

Министерство образования и науки Республики Казахстан
Костанайский государственный университет имени А.Байтурсынова
Кафедра биологии и химии

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ

Учебно-методический комплекс дисциплины
Специальность 6М060700-Биология

Костанай, 2017

Составитель:

Султангазина Г.Ж., к.б.н., доцент кафедры биологии и химии
12.06.2017г.

Пересмотрен и рекомендован на заседании кафедры биологии и химии
от 14.06.2017 г. протокол № 6

Зав. кафедрой _____ Г.Султангазина

Одобрено методическим советом Аграрно-биологического факультета
от 14.06.2017 г. протокол № 6

Председатель методического совета _____ М.Шепелев

Содержание учебно-методического комплекса дисциплины Современные проблемы биологии

Ф. 4-30

№ п/п	Перечень документов	Примечание
1	Типовая учебная программа (копия)	
2	Рабочая учебная программа дисциплины	*
3	Программа дисциплины для обучающихся (Syllabus)	*
4	Карта учебно-методической обеспеченности дисциплины	*
5	Лекционный комплекс	*
6	Планы практических (семинарских) занятий	*
7	Методические рекомендации по изучению дисциплины	*
8	Методические рекомендации и указания по типовым расчетам, выполнению лабораторных работ, расчетно-графических работ, курсовых проектов (работ)	
9	Материалы для самостоятельной работы обучающихся (наборы текстов домашних заданий, материалы самоконтроля, задания по выполнению текущих видов работ, рефератов и других домашних заданий с указанием трудоемкости и литературы)	*
10	Материалы по контролю и оценке учебных достижений обучающихся (письменные контрольные задания, тестовые задания, вопросы к рубежным контролям, вопросы к экзаменам и др.)	*
11	Программное и мультимедийное сопровождение учебных занятий	*
12	Перечень специализированных аудиторий, кабинетов, лабораторий	*

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ
КАЗАХСТАН

РГП «Костанайский
государственный
университет
имени А. Байтурсынова»

Аграрно-биологический
факультет

Утверждаю
Проректор по учебной и
воспитательной работе
_____ А.Абсадыков
_____ 2016 г.

Кафедра биологии и химии

**РАБОЧАЯ УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА
(Syllabus)**

дисциплины	Современные проблемы биологии
специальность	6М060700–Биология
всего кредитов	3 KZ / 5 ECTS

Костанай, 2016

Рабочая учебная программа составлена Султангазиной Г.Ж., к.б.н., доцентом
15.06.2016 г. _____

Рассмотрена и рекомендована на заседании кафедры биологии и химии
от 18.06.2016 г. протокол № 6

Зав. кафедрой _____ Г.Султангазина

Одобрена методическим советом Аграрно-биологического факультета
от 29.06.2016 г. протокол № 6

Председатель методического совета _____ М. Шепелев

1 Описание дисциплины:

Дисциплина «Современные проблемы биологии» является элективной профилирующей дисциплиной.

Данная дисциплина формирует профессиональные знания и умения при освоении специальности. Дисциплина «Современные проблемы биологии» изучает актуальные проблемы современной и клеточной биологии, генетики, физиологии, антропологии, экологии, теоретической биологии, эволюционной теории.

Пререквизиты: Клеточная биология, Современные вопросы систематики высших растений.

Постреквизиты: НИРМ, написание магистерской диссертации.

Цель дисциплины: Знакомство с актуальными проблемами и перспективными направлениями биологических наук.

Задачи:

- ознакомиться с методологическими достижениями и перспективными направлениями развития основных биологических дисциплин;
- закрепление умений и навыков самостоятельной работы по реферированию научных статей на русском и иностранных языках;
- умение анализировать и сопоставлять результаты собственных научных исследований с литературными сведениями.

При изучении курса обучающиеся должны:

знать:

- историю развития науки, выявление основных направлений научных разработок современной биологии;
- законы возникновения и развития жизни на Земле;
- методологические достижения и актуальные проблемы современной и клеточной биологии, генетики, физиологии, антропологии, экологии, теоретической биологии, эволюционной теории.

уметь:

- использовать разнообразные методы исследования (сравнительно-морфологический, палеоботанический, онтогенетический, физиолого-биохимический, цитологический) в различных сферах профессиональной деятельности;
- проводить полевые и лабораторные эксперименты по изучению растений;
- планировать эксперимент, вести протоколы опытов, писать отчеты по проведенному исследованию;
- применять математические методы обработки экспериментальных данных.

владеть навыками:

- использования научных методов познания природы;
- готовности принимать управленческие решения в условиях различных мнений;

быть компетентными:

- в области знаний по дисциплине «Современные проблемы биологии»;
- извлекать и использовать информацию из различных источников.

2 Содержание дисциплины

Модуль 1 Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе

1.1 Проблемы биологии в XXI веке

Механизмы происхождения жизни, её изменчивости и эволюции – три проблемы биологии как науки. Открытие и расшифровка генетического кода, основных звеньев синтеза белка, многих метаболических процессов в живой клетке и т.д. Работы по расшифровке генома человека, растений и животных. Расшифровка геномов, процессы их дифференцирования и развития. Создание новых искусственных геномов. Замена дефектных участков геномов, контроль за активностью геномов. Методы и подходы хромосомной инженерии. Проблемы коррекции этапов развития. Физико-генетические функции организма: для растений – фотосинтез, азотофиксация и др., для животных – поведение, стресс – реактивность и др. Уровни биологического исследования от молекулярного до популяционного.

1.2 Актуальные проблемы биологии

Представление о сущности жизни. Определения жизни как явления во Вселенной. Живые и неживые системы. Уровни организации живых систем и живого вещества на Земле.

Происхождение жизни на Земле, основные гипотезы (гипотеза сотворения, гипотеза стационарного состояния, гипотеза панспермии, гипотеза самопроизвольного зарождения, гипотеза биохимической эволюции).

Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе. Видовые формы живого вещества как функциональные элементы биосферы.

Естественная система живых организмов. Принципы классификации. Современные классификационные системы, как отражение представлений о темпах эволюции. Развитие представлений о биоразнообразии. Современное представление теории вида.

Модуль 2 Методологические достижения и перспективные направления физиологии, генетики, антропологии, эволюционной теории

2.1 Методологические достижения и перспективные направления физиологии

Эколого-физиологические проблемы адаптации к различным факторам среды обитания. Адаптация организма к экстремальным факторам среды. Механизмы адаптации на клеточном, тканевом, органном, организменном уровнях. Космическая биология и медицина. Стресс-реакция, её роль в формировании адаптационных механизмов.

Методологические достижения и перспективные направления молекулярной клеточной биологии.

Синтез ДНК и теломераза. Экспрессия генов и транскрипционные факторы. Образование белков - трансляция, фолдинг-, модификация. Структура биомембран и участие в межклеточных взаимодействиях. Передача внешнего сигнала в клетку и внутриклеточные медиаторы. Клеточный цикл, апоптоз. онкогенез.

Методологические достижения и перспективные направления биологии развития. Современные представления об индукционном процессе. Работы П. Ньюкопа по эмбриональной индукции.

Многоуровневая организация структуры управления дифференцировками. Нелинейность механизма управления дифференцировками. Бейесовская модель процесса детерминации зародышевых структур.

2.2 Методологические достижения и перспективные направления генетики. Успехи молекулярной генетики

Проблемы современной генетики. Локализация гена в группах сцепления. Картирование генов с помощью хромосомных перестроек. Картирование генов с помощью соматического кроссинговера. Структурная организация генома эукариот и прокариот. Развитие представлений о гене. Строение и функционирование хромосом. Генетический контроль некоторых аспектов поведения человека. Генетический контроль формирования психологических характеристик человека.

Мобильные элементы генома эукариот и прокариот. Транспозоны, ретротранспозоны. Операционный принцип организации генов прокариот. Структурно-регуляторный принцип строения генов эукариот. Молекулярное клонирование. Векторы для молекулярного клонирования. Иммуногенетика. Онкогенетика.

Новейшие направления биологических исследований. Молекулярная биология; молекулярная генетика; вирусология, проблемы биологии развития; космическая биология: применение математики и кибернетики в биологии.

2.3 Методологические достижения и перспективные направления антропологии. Методологические достижения и перспективные направления в эволюционной теории.

Современные представления о происхождении и эволюции человека. Движущие силы, антропогенеза. Роль социальных факторов в смене исторических видов рода Человек. Исторические подвиды Человека разумного. Современные популяционно-генетические тенденции в эволюции человека.

Современная биоэкология. Структура и задачи экологии. Экологические системы. Экологическая ниша. Взаимосвязь формы и функции. Моделирование в экологии. Мониторинг и экологическое прогнозирование. Проблемы экологии человека.

Синтетическая теория эволюции в свете современных представлений о механизмах микро- и макроэволюции: эволюционная палеонтология;

эволюционная морфология животных; эволюционная гистология; эволюционная биологическая химия.

Теоретическая биология. Представления о содержании теоретической биологии: Э.С. Бауэр и А.Г. Гурвич о принципе устойчивой неравновесности живых систем как основной характеристике всех жизненных явлений. Л. Берталанфи о применении системного подхода к рассмотрению любых биологических объектов (живые индивидуальные и надиндивидуальные тела как открытые системы, находящиеся в состоянии динамического равновесия).

3 Список рекомендуемой литературы

Основная:

- 1 Мушкамбаров Н.Н. Молекулярная биология/ Н.Н. Мушкамбаров. С. Л. Кузнецов. - М., 2003.
- 2 Рис Э. Введение в молекулярную биологию: От клеток к атому/ Э. Рис, М. Стернберг. - М.: Мир, 2002.
- 3 Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М: Академия, 2001. - 426 с.
- 4 Яблоков А.В. Эволюционное учение. М.:Высшая школа, 2004. - 311 с.
- 5 Беясова Н.А. Биохимия и молекулярная биология. Минск: Книжный дом, 2004 - 416 с.
- 6 Коничев А.С. Молекулярная биология. М: Академия, 2005 - 398 с.

Дополнительная:

- 7 Корочкин Л.И. (ред.). Геном, клонирование, происхождение человека. Фрязино. Изд. «Век-2», 2004, 222 С.
- 8 Курчанов Н.А. Антропология и концепции биологии. С-П. СпецЛит, 2007, 192 С.
- 9 Джумалиев М.К. Биоразнообразие животного мира (птицы). Алматы:Қазақ университеті, 2004. - 230 с.
- 10 Лебедева Н.В. Биологическое разнообразие. М:ВЛАДОС, 2004. - 432 с.
- 11 Паршина Г.Н. Биоразнообразие растений. Алматы: Қазақ университеті, 2006. - 306 с.

