка как бы не может выйти из S – периода интерфазы.

Впервые гигантские хромосомы в клетках слюнных желез дрозофилы наблюдал и опубликовал эти данные Н.К. Кольцов.

Лекция № 6

Тема лекции: Половое размножение. Мейоз

План лекции:

1. Формы полового размножения.
2. Мейоз, его фазы и стадии.
3. Биологическое значение полового размножения и мейоза.
4. Место мейоза в жизненном цикле организмов.
5. Гаметогенез.

1. Формы полового размножения

В основе полового размножения лежит *половой процесс* - объединение наследственного материала *двух разных особей (родителей)* для развития потомка (при этом увеличения количества особей не происходит).

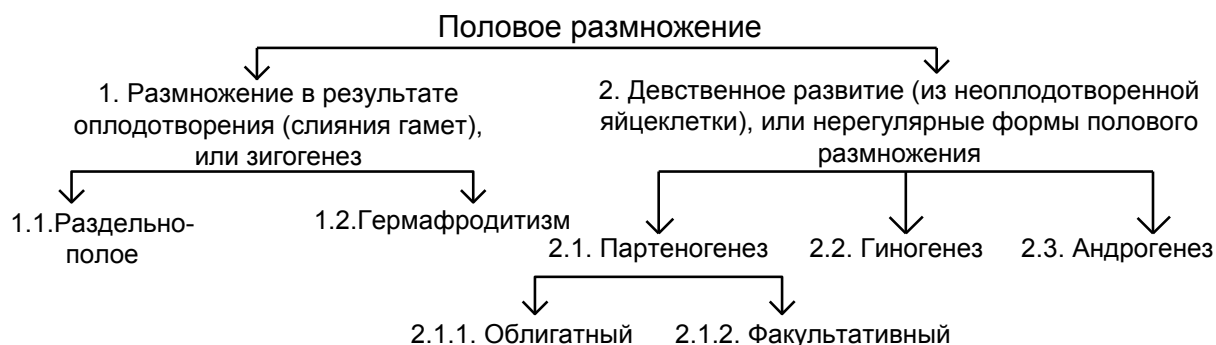
Пример: конъюгация у простейших – временное соединение двух особей с целью обмена (рекомбинации) наследственным материалом; впоследствии они размножаются *бесполом способом*.

Затем в процессе эволюции выработались *гаметы* – специализированные гаплоидные клетки для обеспечения генеративной функции. При слиянии двух гамет (*оплодотворении*) образуется *зигота* – дочерняя особь на самой ранней стадии развития.

Первоначально гаметы двух родителей не отличались друг от друга – явление *изогамии*. Затем появился *половой диморфизм* – наличие разницы в строении гамет, половых органов и самого тела у представителей родительской пары, которые получают названия *самки и самца*. На схеме представлены все известные формы полового размножения.

Гермафродитизм – наличие в одном организме и мужской, и женской половых желез, в которых образуются гаметы обоих типов. Это *истинный гермафродитизм*, который встречается у различных червей, в том числе у дождевого червя, и у человека (при *мозаицизме* по половым хромосомам: одни клетки имеют хромосомы XX, другие – XY).

Схема 2 – Формы полового размножения



Бывает также **ложный гермафродитизм** – наличие у одной особи наружных половых органов и вторичных половых признаков обоих полов при наличии половых желез только одного типа – мужского или женского.

Интересно отметить, что у истинных гермафродитов *самооплодотворение* встречается редко, это достигается несовпадением времени созревания яйцеклеток и сперматозоидов или особенностями строения наружных половых органов.

Существует также разновидность полового размножения, когда дочерний организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, это – **девственное развитие**, или **партеногенез** (от греч. *партенос* – девственница). Имеется несколько разновидностей девственного развития, которые в совокупности называются **нерегулярными формами полового размножения**.

При **партеногенезе** как таковом яйцеклетка начинает делиться без внешней стимуляции. При этом, как правило, образуются особи с диплоидными соматическими клетками. Восстановление диплоидного набора хромосом происходит обычно путем слияния яйцеклетки и редукционного тельца II порядка после второго деления мейоза.

Партеногенез бывает **облигатный** (обязательный), в частности, у кавказской скальной ящерицы, и **факультативный** (у пчел, муравьев, тлей, дафний). У пчел, например, женские особи (рабочие пчелы и матка) развиваются из оплодотворенных яиц (затем – разный тип питания), а из неоплодотворенных яиц развиваются **гаплоидные трутни**.

Дафнии летом размножаются партеногенетически (только самки), а осенью из яиц развиваются также и самцы; происходит наружное оплодотворение яиц (в воде), и образовавшаяся зигота зимует в водоеме. Весной из нее развивается самка.

Чередование *партеногенеза* с *зигогенезом* называется *гетерогонией*, или *вторичной сменой поколений*.

Партеногенез характерен для многих *паразитов*. Он обеспечивает рост численности особей в условиях, когда встреча партнеров противоположного пола затруднена.

Имеются указания на возможность *девственного развития у человека*. В яичниках девственниц, погибших при случайных обстоятельствах, находили зародыши на ранних этапах дробления. Однако завершение развития таких зародышей у людей невозможно, для этого необходимо наличие обоих геномов, мужского и женского.

Партеногенез также бывает *естественный* и *искусственный* (индуцированный), когда яйцеклетку стимулируют к делению различными физическими и химическими факторами.

Гиногенез (от греч. *gynos* – женщина, *genos* – род) – разновидность партеногенеза, при котором сперматозоид только активизирует яйцеклетку к делению, но его ядро не сливается с ядром яйцеклетки. При этом все потомки – женского пола. Бывает *естественный* – у серебряного карася, тритона и *искусственный* – у тутового шелкопряда, рыб, амфибий.

У серебряного карася все особи самки, их яйцеклетки стимулируются спермиями других видов рыб!

Андрогенез (от греч. *andros* – мужчина) – разновидность партеногенеза, при котором ядро яйцеклетки погибает, а ядро проникшего в нее сперматозоида (или два ядра после слияния) делится и дает особь с отцовскими признаками. Бывает *естественный* (у некоторых наездников) и *искусственный* (у тутового шелкопряда). Известны опыты *Бориса Львовича Астаурова* (1904–1974) по выведению линий тутового шелкопряда с ис-

ключительно отцовскими признаками (путем нагревания только что оплодотворенной яйцеклетки).

2. Мейоз, его фазы и стадии

Мейоз (от греч. *мейозис* – уменьшение) – это особый тип деления эукариотических клеток, при котором после однократного удвоения ДНК клетка **делится дважды**, и из одной диплоидной клетки образуются 4 гаплоидные. Состоит из 2-х последовательных делений (обозначаются I и II); каждое из них, подобно митозу, включает 4 фазы (профазу, метафазу, анафазу, телофазу) и цитокинез.

Фазы мейоза:

Профаза I, она сложная, делится на 5 стадий:

1. **Лептонема** (от греч. *leptos* – тонкий, *нема* – нить) – хромосомы спирализуются и становятся видны как тонкие нити. Каждая гомологичная хромосома уже реплицирована на 99,9 % и состоит из двух сестринских хроматид, связанных между собой в районе центромеры. Содержание генетического материала – **2n 2хр 4с**. Хромосомы с помощью белковых скоплений (**прикрепительных дисков**) закреплены обоими концами на внутренней мембране ядерной оболочки. Ядерная оболочка сохраняется, ядрышко видно.

2. **Зигонема** (от греч. *zygon* – парный) – гомологичные диплоидные хромосомы устремляются друг к другу и соединяются сначала в области центромеры, а затем – по всей длине (**конъюгация**). Образуются **биваленты** (от лат. *bi* – двойной, *valens* – сильный), или **тетрады** хроматид. Число бивалентов соответствует гаплоидному набору хромосом, содержание генетического материала можно записать как **1n 4хр 8с**. Каждая хромосома в одном биваленте происходит либо от отца, либо от матери. **Половые хромосомы** располагаются около внутренней ядерной мембраны. Эта область называется **половым пузырьком**.

Между гомологичными хромосомами в каждом биваленте образуются специализированные **синаптонемальные комплексы** (от греч. *synapsis*

– связь, соединение), которые представляют собой белковые структуры. При большом увеличении в комплексе видны две параллельные белковые нити толщиной 10 нм каждая, соединенные тонкими поперечными полосами размерами около 7 нм, по обе стороны от них лежат хромосомы в виде множества петель.

В центре комплекса проходит *осевой элемент* толщиной 20–40 нм. Синаптонемальный комплекс сравнивают с *веревочной лестницей*, стороны которой образованы гомологичными хромосомами. Более точное сравнение – *застежка типа «молния»*.

К концу зигонемы каждая пара гомологичных хромосом связана между собой с помощью синаптонемальных комплексов. Лишь половые хромосомы X и Y конъюгируют не полностью, т. к. они неполностью гомологичны.

3. В *пахинеме* (от греч. *пахус* – толстый) биваленты укорачиваются и утолщаются. Между хроматидами материнского и отцовского происхождения в нескольких местах возникают соединения – *хиазмы* (от греч. *chiazma* – перекрест). В области каждой хиазмы формируется комплекс белков, участвующих в *рекомбинации* ($d \sim 90$ нм), и происходит обмен соответствующих участков гомологичных хромосом – от отцовской к материнской и наоборот. Этот процесс называют *кроссинговером* (от англ. *crossing-over* – перекресток). В каждом биваленте человека, например, кроссинговер происходит в двух – трех участках.

4. В *диплонеме* (от греч. *diploos* – двойной) синаптонемальные комплексы распадаются, и гомологичные хромосомы каждого бивалента *отдвигаются друг от друга*, но связь между ними сохраняется в зонах хиазм.

5. *Диакинез* (от греч. *diakinein* – проходить через). В диакинезе завершается конденсация хромосом, они отделяются от ядерной оболочки, но гомологичные хромосомы продолжают еще оставаться связанными между собой концевыми участками, а сестринские хроматиды каждой хромосомы – центромерами. Биваленты приобретают причудливую форму

колец, крестов, восьмерок и т. д. В это время разрушаются ядерная оболочка и ядрышки. Реплицированные центриоли направляются к полюсам, к центромерам хромосом прикрепляются нити веретена деления.

В целом профазы мейоза очень длительны. При развитии спермиев она может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток – в течение многих лет.

Метафаза I напоминает аналогичную стадию митоза. Хромосомы устанавливаются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. В отличие от митоза, микротрубочки веретена прикрепляются к центромере каждой хромосомы лишь с одной стороны (со стороны полюса), а центромеры гомологичных хромосом расположены по обеим сторонам экватора. Связь между хромосомами с помощью хиазм продолжает сохраняться.

В **анафазе I** хиазмы распадаются, гомологичные хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам. *Центромеры* этих хромосом, однако, в отличие от анафазы митоза, *не реплицируются*, а значит, сестринские хроматиды не расходятся. Расхождение хромосом носит *случайный характер*. Содержание генетической информации становится **$1n\ 2xp\ 4c$** у каждого полюса клетки, а в целом в клетке – **$2(1n\ 2xp\ 4c)$** .

В **телофазе I**, как и при митозе, формируются ядерные оболочки и ядрышки, образуется и углубляется *борозда деления*. Затем происходит **цитокинез**. В отличие от митоза, деспирализации хромосом не происходит.

В результате мейоза I образуются 2 дочерние клетки, содержащие гаплоидный набор хромосом; при этом каждая хромосома имеет 2 генетически отличные (рекомбинантные) хроматиды: **$1n\ 2xp\ 4c$** . Следовательно, в результате мейоза I происходит **редукция** (уменьшение вдвое) числа хромосом, откуда и название первого деления – **редукционное**.

После окончания мейоза I наступает короткий промежуток – *интеркинез*, в течение которого не происходит репликации ДНК и удвоения хроматид.

Профаза II недлительна, и конъюгации хромосом при этом не наступает.

В *метафазе II* хромосомы выстраиваются в плоскости экватора.

В *анафазе II* ДНК в области центромеры реплицируется, как это происходит и в анафазе митоза, хроматиды расходятся к полюсам.

После *телофазы II* и *цитокинеза II* образуются дочерние клетки с содержанием генетического материала в каждой – **1n 1xp 2c**. В целом, второе деление называется *эквационным* (уравнительным).

Итак, в результате двух последовательных делений мейоза образуются 4 клетки, каждая из которых несет гаплоидный набор хромосом.

3. Биологическое значение полового размножения и мейоза

Биологическое значение полового размножения состоит в том, что оно создает неограниченное *генетическое разнообразие* живых организмов, тем самым поставляется богатый исходный материал для естественного отбора и эволюции.

Биологическое значение мейоза состоит в следующем:

1) происходит *редукция числа хромосом* (необходима для последующего восстановления диплоидности клетки, т. е., в конечном счете, для обеспечения возможности объединения материнских и отцовских генов);

2) обеспечивается *генетическое разнообразие гамет* - за счет *случайного расхождения* гомологичных хромосом в дочерние клетки при первом мейотическом делении (количество типов гамет 2^n , где n – количество хромосом в гаплоидном наборе, например, для человека $2^{23}=8388608$) и за счет *кроссинговера*.