Приложение

Программа дисциплины для обучающихся

Приложение к рабочей учебной программе (Syllabus)
Программа дисциплины для обучающихся
на 2017-2018 учебный год
SPB 6308-Современные проблемы биологии

1. Основная информация							
Факультет		Аграрно-биологический					
Специальность		6М060700-Биология					
Курс	2	Семестр	1	Форма обуч.	очн.	Прогр.обуч.	послевузовская
Цикл дисциплины		ПД		Компонент		КВ	
Кол-во кредитов		ЗКЗ / 5 ECTS		Количество часов		135	
Место проведения занятий		Корпус 2 ауд. 420					
Руководитель программы		Султангазина Гульнара Жалеловна					
Преподаватель							
Время консультаций (СРОП инд.)		1-я неделя		2-я неделя		3-я неделя	
Согласно графика занятий на кафедре							
2 Пререквизиты и постреквизиты							
Пререквизиты		Клеточная биология, Современные вопросы систематики высших растений					
Постреквизиты		НИРМ, написание магистерской диссертации					
3 Цель и задачи дисциплины							
Цель	Знакомство с актуальными проблемами и перспективными направлениями биологических наук						
Задачи	- Знакомство с методологическими достижениями и перспективными направлениями развития основных биологических дисциплин; - закрепление умений и навыков самостоятельной работы по реферированию научных статей на русском и иностранных языках; - умение анализировать и сопоставлять результаты собственных научных исследований с литературными сведениями.						
4 Распределение академических часов							
Всего		Лек.	Практ.	СРМП инд	СРМ	Форма контроля	
Зкредита, 135часов		5	40	25	65	Экзамен	
5 Содержание дисциплины							
Дисциплина «Современные проблемы биологии» является дисциплиной по выбору. Содержание программы курса базируется на биолого-экологических знаниях и раскрывает фундаментальные представления наук о жизни на более глубоком естественнонаучном и философском уровне, дает возможность рассмотреть основные понятия и законы биологии применительно к биологическим системам различной степени сложности.							
6 Политика курса							
1 Изучение курса должно быть активным, магистрант должен регулярно, систематически готовиться к занятиям и выполнять все задания СРО. Магистрант должен приходить подготовленным на лекции и лабораторные занятия 2 Все виды контролей могут пересдаваться только один раз при получении отрицательной оценки. При этом баллы уменьшаются с коэффициентом 0,8. С положительной оценки пересдавать нельзя. Магистрант не должен без уважительных причин пропускать занятия. При пропусках занятий по уважительной причине обучающийся должен обязательно их отработать в установленные сроки в присутствии преподавателя или лаборанта. Все задания по самостоятельной работе должны сдаваться в установленные сроки. Если задания сдаются не во время, то оценка по ним будет выставляться с понижающим коэффициентом 0,8.							
7 Список рекомендуемой литературы							
Основная	1 Мушкамбаров Н.Н. Молекулярная биология/ Н.Н. Мушкамбаров. С. Л. Кузнецов. - М., 2003. 2 Рис Э. Введение в молекулярную биологию: От клеток к атому/ Э. Рис, М. Стернберг. - М.: Мир, 2002. 3 Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М: Академия, 2001. - 426 с. 4 Яблоков А.В. Эволюционное учение. М.:Высшая школа, 2004. - 311 с. 5 Белясова Н.А. Биохимия и молекулярная биология. Минск: Книжный дом, 2004 - 416 с. 6 Коничев А.С. Молекулярная биология. М: Академия, 2005 - 398 с.						
Дополнительная	7 Корочкин Л.И. (ред.). Геном, клонирование, происхождение человека. Фрязино. Изд. «Век-2», 2004, 222 С. 8 Курчанов Н.А. Антропология и концепции биологии. С-П. СпецЛит, 2007, 192 С. 9 Джумалиев М.К. Биоразнообразие животного мира (птицы). Алматы:Казак университеті,2004. - 230 с. 10 Лебедева Н.В. Биологическое разнообразие. М:ВЛАДОС, 2004. - 432 с. 11 Паршина Г.Н. Биоразнообразие растений. Алматы: Казак университеті, 2006. - 306 с.						

8 Календарно-тематический план

№ нед	Модуль	Темы лекций	ча сы	Темы практических занятий	ча сы
1	Модуль 1 Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе	Проблемы биологии в XXI веке.	1	Механизмы происхождения жизни, её изменчивости и эволюции – три проблемы биологии как науки. Открытие и расшифровка генетического кода, основных звеньев синтеза белка, многих метаболических процессов в живой клетке и т.д.	2
2				Работы по расшифровке генома человека, растений и животных. Расшифровка геномов, процессы их дифференцирования и развития. Создание новых искусственных геномов. Замена дефектных участков геномов, контроль за активностью геномов. Методы и подходы хромосомной инженерии.	3
3				Проблемы коррекции этапов развития. Физико-генетические функции организма: для растений – фотосинтез, азотификация и др., для животных – поведение, стресс – реактивность и др. Уровни биологического исследования от молекулярного до популяционного. Осмысление экспериментальных данных на эволюционно-популяционном уровне (молекула-клетка-организм-популяция).	3
4		Актуальные проблемы биологии.	1	Представление о сущности жизни. Определения жизни как явления во Вселенной. Живые и неживые системы. Уровни организации живых систем и живого вещества на Земле. Происхождение жизни на Земле, основные гипотезы (гипотеза сотворения, гипотеза стационарного состояния, гипотеза панспермии, гипотеза самопроизвольного зарождения, гипотеза биохимической эволюции).	2
5				Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе. Видовые формы живого вещества как функциональные элементы биосферы. Естественная система живых организмов. Принципы классификации. Современные классификационные системы, как отражение представлений о темпах эволюции. Развитие представлений о биоразнообразии.	3
6				Современное представление теории вида. Доклеточные формы организации живого вещества. Вирусы, плазмиды, прионы; их организация и место в биосфере. Клеточная форма жизни. Перспективные направления наук о биологическом многообразии. Проблема сохранения биоразнообразия.	3
7	Модуль 2 Методологические достижения и перспективные направления физиологии, генетики, антропологии, эволюционной теории	Методологические достижения и перспективные направления физиологии.	1	Эколого-физиологические проблемы адаптации к различным факторам среды обитания. Адаптация организма к экстремальным факторам среды. Механизмы адаптации на клеточном, тканевом, органном, организменном уровнях. Космически биология и медицина. Стресс-реакция, ее роль в формировании адаптационных механизмов. Методологические достижения и перспективные направления молекулярной клеточной биологии. Синтез ДНК и теломераза. Экспрессия генов и транскрипционные факторы	2
8				Образование белков - трансляция, фолдинг-, модификация. Структура биомембран и участие в межклеточных взаимодействиях. Передача внешнего сигнала в клетку и внутриклеточные медиаторы. Клеточный цикл, апоптоз. онкогенез. Методологические достижения и перспективные направления биологии развития. Современные представления об индукционном процессе. Работы П. Ньюкопа по эмбриональной индукции.	3
9				Многоуровневая организация структуры управления дифференцировками. Нелинейность механизма управления дифференцировками. Бейесовская модель процесса детерминации зародышевых структур.	3
10		Методологические достижения и перспективные направления генетики.	1	Проблемы современной генетики. Локализация гена в группах сцепления. Картирование генов с помощью хромосомных перестроек. Картирование генов с помощью соматического кроссинговера.	2
11				Структурная организация генома эукариот и прокариот. Развитие представлений о гене. Строение и функционирование хромосом. Генетический контроль некоторых аспектов поведения человека. Генетический контроль формирования психологических характеристик человека.	3
12				Успехи молекулярной генетики. Мобильные элементы генома эукариот и прокариот. Транспозоны, ретротранспозоны. Операционный принцип организации генов прокариот. Структурно-регуляторный принцип строения генов эукариот. Молекулярное клонирование. Векторы для молекулярного клонирования. Иммуногенетика. Онкогенетика.	3
13		Методологические достижения и перспективные направления антропологии и эволюционной теории.	1	Современные представления о происхождении и эволюции человека. Движущие силы, антропогенеза. Роль социальных факторов в смене исторических видов рода Человек. Исторические подвиды Человека разумного. Современные популяционно-генетические тенденции в эволюции человека.	2
14				Структура и задачи экологии. Экологические системы. Экологическая ниша. Взаимосвязь формы и функции. Моделирование в экологии. Мониторинг и экологическое прогнозирование. Проблемы экологии человека.	3
15				Синтетическая теория эволюции в свете современных представлений о механизмах микро- и макроэволюции: эволюционная палеонтология; эволюционная морфология животных; эволюционная гистология; эволюционная биологическая химия. Теоретическая биология. Представления о содержании теоретической биологии (Э.С. Бауэр и А.Г. Гурвич Л. Берталанфи).	3
		Итого часов	5	Итого часов	40

9 График выполнения и сдачи заданий по дисциплине

Виды контроля	Форма контроля	Баллы	Недели														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ТК	Выполнение практических работ	100			*	*			*					*			*
	ИДЗ	100				*			*			*				*	
РК	Коллоквиум	100								*							*
ИК	Экзамен устный	40															

Примечание 1. Обучающийся, набравший по итогам семестра не менее 50% максимального семестрового рейтинга, допускается к сдаче экзамена. Для получения положительной оценки необходимо на экзамене набрать не менее 50% максимального итогового рейтинга.

Примечание 2. При наличии пропусков лабораторных, практических занятий действует система отработок через выполнение и защиту работ по пропущенным занятиям.

Критерии оценки

Традиционная оценка	Отлично	Хорошо	Удовлетворительно	Неудовлетворительно
Баллы (max = 100 баллов)	90-100	75-89	50-74	0-49

******Все учебные достижения обучающегося оцениваются по 100 балльной шкале за каждое выполненное задание (ответ на занятиях, сдача домашнего задания, выполнение контрольной работы и др.), окончательный итог по аттестации подводится расчетом среднеарифметической суммы всех оценок по видам работы.

Таблица перевода оценок балльно-рейтинговой буквенной системы в оценки по ECTS

Оценка по букв. системе	A	A-	B+	B	B-	C+	C	C-	D+	D	F
%-ное содержание	95-100	90-94	85-89	80-84	75-79	70-74	65-69	60-64	55-59	50-54	0-49
Оценка по традиц. системе	Отлично		Хор	Хорошо		Удовл	Удовл			Удовл	Неудовл
Оценка по ECTS	A		B	C			D			E	FX, F

10 Задания на СРМ

№ п/п	Тема, задание, виды работ	Количество часов	Литература	Форма отчетности	Сроки сдачи, неделя
1	Основные открытия во второй половине XX века. Решение проблем продовольственного потенциала планеты, экология обитания человека, здоровье человека, энергетики на основе биотехнологии.	5,5	1-11	Аннотация на научные статьи	4
2	Улучшение растений путём трансгенеза. Гербицидоустойчивые сорта растений. Устойчивость растений к насекомым-вредителям. Устойчивость растений к вирусным и бактериальным заболеваниям. Животные – доноры белков, ферментов, гормонов, антител и т. д.	6	1-11	Составление списка библиографии по заданной теме.	7
3	Трансгенные растения и среда обитания человека. Трансгенные растения как биопродуценты белков медицинского назначения.	6	1-11	Составить глоссарий основных понятий по теме	10
4	Индивидуальная работа по теме научного исследования	6		ИР (реферат)	15
Другие виды работ по СРМ					
1	Подготовка к лекционным занятиям (0,5 ч. х кол-во зан.)	2,5			
2	Подготовка к практическим занятиям (0,5 ч. х кол-во зан.)	20			
3	Подготовка к лабораторным занятиям (1 ч. х кол-во зан.)	-			
4	Подготовка к текущим контрольным мероприятиям (1 ч. х вид контроля)	15			
5	Подготовка к рубежному контролю (2 ч. х 1РК)	4			
	Итого часов по СРМ	65			

Программа составлена Султангазиной Г.Ж. к.б.н., доцентом кафедры биологии и химии
12.06.2017 г.

Рассмотрена и утверждена на заседании кафедры биологии и химии
протокол от 14.06.2017 г. № 6

Зав. кафедрой

Г. Султангазина

ЛЕКЦИОННЫЙ КОМПЛЕКС

Тема 1 Проблемы биологии в XXI веке

Цели:

– познакомить с предметом и задачами дисциплины «Современные проблемы биологии»

План:

- 1 Предмет и задачи дисциплины «Современные проблемы биологии».
- 2 Теоретическое и гуманитарное значение общей биологии.
- 3 Основные концепции современной биологии

Биология - совокупность наук о жизни, о живой природе (греч. *bios* - жизнь, *logos* - учение). Современная биология - очень разнообразная и развитая область естествознания. Различают ряд частных биологических наук по объектам исследования, такие как зоология (о животных), ботаника (о растениях), микробиология (о бактериях), вирусология (о вирусах), и другие, еще более мелкие подразделения (орнитология - о птицах, ихтиология - о рыбах, альгология - о водорослях и т.д.). Другое подразделение биологических наук - по уровням организации и свойствам живой материи: молекулярная биология и биохимия (химические основы жизни), генетика (наследственность), цитология (клеточный уровень), эмбриология, биология развития (индивидуальное развитие организмов), анатомия и физиология (строение и принципы функционирования организмов), экология (взаимоотношения организмов с окружающей средой), теория эволюции (историческое развитие живой природы).

Живой мир очень многообразен. Существует около 2 млн видов животных, около 500 тыс. видов растений, сотни тысяч грибов, тысячи видов и еще больше штаммов (разновидностей) бактерий. Многие виды еще не описаны. Структурная сложность, типы питания, жизненные циклы, исторический возраст этих групп организмов очень сильно различаются (сравните хотя бы организацию и образ жизни человека и его домашних спутников - таракана, комнатного растения, микробов и вирусов). Но все организмы должны иметь нечто общее, что отличало бы их от неживой природы. Это - обмен веществ и энергии, способность к размножению и развитию, изменчивость и адаптивная эволюция. Выявлением и характеристикой этих общих свойств живых организмов и их системных комплексов с неживой природой занимается так называемая общая биология. По сути перед общей биологией стоит задача познать сущность жизни, ответить на вопрос - что есть жизнь. Именно эта общая концептуальная часть биологии предлагается в современной модели гуманитарного образования. Для чего это нужно?

Теоретическое и гуманитарное значение общей биологии состоит прежде всего в формировании материалистического мировоззрения. Основной вопрос философии - о соотношении материи (бытия) и сознания - по сути вопрос биологический. От выбора позиции (что первично - материя

или сознание) складывается либо материалистическое, либо идеалистическое понимание природы и общества, формируются принципиально разные подходы в пользовании объектами природы, в оценке социальных явлений, в выработке политических стратегий. К сожалению, многие политики и даже философы с необыкновенной легкостью отдают свои предпочтения различным (часто просто модным) идеалистическим построениям, порой даже не задаваясь вопросом о том, что такое материя. Развитие реальной демократии и свободы совести в нашей стране породили волну совершенно неосмысленного обращения людей к мистике, астрологии и прочим маргинальным проявлениям культуры. В то время как огромный массив накопленных реальных научных знаний остается для большинства населения неизвестным и невостребованным. Задачи средней школы в этом плане выполняются с низкой эффективностью. Поэтому общее естественнонаучное просвещение студентов гуманитарных специальностей стало актуальной задачей современного образования именно в плане становления научного мировоззрения.

Другая гуманитарная задача биологии состоит в формировании у современного человека экологического мышления, суть которого заключается в осознании себя частью природы и понимании необходимости охранять и рационально использовать природные ресурсы. Актуальность задачи несомненна, если учесть, что по некоторым прогнозам нынешние темпы и технологии промышленного освоения Земли уже через 50-100 лет приведут к необратимым изменениям среды обитания человечества. Это означало бы постепенное вымирание человека и большинства других объектов живой природы как биологических видов (что случилось, например, с динозаврами) и, в лучшем случае, замещение современных экологических сообществ новыми, более приспособленными к измененной среде обитания. Таким образом, понимание основ биологии и экологии необходимо каждому человеку и в особенности его технократической, гуманитарной и политической элите с целью сохранения и устойчивого развития биосферы Земли.

Практическое значение биологии состоит в том, что она является научной основой всех технологий производства продовольствия. Возможности экстенсивного воспроизводства продуктов питания на Земле практически исчерпаны. Целинные земли России и Казахстана, освоенные в 50-е и 60-е годы нашего столетия, явились чуть ли не последними резервами пахотных земель. Огромные площади ежегодно выводятся из сельскохозяйственного использования в результате их засоления, опустынивания, превращения в дно искусственных водоемов при строительстве гидроэлектростанций. По этим причинам современное сельское хозяйство обречено развиваться на основе интенсивных технологий. Простое возделывание овощей или пшеницы, выращивание скота, птицы и т.п. требует знания условий и динамики их размножения и роста, особенностей минерального и органического питания, совместимости с другими культурами, отношения к сорнякам, паразитам, бактериям и

вирусам, которыми буквально кишит наша общая среда обитания. Особое значение в 20 веке приобрели методы генетических модификаций и селекции объектов сельскохозяйственного производства. Выведение новых пород животных и сортов растений, приспособленных к конкретным местным условиям - давняя практика. Но современная селекция не может базироваться на основе проб и ошибок, она использует точные, математизированные законы генетики. В процветающих фермерских хозяйствах США и других развитых стран селекционно-генетическая работа столь же обычна и обязательна, как и ежедневная уборка коровника или прополка грядок. Генетик здесь одна из самых востребованных профессий. В последние годы быстрыми темпами развиваются и новые биотехнологии, основанные на генной и клеточной инженерии, клонировании, получении трансгенных (с пересаженными генами), или генетически модифицированных (GM), организмов. Освоенные вначале на бактериях, эти методы уже используются для получения химерных животных и растений с заранее спланированными свойствами. И хотя GM-технологии в растениеводстве и животноводстве встречают у потребителей настороженный прием, по сути речь идет о биотехнологической революции, о формировании новой культуры и практики природопользования. И все эти вопросы находятся в поле исследования современной биологии.

Совершенно особое гуманитарно-практическое значение имеет биология как теоретическая основа медицины. Причины и механизмы большинства патологий (болезней) кроются в нарушениях работы генов и их продуктов - клеточных белков. Понять эти причины и механизмы - значит наполовину решить и проблему их устранения или лечения больного человека. Взаимодействие клеток с вирусами, сожительство с бактериями, формирование иммунитета к новым и новым антигенам, возникновение неконтролируемого ракового роста клеток, молекулярная природа памяти, развитие наркозависимости, причины старения - это огромный и нескончаемый перечень проблем, решаемых сегодня медико-биологической наукой. Отдельной главой стоит производство современных лекарств, в котором химики-фармацевты все более уступают место молекулярно-клеточным биологам. Генно-клеточные инженерные технологии способны дать экологически и генетически чистые лекарства, а пересаженные гены могут вообще устранить хроническую болезнь, например, сахарный диабет. В последние годы впрямую встала и проблема искусственного производства человека. Искусственное оплодотворение (при необходимости преодолеть мужское бесплодие) - давно и успешно решаемая задача. Но появилась принципиально новая технология зачатия и размножения путем клонирования потомства вообще без мужских половых клеток. Пока это сделано на животных (в Японии с 1990 г. выводят клонированных коров, в Великобритании получена знаменитая овечка по кличке Долли), но и в отношении человека методических препятствий для клонирования уже нет. Зато возникает масса чисто гуманитарных, этических и даже юридических

проблем, решать которые можно имея хотя бы общее понимание биологического существа дела.

Говоря о методах науки в широком смысле, имеют в виду не конкретные технологические приемы (методики), а методологические принципы, подходы к изучению объектов, явлений, их связей. В общем методы биологии те же, что и в других естественных науках. Процесс научного познания принято разделять на две стадии: эмпирическую и теоретическую. Это разделение не абсолютно, так как эмпирическая стадия всегда развивается на основе предсуществующих теорий или гипотез, а на теоретической стадии обычно возникает необходимость в эмпирической проверке выдвигаемых новых гипотез.

На эмпирической стадии используются следующие методы. Наблюдение - изучение объектов живой природы в естественных условиях существования. Это - непосредственное наблюдение (в буквальном смысле) за поведением, расселением, размножением животных и растений в природе, визуальное или инструментальное определение характеристик организмов, их органов, клеток, химический анализ состава и обмена веществ. Для этих целей в современной биологии применяют как традиционные средства полевых исследований - от бинокля до глубоководных аппаратов с видеокамерами ночного видения, так и сложное лабораторное оборудование - микроскопы, в том числе спектральные и электронные, биохимические анализаторы, радиоактивные метки, ультрацентрифуги, разнообразную измерительную аппаратуру.

Экспериментальный метод (опыт) предполагает исследования живых объектов в условиях экстремального действия факторов среды - измененной температуры, освещенности или влажности, повышенной нагрузки, токсичности или радиоактивности, измененного режима или места развития (удаление или пересадка генов, клеток, органов, интродукция животных и растений, космические полеты и т.п.). Экспериментальный метод позволяет выявить скрытые свойства, потенции, пределы адаптивных (приспособительных) возможностей живых систем, степень их гибкости, надежности, изменчивости.

Сравнительный (исторический) метод выявляет эволюционные преобразования биологических видов и их сообществ. 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 останков в палеонтологической летописи. Любой из названных подходов требует количественного учета и математического описания структур и явлений. Биология все более становится точной наукой, хотя выявляемые в ней закономерности носят обычно вероятностный характер и описываются методами вариационной статистики. Это означает, что то или иное событие не строго детерминировано (предопределено), а ожидается с той или иной степенью вероятности. На основе выявляемых статистических закономерностей можно

осуществлять математическое моделирование биологических процессов и прогноз их развития. Например, можно построить модель состояния жизни в водоеме через энное время при изменении одного, двух или более параметров (температуры, концентрации солей, наличия хищников и др.). Такие приемы стали возможны благодаря проникновению в биологию идей и принципов кибернетики - науки об управлении.