Первый механизм обеспечивает получение всех возможных комбинаций негомологичных хромосом как таковых, а *кроссинговер* обеспечива-

ет перекомбинацию отцовских и материнских генов (аллелей) «внутри» каждой хромосомы. При кроссинговере могут обмениваться разные по протяженности участки соседних хроматид; кроме того, в обмене могут участвовать не только 2, но и 3, и даже все 4 хроматиды бивалента. Таким образом, кроссинговер – весьма эффективный механизм перекомбинации наследственного материала.

Известен также кроссинговер у соматических клеток, но его частота в 10000 раз меньше, чем при мейозе.

4. Место мейоза в жизненном цикле организмов

Мейоз занимает разное по значению место в жизненном цикле разных организмов.

Так, у высших растений и животных большая часть жизненного цикла проходит в диплоидной фазе (*диплофаза*), и лишь перед образованием половых клеток (*гамет*) происходит мейоз. Это – *гаметический тип* мейоза (см. рисунок).

У грибов, простейших и некоторых водорослей мейоз происходит сразу после слияния гамет и образования *зиготы*, т. е. большую часть жизни организм проводит в *гаплоидной фазе (гаплофаза)*. Это – *зиготический тип* мейоза.

У некоторых организмов встречается *промежуточный тип* мейоза. При этом происходит чередование поколений, размножающихся бесполом и половым способом.

Первичное чередование поколений наблюдается у представителей споровиков, мхов и папоротников и отражает сохранение в их филогенезе как более древней (бесполой), так и более прогрессивной (половой) форм размножения. **Вторичное чередование поколений** заключается в переходе (возврате) на некоторых стадиях жизненного цикла к бесполому или партеногенетическому размножению животных, уже освоивших половое

размножение. Оно распространено у паразитических червей, членистоногих и др.

Таким образом, в жизненных циклах организмов, размножающихся половым способом, выделяются две фазы: *гаплоидная* и *диплоидная*. Относительная продолжительность этих фаз варьирует у представителей различных групп живых существ: у низкоорганизованных преобладает первая, у высокоорганизованных – вторая.

Удлинение диплофазы в ходе эволюции объясняется преимуществами диплоидного состояния перед гаплоидным. В диплоидном состоянии (благодаря гетерозиготности и рецессивности) «укрываются» от естественного отбора, сохраняются и накапливаются разнообразные варианты генов (аллели). Это ведет к образованию резерва наследственной изменчивости, от которого зависят эволюционные перспективы.

5. Гаметогенез

Гаметогенез – это процесс образования гамет (мужских и женских половых клеток). Разберем его генетические особенности на примере позвоночных животных.

Сперматогенез (образование сперматозоидов) протекает в семенных канальцах и несколько отличается от *овогенеза* (образования яйцеклеток). Наружный слой семенных канальцев представлен диплоидными **сперматогониями**, которые с наступлением полового созревания организма начинают интенсивно делиться митотически. Эта зона семенника называется *зоной размножения*.

Часть сперматогониев переходят в следующую *зону – роста*; клетки вступают в профазу I мейоза; в них увеличивается количество цитоплазмы, и они превращаются в **сперматоциты I порядка** (см. таблицу).

Далее клетки перемещаются в *зону созревания* (ближе к центру канальца). Здесь происходит мейоз. В результате первого деления образуются два **сперматоцита II порядка**, а в результате второго – **4 сперма-**

тиды. Сперматиды переходят в *зону формирования*, где из них образуются *сперматозоиды*.

Овогенез протекает в яичниках. Первичные клетки – диплоидные *овогонии* проходят *периоды размножения и роста* еще до рождения, у человека – на II – IV месяце эмбриогенеза. К моменту рождения мейоз останавливается на длительное время в стадии диакинеза (профаза мейоза I). Соответствующие клетки называются *овоцитами I порядка*.

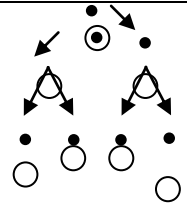
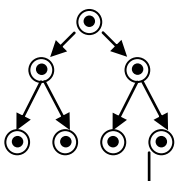
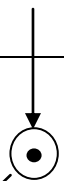

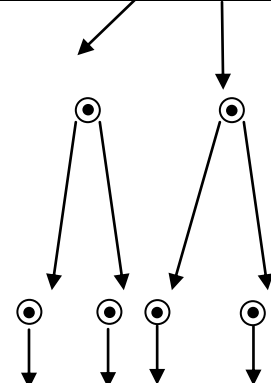
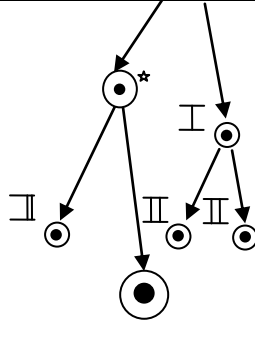
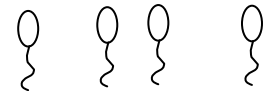
В период полового созревания в первой половине каждого лунного месяца лютеинизирующий гормон стимулирует мейоз, и он идет до метафазы мейоза II и опять останавливается. В результате из *овоцита I порядка* образуется *овоцит II порядка*. Второе мейотическое деление завершается только после оплодотворения. Образуется *овотида*, превращающаяся *без стадии формирования в яйцеклетку*.

При делении овоцита I порядка образуется один овоцит II порядка, содержащий основное количество цитоплазмы, и одно маленькое *редукционное тельце I порядка*, которое в дальнейшем может разделиться еще раз. При делении овоцита II порядка также образуется редукционное тельце и одна овотида (яйцеклетка).

Таким образом, при овогенезе из одной овогонии образуется одна яйцеклетка и 3 редукционных тельца, которые «забирают» лишнюю генетическую информацию, а при сперматогенезе – из одного сперматогония – 4 сперматозоида.

При сперматогенезе лучше выражен период размножения (сперматозоидов образуется значительно больше, чем яйцеклеток) и период формирования, а при овогенезе – период роста (размеры яйцеклеток значительно больше); при овогенезе отсутствует период формирования.

Гаметогенез у позвоночных животных

Период	Схема образования гамет		Названия клеток	Содержание генетической информации
	мужских (сперматогенез)	женских (овогенез)		
размножения (митоз)			Сперматогонии (овогонии)	$2n \ 2x \ 4c$
роста (профаза I мейоза)			Сперматоцит (овоцит) I порядка	$1n \ 4x \ 8c$
Созревания (I ^e и II ^e деления мейоза)			Сперматоцит (овоцит) II порядка	$1n \ 2x \ 4c$
			Редукционные тельца I и II порядка Сперматиды, яйцеклетка	$1n \ 1x \ 2c$
формирования			Сперматозоиды	$1n \ 1x \ 2c$
Примечание - Оплодотворение происходит, как правило, после первого деления мейоза (обозначено звездочкой).				

Лекция № 7

Тема лекции: Основные закономерности наследственности

План лекции:

1. Генетические эксперименты Г. Менделя. Гибридологический метод.
2. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя.
3. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя.
4. Статистическая природа генетических закономерностей.
5. Хромосомная теория наследственности.
6. Генетические карты.

1. Генетические эксперименты Г. Менделя. Гибридологический метод

Г. И. Мендель проводил свои опыты по скрещиванию растений в 1856...1865 гг. в монастыре г. Брюнна (ныне – г. Брно, Чехия). Несколько лет он потратил, чтобы выбрать экспериментальный объект; остановился на горохе – *Pisum sativum*. Его достоинства:

– размножается половым способом (в отличие от ястребинки и одуванчика, у которых семена могут завязываться без опыления; это – так называемый *бесполосеменной* способ размножения), поэтому Мендель избежал связанной с этим *западни*;

– имеются сорта с *контрастными* (альтернативными, взаимоисключающими) признаками;

– имеются «*чистые*» *линии* (сорта), которые сохраняют определенный признак на протяжении многих поколений, не давая расщепления при скрещивании с себе подобными (такие линии У. Бэтсон в 1902 г. назвал *гомозиготными*, а дающие расщепление – *гетерозиготными*);

– *особое строение цветков*, благодаря которому скрещивание легко контролировать (цветки обоеполые; тычинки и пестики закрыты лепестками (парус, лодочка, крыло), что препятствует перекрестному опылению).

После выбора этого объекта Мендель еще 2 года потратил на предварительные скрещивания различных сортов, чтобы убедиться, что – это действительно «чистые» линии. Остановился на **7 парах признаков**:

- красные и белые, верхушечные и пазушные *цветки*;
- гладкие и морщинистые, желтые и зеленые *семена*;
- длинные и короткие *стебли*;
- простые и фрагментированные, зеленые и желтые *стручки*.

Сама **техника скрещивания** заключалась в том, что у цветка гороха одного сорта удалялись тычинки до созревания его пыльцы, затем на пестик этого цветка наносилась пыльца с тычинки, взятой из цветка другого родителя. Для повышения достоверности таким образом опылялись многие десятки цветков. Затем Мендель собирал семена (сотни и тысячи), образовавшиеся после перекрестного опыления, высевал их и изучал признаки у растений – **гибридов первого поколения** (от лат. *hybridus* – помесь). При необходимости можно было провести перекрестное опыление между этими гибридами или дождаться, когда произойдет самоопыление, и собрать семена **гибридов второго поколения**.

В результате Менделем был создан **гибридологический метод** анализа наследования признаков, который успешно применяется и сейчас.

Его особенности:

- 1) обязательное использование гомозиготных особей («чистых линий»);
- 2) анализируются пары альтернативных (взаимоисключающих) признаков;
- 3) проводится точный количественный учет потомков с различными комбинациями признаков (используются математические методы);
- 4) наследование признаков прослеживается в ряду поколений.

Гибридологический – значит основанный на скрещивании; а **гибрид** – это потомок от скрещивания двух особей.

В 1909 г. датчанин *Вильгельм Иогансен* предложил термины *ген*, *фен*, *генотип*, *фенотип*.

Ген – элементарная единица наследственности, наследственный задаток, определяющий развитие одного признака;

фен – отдельный признак, определяемый одним геном; *признак* – свойство, отличительная особенность организма;

генотип – совокупность всех генов организма;

фенотип – совокупность всех внешних и внутренних признаков организма, которые развиваются на основе генотипа под влиянием условий окружающей среды.

Ген в современной интерпретации – это участок ДНК, несущий информацию о строении одного или нескольких полипептидов или одной молекулы рРНК или тРНК.

2. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя

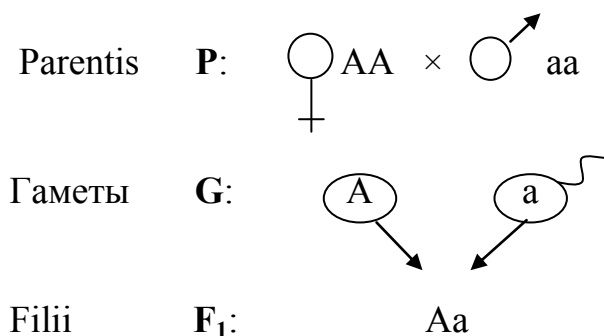
При скрещивании двух чистых линий гороха, различающихся по *одной паре* альтернативных признаков, например, красные и белые цветки (это *моногибридное* скрещивание), Мендель получил семена гибридов. После их посева в почву выросли растения только с красными цветками, т. е. один из признаков (красная окраска) подавлял развитие другого (белая окраска).

Первый из них, *преобладающий*, Мендель назвал *доминантным* (от лат. *dominus* – господин), а второй, подавляемый – *рецессивным* (от лат. *recession* – отступление).

Мендель нашел очень удачную, алгебраическую форму записи схем скрещивания. Единицы наследственности он называл *задатками*, или *элементами* и обозначал их латинскими буквами: строчными – рецессивные, заглавными – доминантные.

Гомозиготным называется такой организм, клетки которого несут несут только доминантный или только рецессивный гены. *Гетерозигот-*

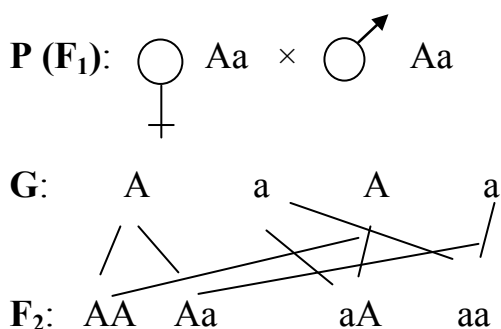
нбм называется организм, клетки которого несут и доминантный, и рецессивный гены.



Формулировка *первого* закона (*единообразия I поколения*): При моногибридном скрещивании гомозиготных организмов наблюдается единообразие гибридов I поколения как по фенотипу, так и по генотипу.

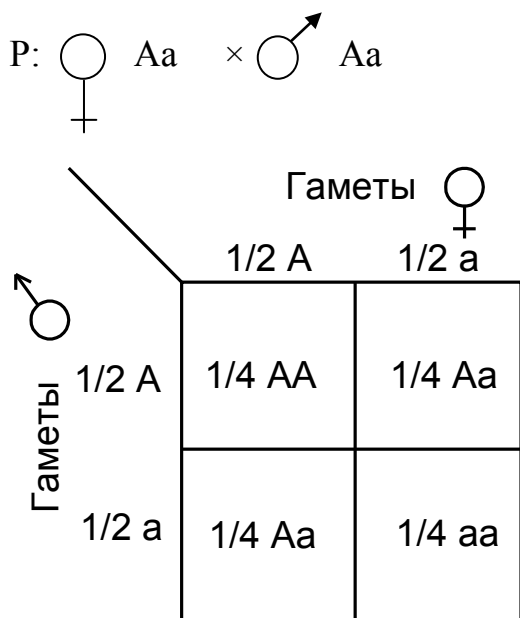
В последующих опытах Мендель дождался самоопыления гибридов I поколения, собрал несколько сотен семян, высеял их и изучил фенотип гибридов II поколения. Оказалось, что соотношение растений с доминантным и рецессивным признаками составляет примерно 3 : 1. При этом анализу подвергалось от нескольких сотен до 1,5 тысяч растений в каждом случае. Такой же результат получается и при *перекрестном опылении* гибридов I поколения.