Системный метод , как и кибернетический подход, относится к категории новых междисциплинарных методов исследования. Живые объекты рассматриваются как системы, то есть совокупности элементов с определенными отношениями. С учетом иерархичности живых систем каждый объект может рассматриваться одновременно как система и как элемент системы более высокого порядка. Поэтому принципы системной организации справедливы для всех уровней - от макромолекул до биосферы Земли.

Широкое развитие системного движения в современной науке, в том числе и в биологии, означает постепенный переход от анализа к синтезу. Анализ - это дискретный подход, углубление в структуру и функции отдельных элементов системы - внутри клетки, внутри организма, внутри экологического сообщества. Синтез означает интегративный подход, изучение целостных характеристик системы - клетки, организма, биоценоза. Исследование всегда совершается сначала от общего к частному - анализ, а потом от частного к общему, но на новом уровне познания этого общего - синтез. С аналитическим подходом в биологии связаны открытия химической и микроструктурной организации живых объектов, выяснение видового разнообразия среди животных, растений, микроорганизмов, выявление генетической неоднородности организмов внутри популяций и другие внутренние характеристики систем. Постепенно объем накопленных аналитических данных становился достаточным для перехода к их синтезу. Так возникли синтетическая теория эволюции, нейро-гуморальная физиология, современная иммунология, молекулярно-клеточная биология, новая мегасистематика организмов, основанная на их комплексной характеристике - от экологии и анатомии до молекулярной генетики. Решается актуальная задача современного естествознания - создание целостной биологической картины мира.

Повышение интереса к синтезу в науке свидетельствует о переходе от эмпирической к теоретической стадии познания. От получения фактов, через их обобщение начинается выдвижение новых гипотез, далее обычно следует их повторная эмпирическая проверка (новые наблюдения, эксперименты, сравнения, моделирования). Эмпирическая проверка ведет либо к опровержению гипотезы, либо к ее подтверждению с той или иной степенью вероятности. Высоко достоверные гипотезы становятся законами, из них слагаются теории. Но и эти законы, теории носят относительный характер, так как рано или поздно могут быть пересмотрены. Материал нашего пособия как раз и содержит такие общие теоретические, концептуальные положения современной биологии, хотя в определенной

мере мы будем приводить и их эмпирические обоснования. Для начала сформулируем эти положения в общем виде, чтобы яснее были видны конечные цели и пути нашего экскурса в общую биологию.

Основные концепции современной биологии

Та или иная естественнонаучная концепция представляет некую взаимосвязанную группу понятий, гипотез, теорий, объясняющих какое-нибудь фундаментальное явление или свойство природы. Основные биологические концепции объясняют феномен и свойства жизни. К настоящему времени еще не сложилась какая-либо определенная система биологических концепций. Разные авторы формулируют и комбинируют их по-разному, хотя суть от этого обычно не страдает. Мы предлагаем свой вариант из пяти концептуальных обобщений современной биологии.

1. Концепция системной многоуровневой организации жизни: все живые объекты являются системами разного уровня сложности. Биологические системы 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).

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 популяций организмов, наиболее приспособленных к меняющимся условиям среды. Формулируя концепции, мы использовали синтетический подход, хотя некоторые из них базируются преимущественно на одной-двух ключевых дисциплинах. Учащимся предлагается самим, используя общедоступную учебную литературу и комбинируя информацию из разных глав, найти дополнительный материал по предложенным концепциям современной биологии.

Литература: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7

Тема 2 Актуальные проблемы биологии

Цели:

- дать представление о сущности жизни;
- изучить уровни организации живой материи

План:

- 1 Концепция системной многоуровневой организации жизни
- 2 Уровни организации живой материи

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.

Теоретически системы могут быть открытыми или закрытыми - в зависимости от того, открыты или закрыты они для обмена с внешней средой веществом, энергией и информацией. Современное естествознание не находит абсолютно закрытых систем, хотя степень открытости безусловно варьирует. Таким образом, системный подход предполагает единство открытой системы с окружающей средой через посредство полупроницаемой пограничной поверхности (рис.1). Понятие «пограничной поверхности»

очень условно, так как может выражать совершенно различную по природе форму изоляции. Например, оболочка клетки или обшивка корабля выполнены из смеси или сплава химических веществ (белково-липидная пленка, стальные листы), птичья стая или студенческая группа объединены неуловимыми отношениями взаимопомощи или письменным распоряжением декана, солнечная система никаких оболочек не имеет, но удерживает свои границы за счет гравитационного поля.

Уровни организации живой материи

Живая материя представляет иерархию взаимосвязанных и взаимоподчиненных уровней организации. Иначе говоря - жизнь имеет многоуровневую организацию.

Между прочим, это означает, что любая система может рассматриваться как элемент более высокого уровня организации и, наоборот, элемент представляет систему для более низких уровней организации. То есть каждый уровень является одновременно и системой и элементом. Например, человек как организм является системой, состоящей из элементов-органов, и в то же время он сам является элементом - членом определенной популяции людей. Такой подход справедлив к любому живому объекту. В целом же принято рассматривать четыре уровня организации живых систем, что в значительной степени условно, так как в них можно выделить множество подуровней.

Дадим краткую характеристику структурно-функциональных (логических) уровней организации живых систем.

Молекулярно-генетический уровень

На уровне макромолекул степень сложности систем, по сравнению с обычными молекулами, растет. Однако этот уровень еще не достаточен для возникновения полноценной жизни.

Макромолекулами принято называть очень крупные, обычно полимерные (многозвенные) молекулы. В живых организмах различают четыре типа макромолекул: углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты. Они образуют химическую основу клеток, хотя некоторые углеводы и белки входят также в состав межклеточного вещества, обычно вместе с солями (основное вещество хряща, кости). Углеводы бывают простые - моносахариды (такие как глюкоза, лактоза) и сложные - полисахариды, образованные сотнями и тысячами соединенных моносахаридов. Некоторые полисахариды выполняют опорную функцию - целлюлоза (клетчатка) у растений, хитин у раков, насекомых, грибов. Но в основном углеводы используются как топливо для получения энергии (см. Тему 2).

Липиды, или жироподобные вещества, имеют длинные «хвосты» из углеродно-водородных единиц, прикрепленные к «головке» - видоизмененной молекуле глицерина. Хвосты отталкивают воду (гидрофобны), поэтому два слоя липидных молекул, обращенные друг к другу хвостами, образуют водо- и иононепроницаемую пленку - мембрану. Из мембран построены оболочки клеток и некоторых внутриклеточных

органов. Кроме того, липиды, как и углеводы, заключают в себе много энергии и используются в качестве топлива.

Белки - основные биополимеры, так как выполняют большинство жизненных функций (см. Тему 2). Белковая цепь - полипептид - сложена из большого числа (50-100-500 и более) мономеров - аминокислот (включают аминогруппу $-NH_2$ и кислотную группу $-COOH$). Имеется 20 разновидностей аминокислот, и чередование их беспорядочно (но строго определено для каждого вида белка), так что возможное разнообразие белковых цепей бесконечно велико, что и дает возможность белкам выполнять очень разные функции. Наибольшим разнообразием отличаются белки-ферменты - катализаторы биохимических реакций.

Нуклеиновые кислоты (от латинского *nucleus* - ядро) впервые были выделены из клеточных ядер и представляют самые сложные макромолекулы. Различают дезоксирибонуклеиновую кислоту - ДНК и рибонуклеиновую кислоту - РНК. ДНК - двухцепочечный полимер, РНК - одноцепочечный. Мономерами в обоих случаях являются довольно крупные и сложные молекулы - нуклеотиды. ДНК хранит информацию о структуре всех клеточных белков, РНК способствует ее реализации в момент синтеза новых белков (подробнее об этом см. Тему 3). Фрагмент ДНК, кодирующий структуру одной молекулы белка, называется геном. Макромолекулы обычно объединяются в макромолекулярные комплексы, или даже в особые структуры, называемые органами клетки (по аналогии с органами сложного организма). Типичными органами являются рибосомы - элементарные структуры, ведущие синтез белка, миофибриллы - сократимые нити в мышечных клетках, митохондрии - производители клеточной энергии, хромосомы - хранители ДНК, то есть генов. Макромолекулы и их комплексы, гены, клеточные органы отвечают за отдельные свойства жизни - наследственность, синтезы, движение, энергетический обмен и др., но и эти свойства могут проявляться только в системе целостной клетки. Даже вирусы, которые считаются внеклеточными формами жизни, вне клетки представляют фактически макромолекулярные кристаллы, не способные размножаться, синтезировать белки, усваивать энергию. Поэтому некоторые ученые вообще не считают вирусы живыми образованиями.

Таким образом, отдельные молекулярно-генетические структуры не обеспечивают того критического уровня сложности, который можно было бы назвать полноценной жизнью.

Литература: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7

Тема 3 Методологические достижения и перспективные направления физиологии

Цель:

- ознакомить с природой регуляции внутренней среды, механизмами саморегуляции;
- познакомить со структурной организацией белков;
- дать понятие о конформации белковой молекулы.
- познакомить со структурой ДНК и РНК;
- изучить основные классы РНК.

План:

- 1 Природа и регуляция внутренней среды.
- 2 Методологические достижения и перспективные направления молекулярной клеточной биологии. Синтез ДНК и теломеразы. Экспрессия генов и транскрипционные факторы.

1 Организм можно определить как физико-химическую систему, существующую в окружающей среде в стационарном состоянии. Именно эта способность живых систем сохранять стационарное состояние в условиях непрерывно меняющейся среды и обуславливает их выживание. Для обеспечения стационарного состояния у всех организмов от морфологически самых простых до наиболее сложных – выработались разнообразные анатомические, физиологические и поведенческие приспособления, служащие одной цели – сохранению постоянства внутренней среды.

Клод Бернар постоянно подчеркивал различие между внешней средой, в которой живут организмы, и внутренней средой, в которой находятся их отдельные клетки, и понимал, как важно, что бы внутренняя среда оставалась неизменной. Млекопитающие способны поддерживать температуру тела, не смотря на колебания окружающей температуры, вступают в действие механизмы саморегуляции, которые повышают температуру тела и препятствуют теплоотдаче. Системы саморегуляции действуют не только на уровне организма, но и на уровне клеток.

В 1932 г. Американский физиолог Уолтер Кэннон ввел термин гомеостаз (от греч. *homoios* – тот же; *statis* – стояние) для определения механизмов, поддерживающих и постоянство внутренней среды. Функции гомеостатических механизмов состоит в том, что они поддерживают стабильность клеточного окружения и тем самым обеспечивают независимость организма от внешней среды – в той мере, в какой эти механизмы эффективны.

Стабильность достигается благодаря определенной форме управления. Винер в 1948г. Дал науке об управлении название кибернетики (от греч. *Cybernetos* – рулевой) Кибернетика занимается, в частности, общими закономерностями регулирования в живых и не живых системах.

Живые системы рассматриваются как открытые системы поскольку они нуждаются в постоянном обмене веществами с окружающей средой. Основные компоненты любой системы управления показаны на рисунке

Регулятор

Вход > Детектор > Заданная величина (установка) > эффектор > Выход

Модулятор

Основные компоненты системы управления.

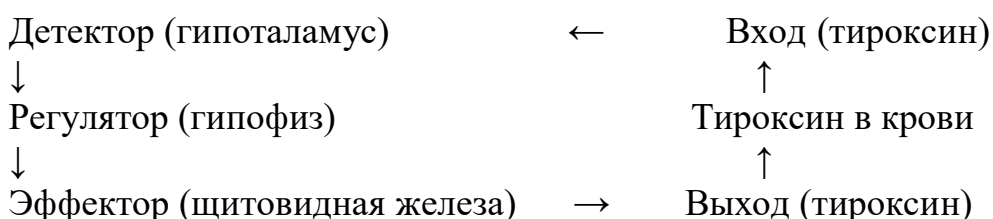
Меры эффективности всякой управляющей системы является степень отклонения регулируемого параметра от оптимального уровня и скорость возвращения к этому уровню. Системы управления основаны на таком соединении их компонентов, при котором выход может регулироваться входом, т.е. они действуют по принципу обратной связи. В большинстве систем с обратной связью выход служит одновременно входом. Существует два вида обратной связи – отрицательная и положительная. Первая более распространена в гомеостатических системах живых организмов. Отрицательная обратная связь повышает стабильность системы. При нарушении равновесия системы возникает ряд последствий, которые приводят к устранению этого нарушения и к возвращению системы в исходное состояние.

Примером биологических механизмов с отрицательной обратной связью может служить регуляция напряжения дыхательных газов в крови, частоты сердечных сокращений, артериального кровяного давления, уровней гормонов и метаболитов в крови, водного и электролитного баланса, регуляция РН и температуры тела.

Роль отрицательной обратной связи в регулировании секреции тироксина щитовидной железой можно показать схемой:

Модулятор

Отрицательная обратная связь



Пример простой биологической системы управления: регуляция секреции тироксина.

В этом случае модулятор состоит из трех компонентов – детектора, регулятора, эффектора.

Положительная обратная связь редко встречается в биологических системах, так как она приводит к не стабильности системы и экстремальным состояниям. Например, во время распространения нервного импульса деполяризация мембраны нейрона повышается ее проницаемость для Na⁺.

Ионы Na^+ входят в аксон через мембрану и вызывают дальнейшую деполяризацию, которая приводит к возникновению потенциала действия. В этом случае положительная обратная связь действует как усилитель ответа, величину которого ограничивают другие механизмы.

В организме существуют и более сложные регуляторные устройства. Эти механизмы включают дополнительные детекторы (физиологические системы раннего предупреждения) или дополнительные эффекторы (на случай отказа основных), действующие на разных уровнях. Например, терморецепторы кожи, играющие роль детекторов окружающей температуры, посылают импульсы в гипоталамус, который выполняет функцию модулятора и вносит коррективы раньше, чем успевает измениться температура крови.

Внутреннюю среду организма и ее регуляцию можно рассматривать на двух уровнях – уровне клеток и уровне ткани.

Клетка содержит цитоплазму, состав которой модулируется избирательной проницаемостью клеточной мембраны и активностью ферментов, зависящей от синтеза белков. Плазматическая мембрана позволяет проникать в клетки и выходить из них лишь определенным молекулам, и скорость обмена ими через мембрану строго регулируется возможностями диффузии, осмотическими градиентами.

В случае одноклеточных организмов не посредственным окружением является внешняя среда, которую они не как не могут контролировать. Если они обладают, какими то локомоторными механизмы, они могут перемещаться в более благоприятные условия. На сколько это возможно, они приспосабливаются к условиям существования и приобретают толерантность к ним.

Непосредственным окружением для клеток многоклеточных растений и животных служит межклеточная жидкость. У млекопитающих для всех живых клеток ближайшее окружение тканевая жидкость. Птицы и млекопитающие обладают наиболее совершенной регуляцией параметров тканевой жидкости – содержания в ней воды, газов, ионов, питательных веществ, гормонов, отходов метаболизма, pH и температуры. Эти параметры регулируются при участии одной или нескольких тканей, органов или систем органов.

У большинства животных механизм регуляции включает реакции со стороны желез внутренней секреции или нервной системы, которые координируются регуляторными центрами головного и спинного мозга.

Все метаболические системы работают наиболее эффективно лишь в узких пределах по обе стороны от оптимальных условий.

2 Молекулярная биология как самостоятельная наука, изучающая молекулярные основы жизнедеятельности клетки, возникла на рубеже 1940—1950 гг., когда была установлена генетическая роль дезоксирибо- нуклеиновых кислот (ДНК), а расшифровка структуры ДНК позволила описать в простых физико-химических терминах принцип передачи наследуемых признаков от родительской клетки к дочерним.

К этому времени история изучения нуклеиновых кислот насчитывала уже около восьмидесяти лет. Честь их открытия принадлежит выдающемуся швейцарскому биохимику Фридриху Мишеру, который в 1868—1872 гг. выделил из ядер клеток гноя и спермы лосося новое фосфорсодержащее вещество, названное им нуклеином. Впервые нуклеиновую кислоту, свободную от белков, получил Р. Альтман в 1889 г., который и ввел этот термин в биохимию. Разработка методов выделения и изучение химического состава нуклеиновых кислот были продолжены в лабораториях А. Косселя, У. Джонса, П. Левина, О. Гаммерстена, Дж. Гулланда и др. Усилиями этих ученых и их сотрудников удалось установить, что в природе существует два типа нуклеиновых кислот. Один из них содержит два пурина — аденин и гуанин, два пиримидина — Цитозин и тимин, остатки дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Другой вместо тимина содержит урацил, а вместо дезоксирибозы — рибозу. Так как дезоксирибонуклеиновые кислоты (в современной терминологии — дезоксирибонуклеиновые кислоты, ДНК) выделяли в основном из тимуса телят, а рибонуклеиновые кислоты (рибонуклеиновые кислоты, РНК) — из дрожжей и растений, то долгое время существовала уверенность в том, что ядра клеток животных содержат только ДНК, а ядра клеток растений — только РНК. И лишь к середине 1930-х годов было доказано, что ДНК и РНК содержатся в каждой живой клетке. Первостепенная роль в утверждении этого фундаментального положения принадлежит А. Н. Белозерскому, впервые выделившему ДНК из растений. С развитием методов цитохимии и гистохимии (Т. Касперссон, Ж. Браше и др.), а также методов фракционирования субклеточных структур (А. Дауне, А. Мирский, Дж. Паладе и др.) к концу 1940-х годов было установлено, что ДНК локализуется преимущественно в ядре, а РНК — в цитоплазме клеток.

К началу 1950-х годов были завершены работы по изучению принципов химического строения нуклеиновых кислот (А. Тодд, В. Кон и сотр.), когда было установлено строение их мономеров — нуклеозидов и нуклеотидов, и доказано, что и в ДНК, и в РНК нуклеотидные остатки связаны только 3'—5'-фосфодиэфирной связью. К этому же времени с помощью бумажной хроматографии были выяснены основные закономерности нуклеотидного состава ДНК и РНК (Э. Чаргафф и сотр.). В частности, было показано, что в ДНК аденин и тимин, гуанин и цитозин всегда содержатся в равных количествах; это имело принципиальное значение при установлении ее макромолекулярной структуры.

Выдающейся вехой в изучении нуклеиновых кислот стало открытие О. Эйвери и сотр. (1944). Они показали, что с помощью чистой ДНК наследуемый признак может быть перенесен из одной клетки в другую и что ДНК является носителем генетической информации. Это положение получило вскоре убедительное подтверждение в экспериментах А. Херши и М. Чейз с ДНК бактериофагов.

В 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик сумели правильно интерпретировать данные рентгеноструктурного анализа ДНК, накопленные в лабораториях Р. Франклин и М. Уилкинса, и на их основе построить модель пространственной структуры ДНК. Они показали, что макромолекула ДНК — это регулярная двойная спираль, в которой две полинуклеотидные цепи строго комплементарны друг другу. Из анализа модели следовало, что после расплетания двойной спирали на каждой из полинуклеотидных цепей может быть построена комплементарная ей новая, в результате чего образуются две дочерние молекулы, не отличимые от материнской ДНК. Через пять лет М. Мезельсон и Ф. Стайл экспериментально подтвердили этот механизм, а несколько раньше (1956) А. Корнберг открыл фермент ДНК-полимеразу, который на расплетенных цепях, как на матрицах, синтезирует новые, комплементарные им цепи ДНК.

Открытие генетической роли ДНК потребовало решения другой фундаментальной задачи — проблемы кода, с помощью которого нуклеотидный текст переводится на язык аминокислот — структурных единиц белка. Впервые эту задачу правильно сформулировал в начале 1950-х годов Г. Гамов, который предсказал, что этот код должен быть трехбуквенным и неперекрывающимся. Экспериментально общие свойства генетического кода были установлены Ф. Криком, С. Бреннером и сотр. к концу 1950-х — началу 1960-х годов. К этому же времени в общих чертах были выяснены функции и принципы структурной организации РНК. Были открыты рибосомы и рибосомные РНК (рРНК), транспортные РНК (тРНК) и, наконец, информационные (или «мессенджер», мРНК). Стало ясным, что в совокупности все эти РНК служат промежуточным звеном при переносе генетической информации от ДНК к белкам. Было доказано, что собственно биосинтез полипептидных цепей белка происходит на рибосомах, где генетическая информация, переписанная (транскрибированная) с ДНК в виде мРНК, транслируется с помощью тРНК. В 1959—1961 гг. П. Доти, А. С. Спириным и их сотр. было установлено, что все клеточные РНК представляют собой однотяжевые полинуклеотиды с характерной вторичной структурой, построенной из коротких двуспиральных участков, соединенных однотяжевыми участками. Несколько позже в лабораториях Дж. Уотсона, А. С. Спирина и М. Номуры были установлены принципы структурной организации рибосом.

В 1960 г. сразу в нескольких лабораториях был открыт фермент РНК-полимераза, осуществляющий синтез РНК на ДНК-матрицах. Таким образом, идея Ф. Крика о передаче генетической информации от ДНК к белку через РНК (ДНК — РНК — белок), высказанная им еще в середине 1950-х годов, приобрела конкретное содержание.

Генетический аминокислотный код был полностью расшифрован в 1961—1966 гг. усилиями лабораторий М. Ниренберга, С. Очоа и Г. Кораны.

Открытие основных компонентов систем транскрипции и трансляции послужило важным стимулом в изучении механизмов регуляции этих процессов. В 1961 г. Ф. Жакоб и Ж. Моно опубликовали схему регуляции

синтеза белков на уровне транскрипции при помощи регуляторных белков, а в 1966 г. У. Гилберт и Б. Мюллер-Хилл впервые выделили такой белок. Кроме того, оказалось, что РНК-полимераза сама является регулятором генной активности (Р. Б. Хесин, 1962—1966). Эти работы привели к открытию основных регуляторных генетических элементов — промоторов и терминаторов транскрипции.