Схема скрещивания в этом случае такая:



Формулировка *второго* закона (*расщепления*): При моногибридном скрещивании гетерозигот у потомков наблюдается расщепление в соотношении примерно 3 : 1 по фенотипу и 1 : 2 : 1 по генотипу.

Более удобный способ записи опытов по скрещиванию предложил в начале XX века британский генетик *Реджинальд Грундалл Пеннет* (Punnett). Это так называемая *решетка Пеннета*.



Дробями записаны частоты гамет, при их перемножении получают частоты генотипов.

Цитологический смысл законов Менделя очевиден: при мейозе в каждую гамету попадает только одна хроматида из пары гомологичных хромосом и, соответственно, один из пары генов, определяющих альтернативные признаки.

Гены A и a, определяющие развитие альтернативных признаков, называются *аллелями* (В. Иогансен, 1926). По сути дела, аллели – это *варианты, мутантные формы* некоего исходного гена («дикого типа»). Они находятся в идентичных участках гомологичных хромосом.

Причины доминирования многообразны и не до конца изучены, одна из них: доминантный аллель определяет синтез полноценного фермента, а рецессивный – дефектного: вследствие мутации в гене фермент либо не синтезируется вовсе, либо дефектен (имеет меньшее сродство к субстрату, дает меньшую скорость реакции и т. д.).

Сейчас мы рассмотрели *полное доминирование*, описанное Менделем. Известно также *неполное доминирование*, или промежуточный тип наследования.

При *неполном доминировании* гетерозигота имеет фенотип, *промежуточный* между фенотипами гомозигот. Например, у растения *ночная красавица* (*Mirabilis jalapa*) имеются гомозиготные линии с красными (AA) и белыми (aa) цветками. Гибриды F1 являются гетерозиготами Aa и имеют цветки *розовой окраски*. Во втором поколении наблюдается расщепление **1:2:1** как по фенотипу, так и по генотипу. В целом, 1^{ый} и 2^{ой} законы Менделя соблюдаются с поправкой на промежуточный фенотип у гетерозигот.

Причина промежуточного проявления признака у гетерозигот: аллель A находится в геноме гетерозиготы в единственном числе, поэтому проявляется слабее, чем в геноме гомозиготы AA (двойная доза генов, а значит, и продуктов генов!).

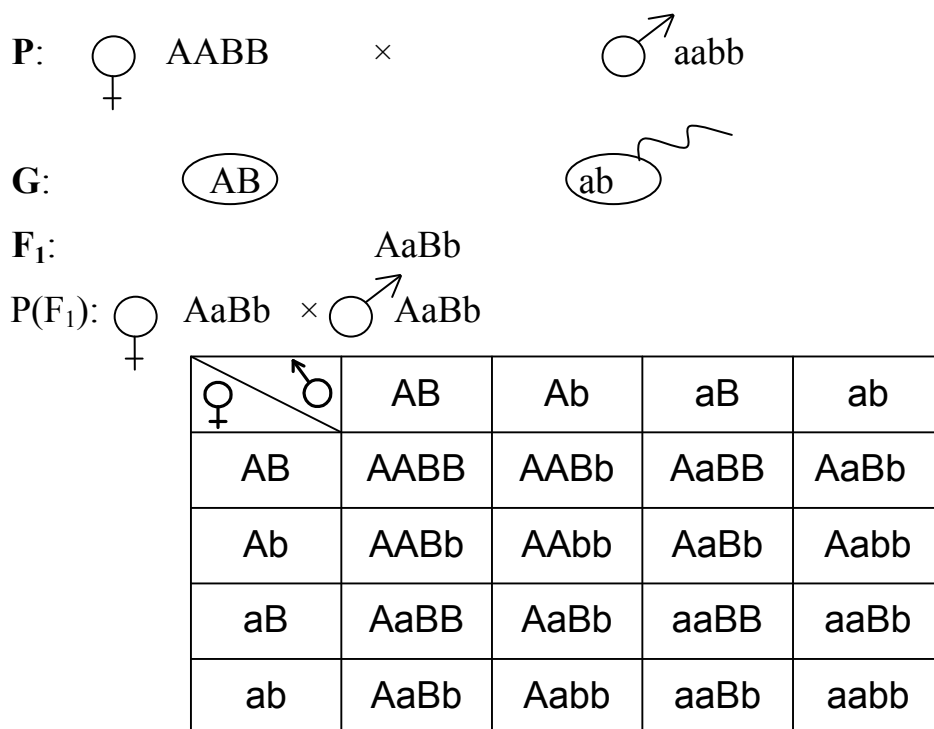
3. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Изучив наследование *одной пары* аллелей, Мендель решил проследить наследование *двух признаков* одновременно. Для этой цели он использовал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум парам альтернативных признаков: семена желтые гладкие и зеленые морщинистые. Такое скрещивание, при котором родители различаются по *двум парам* альтернативных признаков, называется *дигибридным*. Если изучаются 3 и более пар признаков, то скрещивание *полигибридное*.

В результате такого скрещивания в первом поколении Мендель получил растения с желтыми гладкими семенами. Этот результат показал, что *закон единообразия гибридов первого поколения* проявляется не только при моногибридном, но и при полигибридном скрещивании, если родительские формы гомозиготны.

Затем Мендель скрестил гибриды первого поколения между собой. Для анализа результата этого скрещивания используем решетку Пеннета.

В результате свободного комбинирования **4 типов гамет** в зиготы попадают гены во всех возможных **16^м комбинациях**. В потомстве выявляются **4 фенотипических класса**: примерно **9 частей** растений с горошинами желтыми гладкими (**A-B-**), **3 части** – с желтыми морщинистыми (**A-вв**), **3 части** – с зелеными гладкими (**aaB-**), **1 часть** – с зелеными морщинистыми (**aaвв**), т. е. расщепление **9:3:3:1**. Два фенотипических класса из 4^x – **абсолютно новые**, отличные от родительских форм. При этом количество **генотипических классов** равно 9.



Если проанализировать расщепление **отдельно** по каждой из пар альтернативных признаков (желтый и зеленый цвет, гладкая и морщинистая поверхность),

то получится:

$$\left\{ \begin{array}{l} \sim 3:1 \rightarrow \text{желтые} : \text{зеленые}, \\ \sim 3:1 \rightarrow \text{гладкие} : \text{морщинистые}, \end{array} \right.$$

т. е. каждая пара признаков дала расщепление в F₂ **независимо** от другой пары. Это явилось результатом случайного комбинирования генов при об-

разовании зигот, что и привело к образованию двух новых фенотипических классов, отличных от родительских форм.

Отсюда вытекает *третий закон Менделя – закон независимого комбинирования признаков*: При дигибридном (полигибридном) скрещивании гомозиготных организмов во втором поколении наблюдается независимое комбинирование признаков и соответствующих им генов разных аллельных пар.

Для объяснения результатов скрещивания, проведенного Г. Менделем, У. Бэтсон (1902 г.) предложил *гипотезу «чистоты гамет»*. Ее можно свести к следующим двум основным положениям:

- 1) из каждой пары аллелей в гамету попадает только один ген;
- 2) у гибридного организма гены не смешиваются, а находятся в чистом аллельном состоянии.

Эта гипотеза после открытия механизмов мейоза стала очевидным фактом и называется теперь *«правилом»*, или *«законом»* чистоты гамет. Её *цитологический смысл* заключается в том, что в первом делении мейоза гомологичные хромосомы, несмотря на то, что они действительно сливаются в одно целое (процесс конъюгации), всё же сохраняют свою дискретность и расходятся в дочерние клетки, а во втором делении мейоза в каждую гамету попадает только одна хроматида и, соответственно, один аллель из каждой аллельной пары.

4. Статистическая природа генетических закономерностей

Законы Менделя носят *статистический* (т. е. случайный, вероятностный) характер. Каковы же *источники случайности* в генетических процессах?

1. Случайный подбор родительских пар при скрещивании.
2. Случайная «встреча» гамет.
3. Случайное расхождение гомологичных хромосом в первом делении мейоза и хроматид – во втором.

4. Случайный характер обмена участками хроматид при кроссинговере.

Отклонения (случайные) от ожидаемого расщепления при скрещивании будут тем меньше, чем больше будет потомков (*закон больших чисел*). Например, при скрещивании **Aa** × **Aa** все четыре потомка могут быть **Aa** или **aa**, а не по Менделю. Существуют методы математического прогнозирования отклонений изучаемой случайной величины от ожидаемого значения в зависимости от объема выборки.

5. Хромосомная теория наследственности

Основные положения хромосомной теории наследственности

(Т. Морган и соавт., 1911 г.) сводятся к следующему:

1. Гены расположены в хромосомах в *линейном порядке* в определенных **локусах**. Аллельные гены занимают одинаковые локусы гомологичных хромосом.

2. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют *группу сцепления* и наследуются преимущественно вместе; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом.

3. Между гомологичными хромосомами в профазе I мейоза происходит конъюгация, и возможен обмен участками – *кроссинговер*. Образуются химерные гаметы, а в результате их слияния появляются потомки с необычным фенотипом (*кроссоверные*). Их суммарное количество не может превышать 50%.

4. Суммарное число кроссоверных потомков (процент кроссинговера) пропорционально расстоянию между генами. *Сантиморган* – единица расстояния на генетической карте, равная 1 % кроссинговера.

6. Генетические карты

Генетическая карта хромосомы представляет собой отрезок прямой, на котором обозначен порядок расположения генов и указано расстояние между ними в сантиморганах. Она строится по результатам анализирующего скрещивания. Зная расстояние между генами, можно построить карту хромосомы. Чем больше расстояние, тем больше процент кроссинговера.

Цитологическая карта хромосомы представляет собой фотографию или точный рисунок окрашенной хромосомы, на котором отмечается последовательность расположения генов. Ее строят на основе сопоставления результатов анализирующего скрещивания и хромосомных перестроек, которые хорошо видны под микроскопом (делеции, инверсии и др.).

В 1933 г. Т. Моргану была присуждена *Нобелевская премия* за создание хромосомной теории наследственности.

В настоящее время карты хромосом строят по результатам определения нуклеотидных последовательностей (секвенирования).

Лекция № 8

Тема лекции: Основные закономерности изменчивости

План лекции:

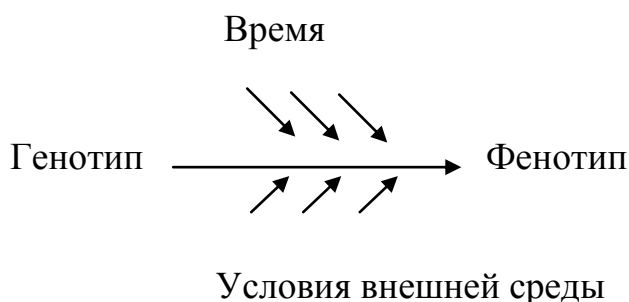
1. Классификация типов изменчивости
2. Мутационная теория де Фриза
3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости
4. Классификация мутаций
5. Спонтанные и индуцированные мутации
6. Модификационная изменчивость
7. Норма реакции

1. Классификация типов изменчивости

Изменчивость – способность живых организмов *изменяться* в процессе развития или **существовать в различных формах** (вариантах).

Изменяться означает приобретать новые признаки или утрачивать старые.

Прежде чем переходить к классификации типов изменчивости, давайте вспомним, что такое *генотип* и *фенотип*. Генетики говорят: «**Фенотип** формируется на основе *генотипа* под влиянием времени и условий внешней среды». Это положение хорошо иллюстрирует следующий рисунок:



Из этого рисунка следует, что фенотип может изменяться при изменении условий внешней среды (это **модификационная** изменчивость), в процессе онтогенеза (**онтогенетическая** изменчивость) и при изменении самого генотипа (**генотипическая** изменчивость).

Наследственная изменчивость связана с изменением *генетического материала*, а **ненаследственная** – не связана. При этом **онтогенетическая** изменчивость приводит к возрастным изменениям, а **модификационная** – связана с разнообразием проявлений одного генотипа в разных условиях внешней среды.

Примеры модификационной изменчивости: различия у *однойцевых близнецов*, живущих в разных семьях, или у растений на *хлебном поле*.

Все эти типы изменчивости наглядно изображены на рисунке, где показана изменчивость листьев земляники (род *Fragaria*).