В середине 1960-х годов начались исследования нуклеотидных последовательностей РНК. Первыми были определены первичные структуры тРНК (Р. Холли и сотр., 1965; А. А. Баев и сотр., 1967). Развитие техники фракционирования фрагментов нуклеиновых кислот и прежде всего геле-электрофореза (Ф. Сэнгер и сотр.) позволило в начале 1970-х годов приступить к изучению первичной структуры высокомолекулярных РНК. В 1976—1978 гг. были созданы исключительно быстрые и эффективные методы секвенирования ДНК и РНК (А. Максам и У. Гилберт, Ф. Сэнгер и сотр.), которые позволили за короткое время получить огромную информацию о первичной структуре генов, их регуляторных элементах, вирусных и рибосомных РНК и т. д.

В 1973 г. одновременно в лабораториях А. Рича и А. Клуга с помощью рентгеноструктурного анализа была установлена пространственная структура тРНК. В эти же годы был открыт основной структурный элемент эукариотических хромосом—нуклеосома—и разработаны методы ее исследования.

В 1970 г. Г. Темин и Д. Балтимор открыли в онкогенных вирусах РНК-зависимую ДНК-полимеразу и тем самым показали, что в принципе поток генетической информации может быть обращен от РНК к ДНК.

Огромное значение для молекулярной биологии последнего десятилетия имеет развитие генетической инженерии (возникшей в 1972—1973 гг.; П. Берг, П. Лобан, С. Коэн и Г. Бойер) и методов работы с рекомбинантными ДНК в сочетании с методами химического синтеза крупных фрагментов ДНК. В результате сделались доступными для исследования индивидуальные гены и регуляторные генетические элементы, было стимулировано изучение ферментов биосинтеза и обмена нуклеиновых кислот. Благодаря этому после 1977 г. были обнаружены мозаичное (экзонинтронное) строение генов, явление сплайсинга и ферментативной активности у РНК, усилители («энхансеры») экспрессии генов, многие регуляторные белки, онкогены и онкобелки, мобильные генетические элементы. Возникла белковая инженерия, которая позволяет получать новые, не существующие в природе белки. Молекулярная биология начала оказывать существенное влияние на развитие биотехнологии, медицины и сельского хозяйства.

Структура белка. Клетки в значительной степени состоят из белков, на долю которых приходится более половины их сухого вещества. Белки определяют структуру и форму клетки. ДНК, хотя и содержит всю необходимую для построения клетки информацию, хранит ее в «академической» манере, не участвуя непосредственно в клеточных процессах.

Конформация белковой молекулы определяется ее аминокислотной последовательностью. В полипептидной цепи возможно свободное вращение вокруг многих связей, поэтому любая молекула белка способна в принципе принимать огромное количество различных форм, или конформаций. Но в биологических условиях большинство полипептидных цепей существует лишь в одной из этих конформаций. Обусловлено это слабыми нековалентными взаимодействиями боковых групп разных аминокислот друг с другом и с водой.

Одним из важнейших факторов, направляющих свертывание полипептидной цепи, является расположение полярных и неполярных боковых групп. По мере синтеза белка его гидрофобные боковые группы собираются внутри белковой глобулы, что позволяет им избежать контакта с водным окружением. Все полярные группы стремятся расположиться на поверхности молекулы белка, где они могут взаимодействовать с водой и другими полярными группами. Пептидные группы белков сами достаточно полярны, поэтому они стремятся образовать водородные связи друг с другом и с полярными боковыми группами.

Таким образом происходит спаривание почти всех полярных групп, оказывающихся внутри белковой глобулы. Водородные связи играют главную роль во взаимодействии разных участков одной полипептидной цепи в свернутой молекуле белка.

Белки, оказавшиеся вне цитоплазмы (секретируемые белки или белки клеточной поверхности), часто образуют дополнительные ковалентные связи между разными участками одной и той полипептидной цепи. Например, образование дисульфидных связей (называемых также 5-5- мостиками) между двумя SH – группами цистенна, оказавшимися по соседству в свернутой полипептидной цепи, стабилизируют пространственную структуру внеклеточных белков.

Одни и те же способы укладки цепи постоянно повторяются в разных белках. Особенно часто встречаются два способа укладки. Оба способа были правильно предсказаны в 1951 году с помощью моделей, основанных на результатах рентгеноструктурного анализа. Сейчас эти периодические структуры называют β - складчатым слоем и α - спиралью. Структура β – складчатого слоя составляет существенную часть сердцевины большинства глобулярных белков. В структуре β – складчатого слоя – антипараллельный β – слой молекулы образован в результате многократного изгибания полипептидной цепи на 180° так, что направление каждого прямого участка цепи противоположно направлению ближайших соседних участков. Такая структура обладает высокой прочностью, обусловленной образованием водородных связей между пептидными группами соседних участков цепи. Поэтому антипараллельный β – слой часто служит каркасом, на котором собирается глобулярный белок. Близкородственный антипараллельному параллельный β – складчатый слой часто бывает покрыт с двух сторон α – спиралями. Такое слоистое образование тоже служит основой структурной организации многих глобулярных белков.

Уровни структурной организации белков. Свертывание полипептидной цепи следует определенной логике. На первой стадии свертывания образуются водородные связи между смежными участками полипептидной цепи, что приводит к образованию α – спиралей и β – слоев, т. е. вторичной структуры белка. Некоторые комбинации α – спиралей и β – слоев оказываются особенно стабильными и часто возникают во многих различных белках. Такие структурные стереотипы обычно лежат в основе более высокого уровня структурной организации, называемого белковым доменом. Домены – это небольшие глобулярные образования, состоящие из участков полипептидной цепи длиной 150 аминокислот или менее. Домены являются модулями, из которых собраны глобулярные белки.

Обычно глобулярные белки состоят из нескольких различных доменов, связанных сравнительно открытыми участками полипептидной цепи. Отдельные глобулярные белки часто собираются в белковые агрегаты. В структуре крупного белка можно выделить несколько уровней, каждый из которых иерархическим образом строится на предыдущих (каждый следующий уровень складывания включает в себя предыдущие). Согласно принятой терминологии, саму аминокислотную последовательность называют первичной структурой белка, первый уровень складывания полипептидной цепи – вторичной структурой, комбинацию второго и третьего уровней складывания – третичной структурой, а четвертый уровень – четвертичной структурой белка.

Самособирающиеся структуры могут состоять из различных белковых субъединиц и нуклеиновых кислот. Многие большие клеточные структуры построены из разных белков. В некоторых случаях в состав этих структур входит также ДНК или РНК. В соответствующих условиях изолированные субъединицы могут самопроизвольно собираться в пробирке в конечную структуру. Впервые возможность самосборки большого макромолекулярного агрегата из отдельных компонентов была обнаружена у вируса табачной мозаики.

Функции белков. Химические свойства белковых молекул практически полностью зависят от экспонированных на их поверхности аминокислотных остатков, способных образовывать разнообразные слабые связи с другими молекулами. Чтобы взаимодействие белка с другой молекулой (лигандом) было эффективным, между ними должно одновременно образовываться много слабых связей. Поэтому к белку могут просто присоединиться лишь те лиганды, которые в точности подходят к его поверхности.

Центр связывания, т. е. участок белка, который взаимодействует с лигандом, обычно имеет вид углубления, сформированного на поверхности белковой молекулы определенным расположением аминокислот.

Конформация белка определяет его химические свойства. Соседние аминокислотные остатки поверхности белковой молекулы часто взаимодействуют таким образом, что меняется реакционная способность боковых групп определяющих аминокислот.

Обширная сеть внутриклеточных мембран эукариотических клеток ускоряет реакции, скорость которых в отсутствии мембран зависела бы от скорости диффузии.

1) Мембраны способны изолировать ряд субстратов и действующие на них ферменты в одном компартменте, например, в митохондриях или ядре. Если принять, что каждый такой компартмент занимает около 10% объема типичной клетки, то концентрация реагентов в этих органеллах может быть в 10 раз выше, чем в такой же клетке компартмента мукции. И чем меньше относительный объем органеллы, тем больше может быть эффект увеличения скорости реакций, лимитируемых диффузией.

2) Диффузия молекул может происходить в двух измерениях – на мембране, что значительно повышает вероятность соударения ферментов со своими субстратами по сравнению с трехмерной диффузией. Хотя скорость диффузии молекулы на мембране в 10 раз меньше, чем в водном растворе, в типичной эукариотической клетке реагенты встретятся значительно быстрее в том случае, если они сначала присоединятся к какой-либо внутриклеточной мембране, например к эндоплазматическому ретикулуму. Указанный механизм захвата молекул мембраной почти наверняка действует в случае ферментов и субстратов, участвующих в синтезе липидов.

Молекулы белка способны обратимо изменять свою форму. Поскольку стабильность молекулярных структур – условие, необходимое для нормальной жизнедеятельности клетки, естественный отбор действовал против способности белков случайным образом изменять свою конформацию.

Молекула ДНК состоит из двух цепей. Каждая цепь образована звеньями (мономерами) – нуклеотидами. Каждый нуклеотид состоит из сахара дезоксирибозы, остатка фосфорной кислоты и одного из четырех азотистых оснований (А – аденин, Г – гуанин, Т – тимин, Ц – цитозин). Эти три компонента каждого нуклеотида соединены между собой ковалентно.

Две цепи ДНК соединены водородными связями между азотистыми основаниями по принципу комплементарности (подходить друг другу, как ключ к замку). Комплементарность – соответствие определенных нуклеотидов друг другу, благодаря специфичности спаривания (А-Т, Г-Ц). Если двойную спираль ДНК «раскрутить», то стенки полученной лестницы будут состоять из сахарных и фосфатных групп, а ступени – из азотистых оснований. Каждое азотистое основание подходит только конкретному, т. е. аденин всегда соединяется с тимином, а цитозин с гуанином – принцип комплементарности.

Значение этих азотистых оснований столь велико, что биологи дали им название по заглавным буквам: А (аденин), Т (тимин), Г (гуанин), Ц (цитозин), а эти буквы величаются буквами Великого Языка Природы. С помощью этих четырех букв природы кодирует все бесчисленное множество белковых и других молекул на молекуле ДНК. Белковые молекулы синтезируются из 20 стандартных аминокислот. Сборка белка из аминокислот идет в цитоплазме на рибосомах. Информация о «сборке»

нужного белка записана на молекуле ДНК в виде определенной последовательности нуклеотидов. Три нуклеотида – код для одной аминокислоты. Этот код универсален, он единый во всех ДНК, будь то ДНК бактерии или человека. Такой код называется триплетом или кодоном, или универсальным биологическим кодом. Как правило, одна аминокислота имеет несколько кодов, но только «личных». Последовательность нуклеотидов составляет ген. Ген – участок ДНК, несущий информацию об одной полипептидной цепочке – «один ген – один фермент». С помощью гена кодируется информация о синтезе одной белковой цепочки, так как ген представляет собой последовательность кодов или триплетов, в которых кодируется информация о последовательности аминокислот в белке.