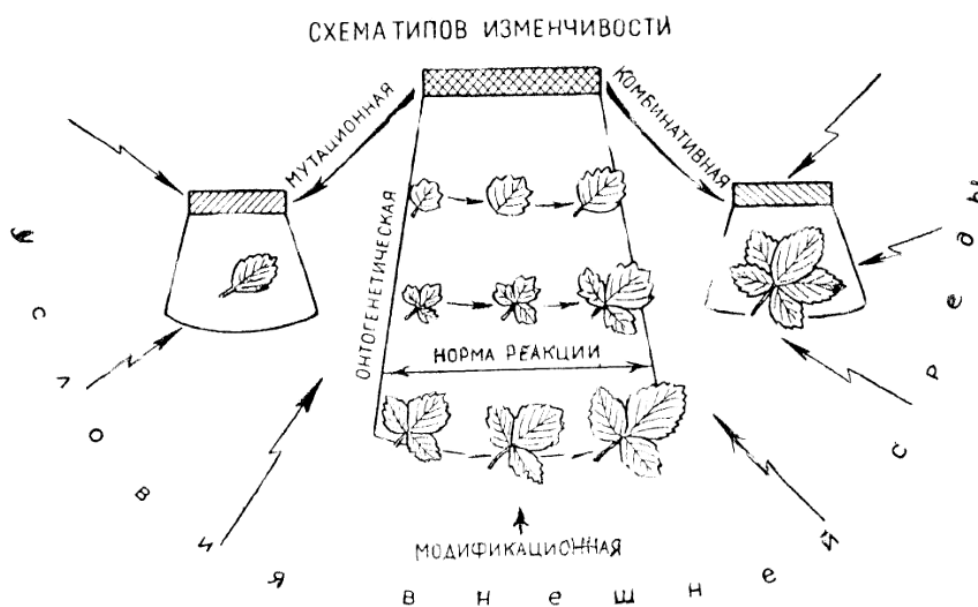


Рис. 1. Изменчивость листьев земляники (род *Fragaria*)

В центре (*по вертикали*) показано изменение листа в онтогенезе от однолопастного до трехлопастного. Это – **онтогенетическая** изменчивость (изменчивость во времени).

Но в каждый момент онтогенеза (*по горизонтали*) степень выраженности признака у разных растений может быть различной, что зависит от различия условий внешней среды (освещенность, состав почвы, влажность и т. д.). Так, однолопастный лист может иметь разные размеры и

разное число зубчиков и т. д. Это – **модификационная** изменчивость (изменчивость в пространстве).

Если же в гаметах родительских особей произойдет внезапное стойкое изменение гена (мутация), то листья растения, развивающегося из такой зиготы, могут быть однолопастными в течение всего онтогенеза. Это – **мутационная** изменчивость (на рисунке слева).

При скрещивании комбинация нескольких генов в генотипе может привести к образованию пятилопастного листа (на рисунке справа). Это – **комбинативная** изменчивость, т. е. изменчивость, которая достигается за счёт комбинирования различных генов при скрещивании. **Механизмы** комбинативной изменчивости те же самые, что и источники случайностей в генетических закономерностях (см. лекцию № 7).

На рисунке для упрощения не показаны онтогенетическая и модификационная изменчивость в пределах мутационной и комбинативной.

Наследственная изменчивость, в том числе мутационная и комбинативная, являются источником *генетического разнообразия* и исходного материала для эволюции и селекции. **Ненаследственная** изменчивость обеспечивает *пластичность* организмов, их *приспособление* к варьирующим (в небольшом диапазоне) условиям внешней среды.

2. Мутационная теория Де Фриза

Термин «мутация» впервые был предложен **Г. Де Фризом** в его классическом труде «Мутационная теория» (1901–1903).

Основные положения мутационной теории:

1. Мутация возникает **скачкообразно**, т. е. внезапно, без переходов.
2. Образовавшиеся новые формы наследуются, т. е. являются **стойкими**.
3. Мутации **не направлены** (т. е. могут быть полезными, вредными или нейтральными).
4. Мутации – **редкие** события.
5. Одни и те же мутации могут возникать **повторно**.

Мутация – это скачкообразное стойкое ненаправленное изменение генетического материала.

3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

Следующим после мутационной теории Де Фриза серьезным исследованием мутаций была работа Н.И. Вавилова по наследственной изменчивости у растений.

Изучая морфологию различных растений, **Н. И. Вавилов** в 1920 г. пришел к выводу, что, несмотря на резко выраженное *разнообразие (полиморфизм) многих видов*, можно заметить и четкие *закономерности в их изменчивости*. Если взять для примера семейство злаков, то окажется, что одинаковые отклонения признаков присущи всем видам (карликовость у пшеницы, ржи, кукурузы; колоски безостые, неосыпающиеся и т. д.).

Закон Н. И. Вавилова гласит: «Виды и роды, *генетически близкие*, характеризуются *сходными рядами наследственной изменчивости* с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно *предвидеть нахождение параллельных форм* у других видов и родов».

Свой закон Н.И. Вавилов выразил формулой:

$$\begin{aligned}G_1(a_1 + b_1 + c_1 + \dots), \\G_2(a_2 + b_2 + c_2 + \dots), \\G_3(a_3 + b_3 + c_3 + \dots),\end{aligned}$$

где G_1, G_2, G_3 , – виды, а a, b, c – различные варьирующие признаки.

Этот закон важен прежде всего для **селекционной практики**, потому что даёт направление поиска неизвестных форм у растений (вообще у организмов) данного вида, если они уже известны у других видов.

Под руководством Н.И.Вавилова были организованы многочисленные экспедиции по всему миру. Из разных стран были привезены сотни тысяч образцов семян культурных и диких растений для коллекции Все-

союзного института растениеводства (ВИР). Она до сих пор является важнейшим источником исходных материалов при создании новых сортов.

Теоретическое значение этого закона *сейчас* не кажется столь большим, каким считалось в 1920 г. В законе Н. И. Вавилова содержалось предвидение того, что у близкородственных видов должны быть *гомоллогичные*, т. е. сходные по структуре гены. В тот период, когда о структуре гена ничего не было известно, это был, безусловно, шаг вперед в познании живого (закон Н. И. Вавилова сравнивали по значимости с периодическим законом Д. И. Менделеева). Молекулярная генетика, секвенирование генов подтвердили правильность догадки Н. И. Вавилова, его идея стала очевидным фактом и уже не является ключом к познанию живого.

4. Классификация мутаций

Наиболее полную классификацию мутаций предложил в 1989 г.

С. Г. Инге-Вечтомов. Приводим ее с некоторыми изменениями и дополнениями.

I. По характеру изменения генотипа:

1. Генные мутации, или точковые.
2. Хромосомные перестройки.
3. Геномные мутации.

II. По характеру изменения фенотипа:

1. Морфологические.
2. Физиологические.
3. Биохимические.
4. Поведенческие

III. По проявлению в гетерозиготе:

1. Доминантные.
2. Рецессивные.

IV. По условиям возникновения:

1. Спонтанные.
2. Индуцированные.

V. По локализации в клетке:

1. Ядерные.
2. Цитоплазматические (мутации внеядерных генов).

VI. По возможности наследования (по локализации в организме):

1. Генеративные (возникшие в половых клетках).
2. Соматические (возникшие в соматических клетках).

VII. По адаптивному значению:

1. Полезные.
2. Нейтральные.
3. Вредные (летальные и полуметальные).

8. Прямые и обратные.

Теперь дадим пояснения по некоторым типам мутаций.

Мутации по характеру изменения генов

Генные (точковые) мутации связаны с изменениями последовательностей нуклеотидов. К ним относятся:

1. **Вставка (инсерция)** или **выпадение (делеция)** пары или нескольких пар нуклеотидов, они приводят к **сдвигу рамки считывания**. В зависимости от места вставки или выпадения нуклеотидов изменяется меньшее или большее число кодонов.

2. **Транзиция** – замена оснований - пуринового на пуриновое или пиримидинового на пиримидиновое, например: А ↔ Г, Ц ↔ Т.

3. **Трансверзия** – замена пуринового основания на пиримидиновое или пиримидинового на пуриновое. Например: А ↔ Ц, Г ↔ Т.

Изменения структурных генов приводят:

а) к **миссенс-мутациям** – изменению смысла кодонов и образованию других белков;

б) к **нонсенс-мутациям** – образованию СТОП-кодонов (УАА, УАГ, УГА).

Генные мутации являются основной причиной **генных болезней**, частота проявления которых в популяциях человека достигает 1–2 %.

Хромосомные перестройки затрагивают протяжённые области хромосом, они заметны при наблюдении хромосом в световой микроскоп, к ним относятся: делеции, инверсии, транслокации, дупликации.

При **геномных мутациях** изменяется число отдельных хромосом или число наборов хромосом (анэуплоидия и полиплоидия).

Классификация мутаций по характеру изменения фенотипа

Морфологические мутации (часто их называют *видимыми*) связаны с изменением в строении органов, тканей или отдельных структур клетки. К ним относятся: *коротконогость* у крупного рогатого скота и овец; *безглазость* и *бескрылость* у насекомых; *бесшерстность* у млекопитающих; *неопушенность* различных органов у растений; *гигантизм*, *карликовость*, *альбинизм* у человека и др.

Физиологические мутации вызывают изменения физиологических процессов.

К **биохимическим** относятся мутации, изменяющие или полностью блокирующие синтез определенных веществ в организме. Наиболее хорошо они изучены у микроорганизмов. Многие мутанты (**ауксотрофы**) не растут без введения в среду некоторых веществ, в отличие от **прототрофов** – организмов дикого типа, которые способны синтезировать все необходимые им вещества и растут на минимальных средах (содержат только минеральные соли и углеводы).

Классификация мутаций по фенотипу *очень условна*. В основе любых мутаций всегда лежат изменения *биохимических процессов*. Конкретный пример: наследственное заболевание **фенилкетонурия** проявляется как умственная неполноценность, т. е. это – *физиологическая мутация*, но связана с нарушением синтеза тирозина из фенилаланина и накоплением фенилпировиноградной кислоты, которая блокирует цепи ряда реакций и в конечном счете является причиной слабоумия.

Генеративные и соматические мутации

Мутации могут возникать в любой клетке многоклеточного организма. Те из них, которые возникают в гаметях, называются ***генеративными***. Мутации, возникающие в соматических клетках, называются ***соматическими***.

Соматические и генеративные мутации различаются *возможностью наследования*: ***генеративные*** всегда передаются по наследству. У ***соматических*** мутаций *две судьбы*:

а) они не сыграют роли в наследственности, если организм размножается исключительно половым путем;

б) они могут передаться потомству, если организм способен размножаться бесполом путем, например, при вегетативном размножении у растений.

Чем раньше в онтогенезе возникает соматическая мутация, тем большим оказывается участок ткани, несущий данную мутацию, и чем позднее – тем меньшим. ***Пример***: соматическая мутация окраски *шерстного покрова у овцы* – черное пятно на фоне коричневой окраски. Подобные явления иногда встречаются у растений, животных и человека. Соматические мутации также могут вызывать *злокачественные опухоли* у человека и животных.

Классификация мутаций по адаптивному значению

Летальные и сублетальные мутации вызывают гибель или снижение жизнеспособности организма. Мутации, увеличивающие жизнеспособность особей, повышающие плодовитость, относят к полезным. ***Пример*** – мутация, приводящая к увеличению синтеза антибиотиков в клетках грибов – продуцентов антибиотиков: она увеличивает вероятность выживания таких клеток среди других микроорганизмов. Мутации, которые не влияют на вероятность выживания особи или оставления ею потомства, называются ***нейтральными***.

Прямые и обратные мутации

Мутации, вызывающие изменения от дикого типа к новому, называют ***прямыми***, а от мутантного к дикому – ***обратными (реверсии)***.

5. Спонтанные и индуцированные мутации

Спонтанные – это мутации, которые возникают самопроизвольно, без участия со стороны экспериментатора.

Индуцированные – это те мутации, которые вызваны искусственно, с использованием различных факторов ***мутагенеза***.

Вообще, процесс образования мутаций называется ***мутагенезом***, а факторы, вызывающие мутации, – ***мутагенами***.

Мутагенные факторы подразделяются на ***физические, химические и биологические***.

Частота спонтанных мутаций одного гена составляет $10^{-4} \dots 10^{-9}$, для каждого гена каждого организма она своя.

Причины спонтанных мутаций: во-первых, естественный радиационный фон.

Второй причиной спонтанных мутаций являются ***случайные повреждения хромосом и генов*** во время деления клетки и репликации ДНК вследствие ***случайных ошибок*** в функционировании молекулярных механизмов.

Третьей причиной спонтанных мутаций является ***перемещение*** по геному ***мобильных элементов***, которые могут внедриться в любой ген и вызвать в нем мутацию.

В настоящее время к ***химическим мутагенам*** относят:

- а) ***природные органические и неорганические вещества;***
- б) ***продукты промышленной переработки природных соединений*** – угля, нефти;
- в) ***синтетические вещества***, ранее не встречавшиеся в природе (пестициды, инсектициды и т. д.);

г) некоторые *метаболиты* организма человека и животных.

Химические мутагены вызывают преимущественно *генные* мутации и действуют в период репликации ДНК.

В 70–80-е годы XX в. были синтезированы так называемые **супер-мутагены** (этилметансульфонат, метилметансульфонат, производные акридина и др.), которые повышают частоту мутаций на 2–3 порядка.

К **биологическим мутагенам** относятся:

- а) *вирусы* (краснухи, кори и др.);
- б) *невирусные инфекционные агенты* (бактерии, риккетсии, простейшие, гельминты);
- в) *мобильные генетические элементы*.

Механизмы их действия: 1) геномы вирусов и мобильных элементов встраиваются в ДНК клеток хозяина;

2) продукты жизнедеятельности паразитов – возбудителей болезней действуют как химические мутагены.

Индукцированный мутагенез, начиная с конца 20-х годов XX века, используют для селекции новых штаммов, пород и сортов. Наибольшие успехи достигнуты в селекции штаммов бактерий и грибов – продуцентов антибиотиков и других биологически активных веществ.

Так, удалось повысить активность **продуцентов антибиотиков** в 10–20 раз, что позволило значительно увеличить производство соответствующих антибиотиков и резко снизило их стоимость. Активность лучистого гриба – *продуцента витамина B₁₂* удалось повысить в 6 раз, а активность бактерии – *продуцента аминокислоты лизина* – в 300–400 раз.

Использование мутаций **карликовости у пшеницы** позволило в 60-70 годах резко увеличить урожай зерновых культур, что было названо «*зеленой революцией*». Пшеница карликовых сортов имеет укороченный толстый стебель, устойчивый к полеганию, он выдерживает повышенную нагрузку от более крупного колоса. Использование этих сортов позволило существенно увеличить урожаи (в некоторых странах в несколько раз).

Автором «зеленой революции» считают американского селекционера и генетика **Н. Борлауга**, который в 1944 г., в возрасте 30 лет, поселился и стал работать в Мексике. За успехи в выведении высокопродуктивных сортов растений в 1970 году ему была присуждена Нобелевская премия мира.

6. Модификационная изменчивость

Мы знаем, что модификационная изменчивость – частный случай ненаследственной изменчивости.

Модификационная изменчивость – способность организмов с *одинаковым генотипом* развиваться по-разному в разных условиях окружающей среды. В популяции таких организмов возникает определенный *набор фенотипов*. При этом организмы должны быть *одного возраста*.

Модификации - это фенотипические ненаследственные различия, возникающие под влиянием условий среды у одинаковых по генотипу организмов (Карл Нэгели, 1884 г.).

Примеры модификаций широко известны и многочисленны.

Морфология листьев у **водяного лютика** и **стрелолиста** зависит от того, в какой среде, воздушной или подводной, они развиваются.

Стрелолист (*Sagittaria sagittaeifolia*) имеет различные листья: стреловидные (надводные), сердцевидные (плавающие) и лентовидные (подводные). Следовательно, у стрелолиста наследственно детерминирована не определенная форма листа, а способность в некоторых пределах изменять эту форму в зависимости от условий существования, что является *приспособительной особенностью* организма.

Если надземную часть стебля **картофеля** искусственно *лишить доступа света*, на ней развиваются клубни, висящие в воздухе.

У **камбалы**, ведущей донный образ жизни, верхняя сторона тела темная, что делает ее незаметной для приближающейся добычи, а нижняя – светлая. Но если аквариум со стеклянным дном и освещается не сверху, а снизу, то темной становится нижняя поверхность тела.

Кролики горностаевой породы имеют белый мех на теле, кроме конца морды, лап, хвоста и ушей. Если выбрить участок, например, на спине и держать зверька при пониженной температуре (0–1 °С), то на выбритом месте отрастает черная шерсть. Если выщипать часть черных волос и поместить кролика в условия повышенной температуры, то вновь отрастает белая шерсть.

Связано это с тем, что для каждого участка тела характерны свои уровни кровообращения и соответственно температура, в зависимости от чего формируется или деградирует черный пигмент – *меланин*. Генотип при этом остается одинаковым.

Где тепло, там пигмент деградирует → белый цвет шерсти, где холодно (дистальные участки), там пигмент не деградирует → черная шерсть.

Свойства модификаций

С. М. Гершензон [1983] описывает следующие *свойства модификаций*:

1. Степень выраженности модификации *пропорциональна силе и продолжительности* действия на организм фактора, вызывающего модификацию. Эта закономерность коренным образом отличает модификации от мутаций, особенно генных.

2. В подавляющем большинстве случаев модификация представляет собой *полезную, приспособительную реакцию* организма на тот или иной внешний фактор. Это можно видеть на примере вышеперечисленных модификаций у различных организмов.

3. Приспособительное значение имеют только те модификации, которые вызываются *обычными изменениями природных условий*, с которыми данный вид сталкивался раньше множество раз. Если же организм попадает в *необычные, экстремальные обстоятельства*, то возникают модификации, лишенные приспособительного значения – *морфозы*.

Если действовать на личинок или куколок *дрозофилы* рентгеновскими или ультрафиолетовыми лучами, а также предельно переносимой температу-

рой, то у развивающихся мух наблюдаются разнообразные *морфозы* (мухи с закрученными кверху крыльями, с вырезками на крыльях, с расставленными крыльями, с крыльями малых размеров, фенотипически неотличимые от мух нескольких мутантных линий дрозофилы).

4. В отличие от мутаций, модификации *обратимы*, т. е. возникшее изменение постепенно исчезает, если устранено вызвавшее его воздействие. Так, загар у человека проходит, когда кожа перестает подвергаться инсоляции, объем мышц уменьшается после прекращения тренировки и т. д.

5. В отличие от мутаций, *модификации не передаются по наследству*. Это положение наиболее остро обсуждалось на протяжении всей истории человечества. *Ламарк* считал, что наследоваться могут любые изменения организма, *приобретенные в течение жизни* (ламаркизм). Даже Дарвин признавал возможность наследования некоторых модификационных изменений.

Первый серьезный удар по представлению о наследовании приобретенных признаков нанес *А. Вейсман*. Он на протяжении 22 поколений отрубал белым мышам хвосты и скрещивал их между собой. В общей сложности было обследовано 1592 особи, и ни разу не было обнаружено укорочения хвоста у новорожденных мышат. Результаты эксперимента были опубликованы в 1913 г., однако в нем не было особой необходимости, поскольку *преднамеренные повреждения у человека*, сделанные из ритуальных или "эстетических" соображений, – обрезание, протыкание ушей, уродование ступней, черепа и т. д., как известно, также не наследуются.

В СССР в 30-50-х гг. получили широкое распространение ошибочные теории *Лысенко* о наследовании «приобретенных признаков», т. е. фактически модификаций. Множество опытов, проведенных на разных организмах, показало ненаследуемость модификаций, и исследования такого рода представляют теперь лишь *исторический интерес*. В 1956–1970 гг. *Ф. Крик* сформулировал так называемую *«центральную догму молеку-*

лярной биологии», согласно которой перенос информации возможен только от ДНК к белкам, но не в обратном направлении.

7. Норма реакции

Норма реакции – это свойство данного *генотипа* обеспечивать в определенных пределах **изменяемость** признака в зависимости от условий среды. Иначе говоря, это **амплитуда** возможной изменчивости в реализации *генотипа*.

Сущность модификационной изменчивости особенно хорошо видна на примере **количественных признаков**. Так, коровы *одной породы* в разных хозяйствах могут иметь разные удои – от 2 т до 5 т молока в год. В тех же хозяйствах животные *другой породы* могут иметь удои от 1 т до 3 т, т. е. иметь другую норму реакции, обусловленную взаимодействием другого генотипа с теми же условиями содержания и кормления. Следовательно, можно сказать, что ни у одной породы крупного рогатого скота не существует наследственного признака – удоя 2000 кг или 5000 кг молока в год; а существует лишь наследственно обусловленная норма реакции этого признака.

Разные признаки имеют разную **широту** нормы реакции. Выявить ее можно, помещая организмы в варьирующие условия существования. Примером могут служить опять – таки признаки *крупного рогатого скота*. Так, его *окраска* практически не изменяется ни при каких условиях, т. е. имеет **однозначную** норму реакции. Очень **широкую** норму реакции имеет *молочная продуктивность*, которая в сильной степени зависит от условий кормления и содержания. Промежуточное положение занимает такой признак, как *процент жира в молоке*. Он зависит от условий кормления, но в гораздо меньшей степени, чем величина удоев, и варьирует в меньших пределах.

У человека также можно назвать признаки, которые имеют однозначную норму реакции (группа крови, цвет волос и др.), и признаки, которые характеризуются широкой нормой реакции (рост, вес и др.). Норму реакции наблюдать лучше всего у организмов *с идентичными генотипами*, например у вегетативно размножающихся растений и однояйцевых близнецов. В этом случае можно выявить норму реакции генотипа в наиболее «чистом» виде. Знание нормы реакции имеет большое значение в *практике сельского хозяйства* для получения высоких урожаев растений и высокой продуктивности животных при оптимальных условиях их содержания, при перенесении растений и животных в новые климатические районы и т. д.

Лекция № 9

Тема лекции: Биологическое разнообразие

План лекции:

1. Обоснование необходимости сохранения биоразнообразия
2. Уровни биоразнообразия
3. Ключевые виды и ресурсы
4. Измерение биологического разнообразия
5. География расселения видов и их численность
6. Закономерности вымирания видов
7. Инвазивные виды
8. Категории сохранения видов
9. Сохранение на видовом и популяционном уровнях
10. Стратегии сохранения *ex situ*
11. Охраняемые территории
12. Сохранение природы и устойчивое развитие

1. Обоснование необходимости сохранения биоразнообразия

Понятие “биоразнообразия” вошло в научный обиход в 1972 г. на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде.

Через двадцать лет, в 1992 г. в Рио-де-Жанейро во время Конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята Конвенция о биологическом разнообразии, которую подписали более 180 стран, в том числе и Россия. Реализация Конвенции о биоразнообразии в России началась после ее ратификации Государственной Думой в 1995 г. В 2001 г. была принята Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России, осуществляется поддержка национальных парков и заповедников, проводятся другие мероприятия.

Биологические сообщества, которые формировались миллионы лет, сейчас уничтожаются человеком. Никогда раньше за такой короткий период времени не вымирало такое количество видов. Эта драматическая

ситуация усугубляется из-за быстрого увеличения численности населения и неравномерного распределения богатства в мире, когда ужасная нищета сохраняется во многих тропических странах, обладающих наибольшим разнообразием видов.

В 90-е годы возникла новая мультидисциплинарная наука - **биология сохранения живой природы**, которая преследует три цели: во-первых, *изучить и измерить* разнообразие живой природы; во-вторых, *оценить влияние* деятельности человека на биологические объекты; и в-третьих, *разработать практические подходы* к защите и восстановлению биологического разнообразия.

Биология сохранения живой природы опирается на несколько *общепринятых этических норм*.

I. Разнообразие видов и биологических сообществ должно быть сохранено

Вообще, людям нравится биологическое разнообразие. В зоопарки, ботанические сады и аквариумы каждый год приходят сотни миллионов посетителей, и это свидетельствует об интересе широкой публики к наблюдению за разнообразными видами и сообществами. Популярность собачьих и кошачьих шоу, сельскохозяйственных и цветочных выставок доказывают, что и внутривидовое генетическое разнообразие тоже привлекательно для публики. Эти факты даже привели к мысли о том, что люди имеют генетическую предрасположенность к любви к биологическому разнообразию, названную **биофилией**. Возможно, биофилия связана с тем, что люди сотни тысяч лет назад до внедрения сельского хозяйства вели образ жизни, основанный на охоте и собирательстве. Высокое биологическое разнообразие обеспечивало их разнообразной пищей и другими ресурсами, защищая от природных катастроф и голода.

II. Преждевременное вымирание популяций и видов должно быть предотвращено

Вымирание видов и популяций в результате естественных процессов является нормальным явлением. В течение тысячелетий вымирание одних видов было, как правило, сбалансировано появлением новых. Аналогич-

ным образом, исчезновение одной популяции компенсируется образованием другой популяции. Однако деятельность человека тысячекратно увеличила темпы вымирания. В XX веке практически всё вымирание сотен видов позвоночных и тысяч видов беспозвоночных было вызвано человеком.

III. Богатство экологических связей должно быть сохранено

Многие свойства живых организмов проявляются только в естественных условиях. Например, между тропическими цветами, колибри и живущими в цветах клещами существует комплекс связей. Клещи, чтобы перемещаться от цветка к цветку, как “средство передвижения” используют клювы колибри. Такие связи никогда не образовались бы в процессе эволюции, если бы животные и растения жили в зоопарках и ботанических садах. Даже если сохранить в зоопарках и садах значительную часть разнообразия цветковых растений и позвоночных животных, все равно было бы утрачено многообразие экологических связей, характерных для естественных условий. Это главный аргумент, заставляющий сохранять всё многообразие биологических сообществ.

IV. Эволюция должна продолжаться

Эволюционная адаптация это – процесс, который в конечном счете ведет к возникновению новых видов и увеличению биологического разнообразия. Следовательно, надо предоставлять популяциям возможность развиваться в естественных условиях. Действия человека, приводящие к сокращению численности конкретного вида или уничтожению уникальных популяций, препятствуют эволюции и являются деструктивными.

V. Биологическое разнообразие имеет самостоятельную ценность

Виды и биоценозы имеют самостоятельную ценность, *независимо от их полезности для человеческого общества*. Эта ценность обусловлена их эволюционной историей и уникальной экологической ролью, а также самим фактом их существования. Поэтому все виды должны быть сохранены.

2. Уровни биоразнообразия

По определению, данному Всемирным фондом дикой природы (1989), *биологическое разнообразие* – это “все многообразие форм жизни на Земле, миллионов видов растений, животных, микроорганизмов с их наборами генов и сложных экосистем, образующих живую природу”. Таким образом, биологическое разнообразие следует рассматривать *на трех уровнях*.