Так как сборка белка происходит в цитоплазме клетки, с ДНК хранится в ядре, нужны молекулы-переносчики этой информации из ядра в клетку, ведь размеры ДНК колоссальны. Такую роль выполняют молекулы информационной или матричной РНК – и-РНК, м-РНК.

РНК – полимер, мономерами которого являются нуклеотиды. В отличие от ДНК, РНК – это одноцепочечная короткая молекула, вместо сахара дезоксирибозы, в РНК считывает (копирует) с ДНК информацию при участии специальных ферментов. Этот процесс называется транскрипцией. Транскрипция – снятие копии с нуклеотидной последовательности генов в виде молекул синтезируемой РНК. Если в переписываемой нити ДНК стоит гуанин, то фермент РНК-полимеразы включает в РНК цитозин, если тимин – то аденин, если аденин – то урацил и т. д. Молекула и-РНК в сотни раз короче ДНК, это только ее часть, равная одному гену. Таким образом, и-РНК несет информацию, считанную с одного гена ДНК, о синтезе одной белковой цепочки. Небольшая молекула РНК легко покидает ядро и направляется в цитоплазму, к месту сборки белка, на рибосомы.

Рибосомы – немембранные органеллы клетки, состоящие из рибосомальной РНК (р-РНК) и белков. Для каждой из 20 аминокислот в клетке есть свое т-РНК. На молекуле т-РНК есть специальный участок – антикодон, по которому аминокислота «определяет» свою т-РНК. Антикодон состоит из трех нуклеотидов в определенной последовательности. Если антикодон т-РНК и кодон и-РНК совпадают, то нужная аминокислота сбрасывается с молекулы РНК и оставляется на рибосоме. При этом происходит смещение и-РНК на рибосоме на один триплет, так как связь между и-РНК и м-РНК происходит на конкретном участке рибосомы, который называется пептидальным. Второй участок рибосомы – аминокислотный (аминоацильный) удерживает аминокислоты, собирающиеся в белковую цепочку. Когда информация с и-РНК полностью считывается, заканчивается сборка белковой цепочки, и белок покидает рибосому, направляясь к месту назначения, для выполнения своих биохимических обязанностей. Процесс сборки белка на рибосоме называется трансляцией. Трансляция – синтез полипептидных цепей по матрицам и-РНК, выполняемый рибосомами.

ДНК – носитель наследственной информации. В клетке ДНК выполняет следующие функции:

- 1) хранит генетическую информацию, записанную в виде последовательностей нуклеотидов;
- 1) передает наследственную информацию из ядра в цитоплазму. Для этого с ДНК снимается и-РНК копия;
- 3) передает наследственную информацию от материнской клетки к дочерним клеткам, так как перед каждым делением клетки ДНК способна самоудваиваться – реплицироваться. Выполнение этих функций связано с особой структурой этой молекулы.

Сходства и различия организмов определяется набором белков. Каждый вид имеет присущий ему набор белков, то есть они являются основной видовой специфичностью, а также обуславливают индивидуальную специфичность. ДНК каждой клетки несет в себе информацию не только о структурных белках, определяющих форму клетки, но и всех белках-ферментах, белках-гормонах и др. Практически все признаки клеток и организма в целом определяются белками.

Литература: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7

Контрольные вопросы:

- 1 Какова структурная организация белков?
- 2 Назовите основные уровни структурной организации белков.
- 3 Краткая история возникновения молекулярной биологии.
- 4 Этапы развития молекулярной биологии.
- 5 Назовите основные компоненты нуклеотидов.
- 6 Что называют комплементарностью ?

Тема 4 Методологические достижения и перспективные направления генетики

Цели:

- изучить геном прокариот и эукариот;
- дать понятие о геноме;
- дать понятие о роли ДНК в наследственности;
- сформировать представление о репликации ДНК

План:

- 1 Структура генома вирусов и фагов.
- 2 Геном прокариот.
- 3 Структура генома эукариот.
- 4 Белки и ферменты, участвующие в репликации ДНК.
- 5 Репликация хромосомы *E. coli*.
- 6 Репликация хромосом у эукариот.

Геном эукариот обеспечивает самые сложные программы развития и клеточной дифференцировки, которые осуществляются в результате последовательной активации и инактивации множества генов,

взаимодействующих друг с другом. Эукариотическая клетка содержит во много раз больше генов, чем прокариотическая.

Уникальные последовательности генома содержат не только гены, кодирующие белки, но и последовательности ДНК, расположенные между генами, а также в составе интронов, разделяющих участки ДНК, кодирующие полипептиды. Роль некодирующих уникальных последовательностей, составляющих основную часть эукариотического генома, остается до сих пор не выясненной. Такова формальная валовая характеристика ДНК эукариот. Для понимания принципов структурно-функциональной организации генов необходимо было исследовать индивидуальные гены и разработать методы изучения их функционирования. Развитие работ в этом направлении связано с методологией, основанной на технике молекулярного клонирования. Удалось не только получить отдельные гены в количестве, достаточном для структурного анализа, но и найти эффективные способы оценки экспрессии изолированных генов. Такой подход используется так называемой суррогатной («обратной») генетикой; он отличается от методов классической генетики, в которых для исследования структуры гена и его регуляторных элементов отправной точкой служили прежде всего обнаруженные экспериментатором фенотипические изменения, обусловленные мутациями. Новая методология следует другой стратегии: разные участки клонированного гена с известной молекулярной структурой подвергают определенным модификациям (получают делеции, инверсии, нуклеотидные замены), после чего следят за изменившимся характером экспрессии гена в выбранной экспериментатором тест-системе. Таким образом можно выявить участки, отвечающие за регуляцию экспрессии гена.

Методы молекулярного клонирования открыли новую эру в исследовании эукариотических генов и выявили особенности их строения, которые ранее никто не мог предсказать.

Существование интронов в эукариотических генах обеспечивает регуляцию экспрессии генов в развитии благодаря альтернативным путям сплайсинга, в основе которых лежит возможность использовать разные экзоны одного гена для образования разных мРНК. Кроме того, в интронах (т. е. внутри гена) могут находиться важные элементы регуляции транскрипции — усилители, или энхансеры.

Обнаружение интронов в большинстве эукариотических генов заставило задуматься о том, как и когда возникли интроны и какова их роль в эволюции генома.

Гены, разорванные интронами, возникли достаточно давно. Так, например, общий план строения генов глобина из двух интронов и трех экзонов очень сходен у всех животных, дивергировавших десятки миллионов лет назад. Более того, структура гена леггемоглобина растений, принимающего участие в регуляции содержания кислорода в клубеньковых бактериях, также укладывается в ту же общую схему строения глобинового гена. Положения отдельных интронов в генах

триозофосфатизомеразы сходны у растений и позвоночных. Это позволяет предполагать, что интроны присутствовали в гене триозофосфатизомеразы уже 10^9 лет назад, а не образовались в результате более поздних независимых актов внедрений в одни и те же участки генов в процессе эволюции. На древнее происхождение интронов также указывает сходство механизма сплайсинга, основанного на узнавании сходных последовательностей на границах интронов у растений грибов, насекомых и позвоночных.

Было высказано предположение, что экзоны кодируют определенные автономные элементы укладки полипептидной, цепи, представляющие собой функциональные сегменты белковой молекулы, которые сортируются в процессе эволюции. Если процессы такой перетасовки генетического материала, механизмы которых не рассматриваются, идут по районам интронов, то структура экзонов не изменяется и, следовательно, не нарушаются функциональные свойства отдельных белковых доменов. Экзоны могут соответствовать участкам доменов или отдельным белковым доменам, т. е. тем участкам белковой молекулы, которые можно выделить как пространственно делимые структуры, обладающие определенной биологической функцией. Установление размеров экзонов во многих генах показало, что главный класс экзонов имеет размеры около 140 п. н., что соответствует 40—50 а. о. в молекуле белка. Большая часть белковых доменов, содержащих в среднем 100—130 а. о., складывается из нескольких элементов вторичной структуры («супервторичных» структурных единиц), кодируемых отдельными экзонами. М-терминальный участок из нескольких гидрофобных аминокислот (сигнальный пептид) секреторных белков, как правило, также кодируется отдельным экзоном.

Важнейшей особенностью внутримолекулярных взаимодействий, стабилизирующих макромолекулярную структуру ДНК, является их *кооперативность*. Для двойных спиралей, построенных из комплементарных гомополинуклеотидов, это означает, что при их денатурации, происходящей, например, при повышении температуры и приводящей к образованию изолированных полинуклеотидных цепей, все звенья спиральной структуры разрушаются одновременно. Такой процесс называют *плавлением двойной спирали*. Его описывают кривой плавления, которая, в свою очередь, характеризуется *температурой плавления* и шириной температурного интервала, в котором происходит разрушение двойной спирали.

При денатурации таких ДНК, происходит одновременное (кооперативное) плавление отдельных протяженных сегментов ДНК. *m* ДНК сильно зависит от концентрации катионов (металлов) в растворе, экранирующих отрицательные заряды ее фосфатных групп. Поэтому для большинства катионов T_m возрастает с ростом их концентрации). В молекулярной биологии широко используется способность денатуриро-

ванных ДНК ренатурировать с восстановлением исходной двуспиральной структуры. Она лежит в основе метода *молекулярной гибридизации* нуклеиновых кислот, который позволяет выявлять степень сходства различных ДНК (а также РНК). Для этого денатурированную ДНК (если изучается гибридизация двух различных нуклеиновых кислот, то одна из них несет радиоактивную метку) помещают в условия, оптимальные для образования двойных спиралей (ионная сила раствора — около 0,2; температура — на 10—20 °C ниже T_m нативной ДНК).

В случае полностью комплементарных цепей ДНК со временем они целиком превратятся в двуспиральные молекулы. Если в смеси присутствуют как комплементарные, так и некомплементарные цепи ДНК, то после ренатурации первых тем или иным способом определяют долю двуспиральных молекул. В настоящее время широко распространены методы, когда денатурированные молекулы ДНК одного типа закрепляются на нитроцеллюлозных фильтрах, которые затем помещают в раствор ДНК (или РНК) другого типа. После образования двуспиральных комплексов на фильтрах они легко могут быть отмыты от несвязавшейся ДНК. Этот же подход используется при выявлении цепей ДНК (или РНК), комплементарных другим ДНК (или РНК), после разделения их электрофорезом в гелях.

Репликация ДНК, как и ее репарация, основана на комплементарном спаривании оснований. Живые организмы должны не только поддерживать целостность нуклеотидных последовательностей ДНК путем репарации ДНК, но еще и очень точно воспроизводить свою ДНК перед каждым клеточным делением. Ферменты, катализирующие процесс репликации, должны работать и точно, и быстро, что достигается с помощью особого мультиферментного комплекса, направляющего процесс репликации.