Первый (базовый) уровень – *видовой* – включает весь набор видов на Земле от бактерий и простейших до высших растений, животных и грибов. Второй, более низкий уровень – это внутривидовое *генетическое разнообразие*, которое проявляется в популяциях. Третий, самый высокий уровень – это разнообразие *сообществ и экосистем*.

2.1. Видовое разнообразие

Существует два основных определения понятия *вид*. Первое: вид представляет собой совокупность особей, которая по морфологическим, физиологическим или биохимическим характеристикам отличается от других групп. Это *морфологическое определение* вида. Сейчас для различения видов, которые внешне практически идентичны (например, бактерии), широко используют различия в последовательности ДНК и другие молекулярные маркеры. Второе определение: вид – это совокупность особей, занимающих определенный ареал, имеющих морфологическое, физиологическое, генетическое и поведенческое сходство, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство (*биологическое определение* вида).

Морфологическое определение вида (*морфовид*) обычно используется биологами-систематиками, которые занимаются идентификацией и классификацией видов. Биологическое определение вида обычно применяется в эволюционной биологии, оно используется реже, т. к. требует проведения глубоких исследований.

Трудно написать четкие, эффективные законы для защиты вида, если не совсем ясно, как его точно идентифицировать. Поэтому крайне необходимо идентифицировать все существующие в мире виды. Мы знаем только 10–20 % видов, и многие могут исчезнуть до того, как станут известны.

2.2. Генетическое разнообразие

Генетическое внутривидовое разнообразие возникает и поддерживается в популяции. **Популяция** – это группа особей одного вида, достаточно длительно обитающих на определённой территории, свободно скрещивающихся между собой и изолированных от других популяций. Вид может включать одну или более популяций. Популяция может состоять как из нескольких особей, так и из миллионов.

Генетическое разнообразие в популяции определяется количеством генов с более чем одним **аллелем** (так называемых **полиморфных генов**) и числом аллелей у каждого такого гена. Генетическая вариабельность позволяет видам адаптироваться к изменениям окружающей среды, например, к повышению температуры или вспышке нового заболевания. Редкие виды имеют меньшее генетическое разнообразие, чем широко распространённые, поэтому они больше подвержены угрозе вымирания при изменении условий окружающей среды.

2.3. Разнообразие сообществ и экосистем

Биологическое сообщество (**биоценоз**) – это совокупность особей различных видов, обитающих на определённой территории и взаимодействующих между собой. Примеры сообществ – хвойные леса, степи, влажные тропические леса, коралловые рифы, пустыни. Биологическое сообщество в совокупности со средой своего обитания называется экосистемой (**биогеоценоз**).

Физические свойства окружающей среды, особенно годовой режим температур и осадков, влияют на характеристики биологического сообщества и определяют возникновение либо леса, либо луга, либо пустыни или болота. Биологическое сообщество, в свою очередь, также может изменять

физические характеристики среды. В наземных экосистемах, например, скорость ветра, влажность, температура и почвенные характеристики могут быть обусловлены влиянием обитающих там растений и животных.

Внутри биогеоценоза каждый вид занимает свою экологическую *нишу* (уникальный набор ресурсов). Чаще всего ниши для видов возникают на определенной стадии сукцессии. *Сукцессия* – процесс постепенного преобразования видового состава, структуры сообщества и физических характеристик среды, который происходит вслед за естественными или антропогенными нарушениями в экосистеме.

Некоторые виды можно наблюдать только на определенных стадиях сукцессии. Например, солнцелюбивые бабочки и однолетние растения часто встречаются только на ранних стадиях сукцессии, в первые месяцы после образования “проплешины” в старом лесу. Теневыносливые лесные растения и птицы, гнездящиеся в дуплах мертвых деревьев, появляются на поздних стадиях сукцессии, т. е. в старом лесу. Хозяйственная деятельность человека часто ломает естественный порядок сукцессии.

Состав сообществ также определяется конкуренцией и хищниками. Хищники зачастую значительно сокращают численность видов – своих жертв – и могут даже вытеснить некоторые из них из привычных мест обитания. Когда хищников истребляют, численность популяции их жертв может возрасти до критического уровня или даже перейти его. Тогда после исчерпания лимитирующего ресурса может начаться разрушение популяции.

Структура сообщества определяется также симбиотическими взаимоотношениями (в том числе мутуалистическими), при которых виды находятся во взаимовыгодных отношениях. Мутуалистические виды достигают большей плотности при совместном существовании. Обычные примеры такого мутуализма – растения с мясистыми плодами и питающиеся этими плодами птицы, которые разносят их семена; грибы и водоросли, которые вместе образуют лишайники; растения, которые да-

ют кров муравьям, снабжающим их элементами питания; коралловые полипы и живущие в них водоросли.

Необходимо изучать сообщества и экосистемы с учётом почвенно-климатических условий, сукцессий, взаимоотношений между хищниками и жертвами, симбиотических отношений, чтобы грамотно сберегать виды.

3. Ключевые виды и ресурсы

Ключевыми называются **виды**, которые играют внутри биоценозов настолько важную роль, что определяют способность к выживанию многих других видов. Такие виды также называются **консорты**.

Крупные хищники, например волки, относятся к ключевым видам, поскольку они регулируют численность популяций травоядных. При отсутствии волков плотность популяции оленей и других травоядных может настолько увеличиться, что приведет к уничтожению растительного покрова, а следовательно, к исчезновению многих видов насекомых и почвенной эрозии.

*В тропических лесах **фикусы** считаются ключевыми видами, т. к. обеспечивают многих птиц и млекопитающих своими плодами в период, когда другие виды кормов отсутствуют. **Бобры** тоже относятся к ключевым видам: строя плотины, они создают влажные местообитания для других видов. **Патогенные организмы и паразиты** – примеры других ключевых видов. Они определяют численность популяций своих “хозяев”.*

Исчезновение ключевого вида, даже такого, который составляет незначительную часть биомассы сообщества, может вызвать лавинообразное исчезновение других видов, так называемый **каскад вымирания**.

Помимо определенных видов, *ключевыми* для биологического сообщества могут быть и некоторые **природные ресурсы**.

Например, глубокие участки в реках и ручьях могут быть единственным убежищем для рыб и других видов в сухой сезон, когда уровень воды сильно падает. Эти участки также могут стать единственным

источником питьевой воды для наземных животных, обитающих на данной территории. Стволы **дуплистых деревьев** необходимы как места воспроизводства и воспитания потомства для многих видов птиц и млекопитающих. Когда леса расчищают от старых дуплистых деревьев, многие виды перестают размножаться, хотя во всех остальных отношениях лес как местообитание не изменяется.

4. Измерение биологического разнообразия

Число видов в отдельном сообществе обычно определяют как богатство видов, или **альфа-разнообразие** и используют для сравнения биоразнообразия в различных географических регионах или биологических сообществах.

Термин **бета-разнообразие** показывает степень изменения видового состава по географическому градиенту. Бета-разнообразие высоко, если, например, видовой состав сообществ мхов существенно различается на альпийских лугах смежных пиков, но бета-разнообразие низко, если одни и те же виды находятся на альпийских лугах каждого из пиков.

Гамма-разнообразие применяется в больших географических масштабах; оно учитывает число видов на большой территории (континенте).

Три типа разнообразия можно проиллюстрировать на примере трех альпийских лугов.

Область 1 обладает более высоким альфа-разнообразием, с большим числом видов на 1 луг (6 видов), чем две другие области. В области 2 наивысшее гамма-разнообразие; общее количество видов достигает десяти. В области 3 наивысшее бета-разнообразие (3,0) по сравнению с областью 2 (2,5) или 1 (1,2). На практике эти три показателя часто коррелируют между собой. Растительные сообщества Амазонии, например, имеют высокие уровни альфа-, бета- и гамма-разнообразия. Эти показатели полезны для выявления ареалов с высоким разнообразием, требующих охраны.

5. География расселения видов и их численность

Наиболее богаты видами тропические влажные леса, коралловые рифы, обширные тропические озера и глубоководные моря. Видовое разнообразие почти всех групп организмов увеличивается по направлению к тропикам. Например, в Таиланде обитает 251 вид млекопитающих, а во Франции – только 93, несмотря на то, что площади обеих стран примерно одинаковы.

Тропические леса характерны самым большим разнообразием видов. Хотя эти леса покрывают лишь 7 % поверхности Земли, в них живет более половины видов планеты, прежде всего насекомых и других членистоногих. Полагают, что число еще не определенных видов насекомых в тропических лесах колеблется от 5 до 30 млн. Если верна цифра 10 млн, это означает, что обитающие в тропических лесах насекомые могут составлять более 90% видов в мире. В этих лесах произрастает около 40% всех видов цветковых растений.

Коралловые рифы – на втором месте по количеству видов. Колонии полипов строят большие коралловые экосистемы, по своей сложности и биологическому разнообразию сопоставимые с влажными тропическими лесами. Самый крупный в мире коралловый риф – Большой Барьерный риф – у восточного побережья Австралии занимает площадь около 350 тыс. км². На этом рифе обнаружены около 300 видов кораллов, 1500 видов рыб, 4000 видов моллюсков и 5 видов черепах, здесь находятся гнездовья 252 видов птиц. На Большом Барьерном рифе обитает около 8% всех видов рыб мировой фауны, хотя на него приходится только 0,1% общей площади поверхности океана.

Сколько же всего видов существует в мире? Это важно знать, чтобы планировать мероприятия по сохранению биологического разнообразия. На сегодня известно около 2 млн видов. По меньшей мере вдвое большее число видов остается неизученным, главным образом это насекомые и другие членистоногие.

Бактерии тоже изучены очень слабо. Из-за сложностей в их выращивании и идентификации, микробиологи научились определять только около 4000 видов бактерий. Однако проводимые в Норвегии исследования по анализу ДНК бактерий показывают, что в одном грамме почвы, т. е. в очень малой пробе, присутствуют более 4000 видов бактерий. Это позволяет предположить существование многих (по некоторым оценкам, от 2 до 20 миллионов) неопознанных еще видов бактерий.

Очень поверхностно изучены виды, обитающие в мировом океане. Так, в 1995 г. в Норвегии была открыта новая группа мелких животных, отнесённых к новому типу *Cycliophora*. Тип состоит из одного вида *Symbion pandora* с формой тела в виде вазы, которые прикрепляются к покровам ротовой области норвежского омара.

В 1999 г. у побережья Намибии была обнаружена самая большая в мире бактерия размером с глаз плодовой мушки. Еще много непознанных морских видов ждут своего часа.

До сих пор совершаются открытия не только новых видов, но и совершенно новых биологических сообществ, особенно в труднодоступных мест. Так, в последние годы были обнаружены:

– *разнообразные сообщества животных, в первую очередь насекомых, приспособленных для жизни в кронах тропических деревьев; они практически не имеют никакой связи с землей. Чтобы проникнуть в полоз леса, ученые устанавливают в лесах смотровые вышки и протягивают в кронах подвесные тропинки;*

– *на дне глубоководных морей, которые остаются до сих пор неизученными из-за технических трудностей в доставке оборудования и людей в условиях высокого давления воды, существуют уникальные сообщества бактерий и животных, сформировавшиеся около глубоководных геотермальных источников. Ранее неизвестные бактерии были обнаружены также в пятисотметровой толще морских отложений, где они играют важную химическую и энергетическую роль;*

– благодаря современным буровым проектам, в земной коре, вплоть до глубины 2,8 км, были найдены сообщества бактерий с плотностью до 100 млн бактерий на 1 г породы. Химическая активность этих сообществ активно изучается, они могут быть использованы для разрушения токсичных веществ, а также для ответа на вопрос о возможности существования жизни на других планетах.

6. Закономерности вымирания видов

Почему же мы должны заботиться о вымирающих видах? Что такого ужасного в их вымирании? И что, конкретно, мы теряем?

Начнём с определения. Вид считается **полностью исчезнувшим (вымершим)**, когда нигде в мире не осталось ни одной живой особи этого вида; например, *червеедка Бахмана* вымерла.

Если остаются живыми только отдельные особи в неволе, или они сохранились только под прямым контролем человека, то говорят, что вид **исчез в естественных экосистемах**. *Дерево Франклина* исчезло в природе, но хорошо растет в питомниках. В обоих случаях вид считается **повсеместно исчезнувшим**.

Вид считается **локально исчезнувшим**, если его больше не находят на всей площади исходного ареала, но еще обнаруживают в некоторых точках: американский *жук-могильщик*, когда-то встречавшийся повсюду в Северной Америке, сейчас локально исчез везде, кроме трех отдельных областей.

Есть ещё понятие **экологически исчезнувший** вид, – если его численность в природных условиях уменьшилась до такой степени, что его влиянием на другие виды можно пренебречь: *тигра* можно считать экологически исчезнувшим.

В современный геологический период некоторые группы видов достигли наивысшего расцвета. В то же время, эти прогрессивные группы организмов – насекомые, позвоночные, цветковые растения – наиболее раз-

нообразно были представлены около 30 тыс. лет назад, но с тех пор видо-
вое разнообразие снизилось из-за роста численности людей. Сегодня 40 %
от первичной продукции (живого вещества, производимого растениями)
наземных экосистем так или иначе используется или уничтожается чело-
веком; это составляет около 25 % всей первичной продукции на Земле.

Считается, что с 1600 г. исчезло около 85 видов млекопитающих и
113 видов птиц, что составляет примерно 2 % существовавших в этот
период видов млекопитающих и более 1 % птиц. На первый взгляд, эти
цифры сами по себе не вызывают тревоги, но пугает тенденция! За пери-
од с 1600 до 1700 гг. исчезал примерно один вид птиц или млекопитающих
за десятилетие, а за период от 1850 г. до 1950 г. – уже один вид в год.

Около 11 % оставшихся на Земле видов птиц, млекопитающих и де-
ревьев находятся под угрозой вымирания. Имеются группы животных,
для которых эта опасность наиболее велика, например семейство ящериц
игуан. В тяжелом положении находятся и некоторые группы растений.
Особенно уязвимы голосеменные (хвойные, гинкго, саговники) и пальмы.

Из всех известных видов животных и растений, исчезнувших
с 1600 года, более половины – это **островные виды**, при том, что острова
составляют лишь малую часть поверхности Земли. Напротив, в мировом
океане за современный период вымерло только 12 видов – три вида мор-
ских млекопитающих, пять морских птиц и четыре вида моллюсков.

На примере островов разработаны общие правила распределения
биологического разнообразия – так называемая **биогеографическая мо-
дель островов** Макарура и Вильсона: чем больше площадь острова, тем
больше число видов, что соответствует интуитивному представлению.

Модель используется для прогноза числа видов, которые могут
выжить при разрушении мест обитания.

Применение модели распространено и на национальные парки и за-
поведники, окруженные нарушенными экосистемами. Такие заповедники
можно рассматривать как острова в отравленном "море" разрушенной

среды обитания. Если 50% естественных мест обитания на таком острове разрушено, то, согласно этой модели, приблизительно 10% обитающих на нем видов исчезнут.

Основная **причина вымирания видов** – деятельность человека. **Главные угрозы** биологическому разнообразию, связанные с деятельностью человека:

- разрушение мест обитания;*
- их фрагментация;*
- глобальное изменение климата;*
- чрезмерная эксплуатация видов человеком;*
- вторжение инвазивных (экзотических) видов;*
- увеличивающееся распространение болезней.*

Остановимся более подробно на **фрагментации мест обитания**. Помимо полного разрушения, большие местообитания часто разбиваются на маленькие кусочки дорогами, полями, линиями электропередач, изгородями, нефтепроводами, городами или измененными формами ландшафта. В этом случае можно применить биогеографическую модель острова, где фрагменты рассматриваются как острова в ядовитом "море" человеческой деятельности.

Фрагментация препятствует расселению видов. Многие виды птиц, млекопитающих и насекомых, обитающие в глубине леса, не могут пересечь даже узкие полосы открытого пространства из-за опасности попасться хищнику. В результате некоторые виды после исчезновения популяции во фрагменте уже не могут заселить его вновь.

Второй опасный аспект фрагментации - это сокращение арены поиска корма для многих животных, которым необходима свобода передвижения по обширному пространству. Спасительный ресурс (корм, вода) может использоваться всего несколько недель в году или даже раз в несколько лет (например, при засухе), но при фрагментации мест обитания изолированные виды уже не могут мигрировать внутри своего есте-

ственного ареала в поисках этого редкого, но иногда очень важного ресурса. Например, изгороди могут воспрепятствовать естественной миграции крупных травоядных животных, таких как гну или бизоны, заставляя их пастись на одном месте, что в конце концов приводит животных к голодной смерти.

Фрагментация мест обитания сильно **увеличивает долю краевых местообитаний** по отношению к внутренним. Краевые местообитания характеризуются большими колебаниями уровней освещенности, температуры, влажности и скорости ветра. Эти краевые эффекты распространяются вглубь леса до 250 м. Поскольку некоторые виды животных и растений очень узко приспособлены к определенным уровням температуры, влажности и освещенности, они не выдерживают возникшие перемены и исчезают в лесных фрагментах. Теневыносливые виды диких цветковых растений в лесах умеренного климата и такие чувствительные к уровню влажности животные, как амфибии, могут очень быстро исчезать из-за фрагментации мест обитания.

Кроме того, из-за фрагментации леса увеличивается продуваемость ветром, понижается влажность и повышается температура и, как следствие, **увеличивается опасность пожаров.**

7. Инвазивные виды

В современную эпоху, намеренно или случайно, огромное множество видов интродуцировано в те области, где их никогда не было.

Интродукция многих видов была обусловлена следующими факторами.

– **Европейская колонизация.** Прибывшие на новые места поселений в Новой Зеландии, Австралии, Южной Африке, и желая сделать окрестности более привычными для взгляда и обеспечить себя традиционными развлечениями (в частности, охотой), европейцы завезли туда сотни европейских видов птиц и млекопитающих.

– *Садоводство и сельское хозяйство*. Большое число видов декоративных растений, сельскохозяйственных культур и пастбищных трав интродуцируют и выращивают на новых для них территориях. Многие из этих видов "вырвались на свободу" и обосновались в местных сообществах.

– *Случайное привнесение*. Виды часто транспортируются человеком непреднамеренно. Типичные примеры – **семена сорняков**, случайно собранные вместе с урожаем культурных растений и высеянные затем на новом месте; крысы и насекомые, путешествующие на кораблях и самолетах; болезнетворные и паразитические организмы, переносимые их хозяевами. **Вместе с балластом корабли** часто привозят экзотические виды. С **почвенным** балластом, сваливаемым на территориях портов, прибывают семена сорняков и почвенные членистоногие; **водяной** балласт содержит водоросли, беспозвоночных и мелких рыб. Например, обнаружено, что балластные воды, оставленные кораблями в одном из портов США, содержали 367 морских видов, характерных для Японских морей.

подавляющее большинство экзотических видов, то есть видов, оказавшихся из-за деятельности человека вне своего естественного ареала, не приживаются на новых местах, за исключением некоторого количества видов, которые осваиваются там и становятся **инвазивными** видами, то есть такими, которые увеличиваются в численности за счет исходных видов.

Причины инвазивности экзотических видов:

1. Конкуренция с аборигенами за лимитирующий ресурс.
2. Прямое хищничество.
3. Отсутствие в новой среде их естественных врагов и паразитов.

В США инвазивные экзотические виды представляют собой угрозу для 49 % исчезающих видов; сейчас здесь обитает более чем 70 видов экзотических рыб, 80 видов экзотических моллюсков, 200 видов экзотических видов растений и 2000 экзотических насекомых .

*В болотах Северной Америки доминируют экзотические многолетники: дербенник иволистный из Европы и жимолость японская. Намеренно интродуцированные насекомые, например европейские медоносные пчелы (*Apis mellifera*) и шмели (*Bombus spp.*), и случайно занесенные муравьи Рихтера и африканские медоносные пчелы (*A. mellifera adansonii* или *A. mellifera scutellid*) создали огромные популяции. Эти инвазивные виды могут оказывать разрушительное влияние на местную фауну насекомых, приводя к сокращению численности многих видов на этой территории. В некоторых областях юга США из-за инвазии экзотических муравьев Рихтера разнообразие видов насекомых сократилось на 40%.*

Инвазивные виды в водных местообитаниях

Особенно сильно влияние инвазивных видов может проявиться в озерах, реках и внутренних морях.

Пресноводные водоёмы похожи на острова в океане (только наоборот). Поэтому они особенно уязвимы к внедрению экзотических видов. В водоемы ради коммерческого или спортивного рыболовства часто интродуцируют не присущие им виды. Во внутренние моря непреднамеренно внедрено множество видов рыб как результат строительства каналов и переноса балластных вод кораблями. Часто экзотические виды крупнее и агрессивнее, чем представители естественной рыбной фауны, и в результате конкуренции и прямого хищничества они могут постепенно довести местные виды рыб до исчезновения.

В Северной Америке одной из наиболее заметных инвазий было появление в Великих Озерах в 1988 г. **речной дрейссены** (*Dreissena polyomorpha*). Это маленькое полосатое животное из Каспийского моря было занесено из Европы танкерами. За два года в некоторых частях озера Эри численность дрейссены достигла 700 тыс. особей на 1 кв. км, уничтожены многие виды моллюсков и рыб.

Завезенные в Австралию кролики неконтролируемо расплодились и довели местные растения до полного исчезновения. Сейчас усилия по

борьбе с кроликами сосредоточены на завозе в Австралию возбудителей болезней, избирательно поражающих кроликов.

8. Категории сохранения видов

Международный союз охраны природы предложил 10 категорий биологических видов. Виды в категориях 2–4 находятся под угрозой вымирания.

1. **Вымершие виды.** Тщательные и повторные исследования в местах, где эти виды были впервые обнаружены, а также в других районах не позволили повторно обнаружить эти виды.

2. **Вымершие в дикой природе:** виды существуют только за счет разведения в неволе или в виде адаптированных популяций вне своей первоначальной среды обитания. Их поиск в исторических областях обитания привел к отрицательному результату.

3. **Находятся в критическом состоянии.**

4. **Находятся под угрозой исчезновения.**

5. **Уязвимые.**

6. **Требуют сохранения:** видам не грозит вымирание, но это зависит от программы сохранения, без которой существует угроза вымирания вида.

7. **Существует близкая угроза исчезновения:** категория для видов, близких к категории "уязвимые", но для которых в настоящее время нет непосредственной угрозы исчезновения.

8. **Не нуждаются в охране:** видам ничего не угрожает.

9. **Данные отсутствуют:** информация по видам отсутствует много лет или десятилетий, поскольку ни один биолог не предпринимал попыток найти вид.

Установлено, что существует угроза вымирания около 60 000 видов растений и 5 000 видов животных, они внесены в соответствующие серии **Красной книги**.

Если виды переходят в стабильное состояние или увеличивают численность благодаря политике сохранения и защиты, то их вносят в "*Голубой Список*" ("Blue List").

9. Сохранение на видовом и популяционном уровнях

Сначала необходимо провести подготовительные мероприятия : определить минимальную численность жизнеспособной популяции (9.1) и провести долгосрочный мониторинг видов и экосистем (9.2).

9.1.Определение минимальной численности жизнеспособной популяции

Как же определить минимальное количество особей в популяции и достаточную площадь их обитания, чтобы вид сохранился?

Например, чтобы сохранить краснококардового дятла, надо выделить на юго-западе США участки лесов с длинноиглой сосной, причём неясно, для какого количества особей: 50, 500, 5000, 50 000 или более.

Шаффер в 1981 г. предложил использовать понятие **минимальная жизнеспособная популяция** (МЖП): "минимальная жизнеспособная популяция для данного вида в данном местообитании – это наименьшая изолированная популяция, имеющая 99 % шансов сохраниться на 1000 лет, несмотря на прогнозируемое воздействие демографических, природных и случайных генетических катастроф".

Считается, что для сохранения видов *позвоночных* необходимо 500–5000 особей, поскольку это количество обеспечивает сохранение генетического разнообразия. Спасение такого количества животных, может оказаться достаточным для того, чтобы катастрофические годы пережило хотя бы минимальное число особей, необходимое для восстановления популяции до прежнего уровня. Для видов, популяции которых сильно меняют свои размеры, например некоторых беспозвоночных и однолетних растений, достаточной считается популяция в 10 тыс. особей.

После того как для вида установлен размер МЖП, следует определить **минимальную динамичную площадь местообитаний** (МДП), необ-

ходимую для сохранения МЖП. По существующим оценкам, для поддержания популяций многих мелких млекопитающих необходимы заповедники площадью от 10 000 до 100 000 га. А чтобы сохранить в Канаде популяции имеющих большие индивидуальные участки **медведей гризли**, требуются огромные площади: 49 000 кв. км для 50 особей и 2 420 000 кв. км для 1000 особей.

*Один из примеров определения МЖП относится к 120 популяциям **снежных баранов** (*Ovis canadensis*), обитающих в пустынях юго-запада США. Некоторые из этих популяций наблюдали в течение 70 лет. Изучение привело к поразительным результатам. Оказалось, что 100 % популяций, насчитывающих менее 50 животных, вымерло в течение 50 лет, в то время как практически все популяции, включающие более 100 особей, сохранились на весь этот период. Вывод: маленькие популяции особенно уязвимы.*

9.2. Долгосрочный мониторинг видов и экосистем

*Долгосрочный мониторинг процессов в экосистемах (температура, режим осадков, влажность, почвенная кислотность, качество вод, скорость потоков, почвенная эрозия, видовой состав, растительный покров, количество биомассы на каждом трофическом уровне и т.д) и численности популяции (количество особей определенного вида) **необходим, поскольку иначе невозможно отличить годовые естественные колебания год от года от долговременных тенденций.** Например, популяции многих амфибий, насекомых и однолетних растений сильно меняются год от года. Поэтому для того, чтобы определить, действительно ли вид снижает свою численность или просто текущий год отличается естественным циклическим падением численности популяции, требуются многолетние данные. Например, наблюдения в течение 40 лет за двумя видами фламинго в Южной Африке показали, что наибольшее количество птенцов покидает гнездо только в года с высоким количеством осадков.*

Некоторые изменения в природе могут на много лет отставать от своих первопричин, поэтому для их понимания необходимо выявление всей цепочки событий в экосистемах. Например, кислые дожди и другие загрязнения воздуха могут ослабить и погубить деревья в течение десятилетий, что влечет за собой увеличение смыва почвы в поверхностные воды и, соответственно, превращение водной среды в непригодную для личинок некоторых редких видов насекомых. В этом случае причина (загрязнение воздуха) возникла за десятилетия до того, как проявился ее эффект (исчезновение насекомых).

9.3. Создание новых популяций

Для создания новых популяций животных и растений используют **три базовых подхода**. Программа **реинтродукции** предусматривает выпуск рожденных в неволе или отловленных в природе особей в ту область их исторического ареала, где этот вид уже больше не встречается. *Главная задача программы реинтродукции – создать новую популяцию в её естественной среде обитания.* Например, в 1995 г. была начата программа по реинтродукции *серых волков* в Йеллоустоунский национальный парк в США.

Обычно животных выпускают в том месте или вблизи от него, где они или их предки были отловлены. А иногда животных выпускают и в других местах в пределах их ареала. Это приходится делать при создании новой охраняемой территории, если существующая популяция находится перед новой угрозой или когда существуют естественные или искусственные барьеры для естественного распространения вида.

Вторая программа – **увеличения численности** – предусматривает выпуск животных в существующую популяцию для увеличения ее размера и генного пула. Для этого животных либо отлавливают в природе, либо выращивают в неволе.

Пример особой программы: когда только что вылупившихся морских черепашат передерживают в неволе, пока они не выйдут из самого уязвимого молодого возраста, а затем выпускают обратно в природу.

Программа по **интродукции** включает перенос растений и животных в области, находящиеся *вне их исторических ареалов*, в надежде, что они создадут новые популяции. Такой подход оправдан, когда окружающая среда в историческом ареале вида разрушена до такой степени, что вид не может там больше жить.

Выпускаемые животные первое время после своего освобождения требуют особой заботы и помощи, поэтому практикуют так называемое "**мягкое освобождение**". Животных могут кормить и защищать в том месте, где их выпустили на волю до тех пор, пока они не научатся обеспечивать себя сами, или первое время содержат их в клетках.

10. Стратегии сохранения *e x s i t u*

Для многих редких видов сохранение в дикой природе, т. е. *in situ*, уже не может спасти их от гибели. В таких случаях единственный способ предотвратить вымирание вида – это *поддерживать вид в искусственных условиях под присмотром человека*. Такая стратегия называется *ex situ*. Уже есть ряд животных, вымерших в дикой природе, но сохранившихся в неволе, например **олень Давида** (*Elaphurus davidianus*). **Красное дерево Франклина** растет только в питомниках и уже больше не встречается в диких условиях.

Сохранение животных *ex situ* осуществляется в зоопарках, специальных фермах, аквариумах. Растения сохраняют в ботанических садах, дендрариях и банках семян.

Сохранение ex situ недешево. Стоимость содержания в зоопарке африканских слонов и черных носорогов в 50 раз больше, чем защита такого же количества особей в национальных парках в Восточной Африке. Содержание зоопарков в США обходится около 1 млрд долл. в год.

Главная заслуга **зоопарков** - разработка технологий создания размножающихся популяций редких и исчезающих видов, например снежного барса и орангутана, а также новых методов возвращения видов в природу. Те же задачи решают и **аквариумы**.

*В настоящее время в аквариумах содержится приблизительно 600 тыс. особей рыб, отловленных в дикой природе. Основные усилия сегодня направлены на развитие технологий по разведению и содержанию редких видов рыб в аквариумах с тем, чтобы потом выпустить их в природу или уменьшить необходимость отлова диких видов. Особенно велика роль аквариумов в сохранении **исчезающих китообразных**. Сотрудники аквариумов часто откликаются на просьбы общественности о помощи китам, выбросившимся на берег или потерявшим ориентацию на мелководье.*

В 1600 **ботанических садах** мира находятся крупнейшие коллекции живых растений, которые представляют собой главный ресурс для мер по сохранению растений. Сегодня в ботанических садах всего мира растет 4 млн растений, представляющих 80 тыс. видов, то есть приблизительно 30 % флоры мира. К тому же ботанические сады важны для просвещения общественности в области сохранения природы, поскольку ежегодно их посещает около 150 млн человек.

В крупнейшем в мире ботаническом саду, Королевском ботаническом саду (Англия), культивируются 25 тыс. видов растений - это около 10 % всех видов в мире, из которых 2700 относятся к исчезающим. В Калифорнии специализированный сосновый дендрарий выращивает 72 из 110 существующих в мире видов сосны, а крупнейший ботанический сад в ЮАР культивирует 25 % всех произрастающих в стране видов растений.

Существуют также **банки семян**, собранных с диких и культивируемых растений. В таких банках семена хранятся при низкой температуре и влажности, сохраняя всхожесть. В мире существует около 50 банков семян.

Хотя банки семян обладают большим потенциалом для сохранения редких и исчезающих видов, они тоже испытывают определенные сложности. Если ломается оборудование или падает напряжение в сети, то вся замороженная коллекция может быть испорчена. Даже при холодном хранении семена постепенно теряют свою всхожесть из-за истощения энергетических запасов и накопления вредных мутаций. Чтобы преодолеть это постепенное ухудшение качества семян, необходимо периодически проращивать партии семян, доводить взрослые растения до зрелого состояния и собирать с них на хранение новые образцы семян. Для банков семян с большими коллекциями такое тестирование и обновление образцов семян может оказаться трудной задачей.

Часто гены, ответственные за устойчивость к определенному заболеванию или вредителю, обнаруживаются только у одного сорта культуры, так называемых **местных сортов**, растущих лишь в одной маленькой области мира. Банки семян обеспечивают сохранение этого **генетического разнообразия**, в отличие от крестьян, которые избегают сортов местных культур в угоду стандартным высокоурожайным сортам. Пример: фермеры Шри-Ланки до конца 1950-х годов выращивали 2000 сортов риса, а потом перешли на 5 высокоурожайных сортов.

Примерно у 15 % видов растений в мире семена не выдерживают хранения при низких температурах, они должны немедленно прорасти или погибнуть. Обычно это растения тропической зоны. Семена многих промышленно важных тропических плодовых деревьев, строевого леса и плантационных культур, таких как кофе и каучук, хранить невозможно. Некоторые из этих видов растений можно держать в виде культуры тканей или размножать черенками материнского растения. Однако эти методики более дороги, чем выращивание растений из семян.

11. Охраняемые территории

Наиболее эффективный путь сохранения биологического разнообразия – это создание охраняемых территорий (заповедников). Биологические сообщества сильно различаются по степени повреждения человеком. Очень мало нетронутых; их можно найти на дне океана или в отдаленных частях дождливых лесов Амазонки. При организации заповедника важно найти *разумный компромисс* между защитой биологического разнообразия и обеспечением ресурсами местного населения.

Классификация охраняемых территорий

I. **Заповедники** (строго охраняемые территории) сохраняют виды и природные процессы по возможности в нетронutom состоянии. Это образцы биологического разнообразия для изучения, образования и мониторинга окружающей среды.

II. **Национальные парки** – это большие территории с живописной и богатой природой, предназначены для защиты одной и более экосистем с научной и образовательной целями, а также для отдыха. Эти территории обычно не используются для коммерческой эксплуатации ресурсов.

III. **Национальные памятники природы** несколько меньше и предназначены для сохранения уникальных биологических, геологических и культурных объектов, представляющих специальный интерес.

IV. **Управляемые природные заповедники** похожи на строго охраняемые территории, но в них допускается определенная человеческая деятельность. Последняя может включать удаление экзотических видов и контролируемые палы, которые иногда требуются для поддержания характеристик сообщества. Иногда допускается в определенных пределах сбор урожая.

V. **Охраняемые красивые ландшафты и виды на море** дают возможность местному населению традиционно пользоваться окружающей средой без ее разрушения. На этих территориях могут находиться рыбацкие деревушки, сады и пастбища, объекты для туризма и отдыха.

VI. Защищаемые территории с контролируемым использованием ресурсов, включающих воду, дикую природу, выпас скота, рубку леса, туризм и ловлю рыбы в режиме, гарантирующем сохранение биологического разнообразия. Эти территории часто бывают большими и на них допускается как современное, так и традиционное использование природных ресурсов.

Из этих категорий только первые пять могут рассматриваться как действительно охраняемые территории, поскольку здесь управление средой обитания производится исключительно в интересах сохранения биоразнообразия.

На 1998 год в мире насчитывалось около 4500 строго охраняемых территорий (категории I–III), которые покрывали 500 млн га, и 5899 частично охраняемых территорий (категории IV–V), покрывавших 348 млн га. На первый взгляд, эти цифры кажутся впечатляющими, но они составляют лишь 6 % поверхности суши. И только 4 % общей поверхности суши попадает под режим строгой охраны в статусе научных заповедников, национальных парков, национальных памятников природы. Кроме того, соотношение охраняемых и неохраняемых территорий сильно варьирует в разных странах от 25 % в Германии и Австрии и 19 % в Великобритании до очень низкого процента в других странах, таких как Россия (1,2 %), Греция (0,8 %), Турция (0,3 %). Самая большая охраняемая территория в мире находится в Гренландии и составляет 92 млн га.

Сохранение морских территорий отстает от охраны суши. В настоящее время только 1 % морских территорий включены в число охраняемых, в то время как для сохранения уменьшающихся рыбных запасов требуется придать такой статус 20 % территорий. Половину общей площади занимают три самых больших охраняемых территории: морской парк Большого барьерного рифа в Австралии, Галапагосский морской парк в Эквадоре и резервация Северного моря в Нидерландах.

12. Сохранение природы и устойчивое развитие

Усилия по сохранению биоразнообразия часто вступают в конфликт с человеческими потребностями. Все больше биологов признают необходимость **устойчивого развития**, т. е. такого экономического развития, которое удовлетворяет человеческим потребностям в области ресурсов и трудоустройства, но при условии минимизации воздействия на природу, в основном за счёт улучшения организации и структуры текущего развития и ограничения роста.

При возникновении противоречий ученые и граждане должны тщательно изучить все проблемы, определить какие группы защищают какие позиции и почему, а затем принять осторожные решения, которые в наилучшей степени отвечали бы противоречивым потребностям человеческого общества и защищали бы биоразнообразие. Подобные противоречия нуждаются в компромиссе.

Биологи, и вы в том числе, должны разъяснять широкому кругу людей, какие серьёзные проблемы могут возникнуть из-за потери биологического разнообразия. Вот яркий пример того, как можно изменить общественные взгляды. Когда правительство города Остин (Austin), Техас, стало планировать уничтожение сотен тысяч мексиканских хвостатых летучих мышей (*Tadarida brasiliensis*), которые жили под городским мостом, зоолог Таттл со своими коллегами провели успешную рекламную кампанию и убедили людей, что за летучими мышами очень интересно наблюдать, что они имеют очень важное значение в контроле за популяциями вредных насекомых на большой территории. Ситуация изменилась настолько, что теперь правительство защищает летучих мышей, как городскую достопримечательность, а жители и туристы собираются каждый вечер, чтобы наблюдать за их вылетом.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Биология с основами экологии [Текст] : учебник / под ред. А. С. Лукаткина. – Москва : Академия, 2008. – 397 с.
2. Мамонтов, С. Г. Биология [Текст] : учебник / С. Г. Мамонтов, В. Б. Захаров, Т. А. Козлова. – 2-е изд., стер. – Москва : Академия, 2008. – 568 с.
3. Пехов, А. П. Биология с основами экологии [Текст] : учебник / А. П. Пехов. – 2-е изд., испр. и доп. – Санкт-Петербург : Лань, 2004. – 688 с.
4. Биология [Текст] : учебник. Кн. 1 / под ред. В. Н. Ярыгина. – 5-е испр. и доп. – Москва : Высшая школа, 2003. – 432 с.
5. Биология [Текст] : учебник. Кн. 2 / под ред. В. Н. Ярыгина. – 5-е испр. и доп. – Москва : Высшая школа, 2003. – 334 с.
6. Константинов, В. М. Общая биология [Текст] : учебник / В. М. Константинов, А. Г. Резанов, Е. О. Фадеева. – Москва : Академия, 2003. – 256 с.
7. Вахненко, Д. В. Биология с основами экологии [Текст] : учеб. для вузов / Д. В. Вахненко, Т. С. Гарнизоненко, С. И. Колесников ; под ред. В. Н. Думбая. – Ростов на Дону : Феникс, 2003. – 512 с.
8. Грин, Н. Биология [Текст] : в 3-х т. : пер. с англ. / Н. Грин, У. Статут, Д. Тейлор. – Москва : Мир, 1990. – 3 т.
9. Билич, Г. Л. Цитология [Текст] : учебник / Г. Л. Билич, Г. С. Катинас, Л. В. Назарова. – Санкт-Петербург : ДЕАН, 1999. – 112 с.
10. Примак, Р. Б. Основы сохранения биоразнообразия [Текст] : пер. с англ. / Р. Б. Примак. – Москва : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. – 256 с.

Учебное издание

Дармов Илья Владимирович

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Подписано к использованию 09.12.2014. Заказ № 2266.

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Вятский государственный университет»

610000, г. Киров, ул. Московская, 36, тел.: (8332) 64-23-56, <http://vyatsu.ru>