Матричная активность ДНК проявляется в том, что ее нуклеотидная последовательность копируется путем комплементарного спаривания оснований (А с Т или И и С с Г) в виде комплементарной последовательности нуклеотидов ДНК или РНК. Процесс этот предполагает узнавание каждого нуклеотида в ДНК свободным комплементарным нуклеотидом и обязательное разделение двух цепей спирали ДНК. В 1956 году был открыт первый фермент, катализирующий процесс полимеризации нуклеотидов; он был назван ДНК-полимеразой.

Во время репликации ДНК каждая из двух старых цепей ДНК служит матрицей для образования новой цепи.

Радиоавтографические исследования, проведенные в начале 1960-х годов, выявили существование ограниченной зоны репликации. Эта активная зона из-за своей γ -образной формы была названа репликационной вилкой. В каждом таком участке синтезируется ДНК двух новых дочерних спиралей.

Репликационная вилка асимметрична. Из двух синтезируемых дочерних цепей ДНК одна строится непрерывно, а другая с перерывами. Первую называют ведущей (или лидирующей), поскольку она синтезируется

быстрее, а вторую – отстающей. Синтез второй цепи идет медленнее, хотя в целом вся эта цепь строится в направлении $3 \rightarrow 5$, каждый из ее фрагментов в отдельности наращивается в направлении $5 \rightarrow 3$. Благодаря тому, что ДНК на отстающей части вилки строится при помощи механизма, работающего прерывисто по принципу «шитья назад иголкой», в репликационной вилке не требуется никакого другого фермента, кроме ($5 \rightarrow 3$) – ДНК – полимеразы. (В области репликационной вилки образуются фрагменты (1000, 2000 нуклеотидов). Синтез этих фрагментов ДНК идет только в направлении $5 \rightarrow 3$, фрагменты соединяются затем в длинные цепи ДНК под действием того же фермента, который сшивает разрывы в спирали ДНК во время ее репарации, т. е. под действием ДНК-лигазы).

Самокорректирующая ДНК-полимераза не способна сама начинать синтез новой цепи. Поэтому для закладки фрагментов отстающей цепи ДНК используются короткие молекулы РНК-затравки, которые позже удаляются – их заменяет ДНК. ДНК-полимеразе требуется 4 с для того чтобы синтезировать один короткий фрагмент ДНК, после чего она должна переключиться на синтез другого фрагмента на новом участке матричной цепи. Для этого ей нужна затравка со спаренным 3 концом. Полимераза называемая РНК-праймазой способна производить такие затравки. Она синтезирует из рибонуклеоздтрифосфатов короткие РНК-затравки (праймеры), состоящие примерно из 10 нуклеотидов.

Особые белки способствуют расщеплению двойной спирали ДНК перед репликационной вилкой. Для того, чтобы двойная спираль ДНК раскрылась и соответствующая матричная цепь стала доступной для ДНК-полимеразы, необходимы особые белки. Они бывают двух типов:

- 1 Дестабилизирующие белки (их называют также белками, связывающими одноцепочечную ДНК, или SSB белками). Эти белки связываются с одиночными цепями ДНК. Они выстраиваются в длинные ряды на одноцепочечной ДНК, растягивая ее остов и делая основание доступными для спаривания.

- 2 Репликационные белки, представляющие собой АТР-зависимые «машинные», движущиеся по ДНК. Гидролиз АТР может изменять форму белка, вследствие чего белок будет производить механическую работу подобно тому, как это происходит в мышце. Спираль ДНК перед репликационной вилкой быстро расплетается в результате совместного действия ДНК-геликазы и белков, дестабилизирующих спираль.

- 6 Репликация ДНК у эукариот и прокариот в основных чертах сходна. В репликационной вилке работают две идентичные молекулы ДНК-полимеразы; одна из них синтезирует ведущую цепь, а другая отстающую. Спираль ДНК расплетается, поскольку ДНК-полимераза ведущей цепи действует вместе с дестабилизирующими белками и фрагментом ДНК-геликазы. Синтезируя ведущую цепь, ДНК-полимераза может продвигаться непрерывно, тогда как при образовании отстающей цепи фермент через определенные промежутки должен начать синтез заново, так что синтезируемые ДНК образуются в виде ряда фрагментов. Каждый фрагмент

начинается с того, что ДНК-полимераза добавляет дезоксирибонуклеотиды к короткой РНК-затравке, синтезируемой под действием РНК-праймазы, и завершается когда ДНК-лигаза соединяет его 3' конец с 5' концом предыдущего фрагмента.

Данная информация основывается на данных, полученных в конце 1970-х годов, когда были выделены и очищены мультиферментные системы бактерий и бактериофагов, способные осуществлять репликацию ДНК *in vitro*.

И у бактерий, и у млекопитающих, т. е. у филогенетически очень далеких групп, образование репликационных вилок начинается с возникновения особой структуры, называемой репликационным глазом. Это небольшой участок, в котором две цепи родительской спирали ДНК отделились одна от другой и были использованы в качестве матриц для синтеза фрагментов двух комплементарных дочерних цепей.

Для бактерий и некоторых вирусов, размножающихся в эукариотических клетках, удалось показать, что репликационный глаз образуется в тех местах молекулы ДНК, где находятся специфические нуклеотидные последовательности, получившие название точек начала репликаций. Эти последовательности состоят приблизительно из 300 нуклеотидов и в отдельных случаях содержат участки, способные связывать специфические белки, необходимые для процесса инициации вилки. Выяснение точного механизма образования репликационных вилок важно, поскольку он может быть связан с процессом, посредством которого контролируется клеточный рост.

Передача наследственной информации в неискаженном виде — важнейшее условие выживания как отдельного организма, так и вида в целом. Большинство изменений в структуре ДНК совершенно недопустимы: они либо ведут к вредным мутациям, либо блокируют репликацию ДНК и вызывают гибель клеток. Между тем ДНК постоянно подвергается химическим изменениям в результате воздействия как спонтанных, так и индуцированных факторов среды: УФ-облучением, ионизирующей радиацией, химическими мутагенами, температурой и др. К спонтанным повреждениям относятся: ошибки репликации (в результате появляются некомплементарные пары нуклеотидов — мисмэтчи); апуринизация (отщепление азотистых оснований от сахара-фосфатного остова — образование AP-сайтов) и дезаминирование (отщепление аминогруппы от азотистого основания).

К индуцируемым повреждениям принято относить: димеризацию (сшивание соседних пиримидиновых оснований с образованием димера); размыкание пуринового кольца; односторонние и двусторонние разрывы в ДНК; сшивки между цепями ДНК. В ходе эволюции выработалась система, позволяющая исправлять нарушения в ДНК, вызванные ошибками репликации или повреждающими агентами внешней среды, — система репарации ДНК. В результате ее активности на 1000 повреждений в ДНК только одно приводит к мутации. Нарушения в системе репарации могут

приводить к преждевременному старению, развитию онкологических заболеваний, болезням аутоиммунной системы и целому ряду других генетически обусловленных дефектов. Так, у людей, страдающих пигментной ксеродермой (наследственное заболевание, выражающееся в очагах рака кожи), нарушение системы репарации приводит к тому, что они не могут бывать на солнечном свете в силу полной незащищенности от УФ-облучения. Частота заболевания раком увеличивается с возрастом, вероятно, за счет накоплений повреждений в ДНК, связанных с ослаблением системы репарации. В специальных определениях установлено, что в геноме зародышевой линии клеток млекопитающих и человека происходит в среднем 6 нуклеотидных замен в год. Вероятно, и в соматических клетках происходит такое же количество мутаций.

Их накопление с возрастом повышает вероятность ракового перерождения клеток. В целом полагают, что 80 — 90 % всех раковых заболеваний связаны с отсутствием репарации ДНК. Многие другие наследственные болезни человека также связаны с дефектами в работе системы репарации. К ним, в частности, относят триходистрофию (нехватка серы в клетках волос, ведущая к их ломкости; аномалии кожи и зубов; дефекты полового развития), синдром Кокэйна (карликовость, глухота, атрофия зрения и др.); анемия Фанкони (уменьшение количества всех клеточных элементов крови, скелетные нарушения, микроцефалия, потеря слуха).

Известны четыре основных типа повреждений в ДНК: повреждение одиночных нуклеотидов; повреждение пары нуклеотидов; разрыв цепей ДНК; образование поперечных сшивок между основаниями одной цепи или разных цепей ДНК. Несомненно, что система репарации способна противостоять всем типам повреждений в ДНК, однако механизмы репарации наиболее изучены только в отношении первых двух типов, в основе которых лежат изменения структуры гетероциклических азотистых оснований. Устранение разрывов в цепях ДНК, вероятно, достигается прямым лигированием с участием ДНК-лигаз либо в процессе рекомбинации молекул ДНК, а механизмы устранения поперечных сшивок пока не изучены.

Наиболее часто наблюдаемые повреждения нуклеотидов включает окисление, дезаминирование и алкилирование азотистых оснований, образование пиримидиновых димеров, а также вставку нуклеотидов или включение оснований-аналогов (образование неканонических пар оснований), гидролиз N-гликозидных связей между основанием и дезоксирибозой (апуринизация).

Так, спонтанное (или индуцированное повышением температуры) дезаминирование азотистых оснований может изменять структуру ДНК, превращая цитозин в урацил — азотистое основание, не свойственное ДНК и распознаваемое системой репарации.

Апуринизация — гидролитическое выщепление азотистых (преимущественно пуриновых) оснований из полинуклеотидной цепи ДНК — приводит к образованию так называемых AP-сайтов, что связано с

термолабильностью N-гликозидной связи пуриновых нуклеотидов. Однако в целом термин «АР-сайт» объединяет все случаи выщепления оснований с образованием и апуриновых, и апиримидиновых сайтов. Полагают, что ежедневно ДНК каждой клетки человека теряет от 5000 до 10 000 пуриновых оснований, которые должны быть замещены (вставлены) ферментами репарации.

Алкилирование ДНК происходит при участии алкилирующих реагентов (мутагенов), большинство из которых являются канцерогенами.

Системы репарации ДНК достаточно консервативны в эволюции от бактерий до человека и наиболее изучены у *E. coli*.

Известны два типа репарации: *прямая* и *эксцизионная* (от англ. excision — вырезание). Прямая репарация — наиболее простой путь устранения повреждений в ДНК, в котором обычно задействованы специфические ферменты, способные быстро (как правило, в одну стадию) устранять соответствующее повреждение, восстанавливая исходную структуру нуклеотидов.

Эксцизионная репарация включает удаление поврежденных азотистых оснований из ДНК и последующее восстановление нормальной структуры молекулы.

В эксцизионной репарации обычно принимают участие несколько ферментов, а сам процесс затрагивает не только поврежденный, но и соседние с ним нуклеотиды. Кроме этого, для эксцизионной репарации необходима вторая (комплементарная) цепь ДНК.

Эксцизионная репарация ДНК в клетках млекопитающих сопровождается резким всплеском активности еще одного фермента — поли(АБР-рибозо)-полимеразы. При этом происходит АБР-рибозилирование белков хроматина (гистонов и негистоновых белков), что ведет к ослаблению их связи с ДНК и открывает доступ ферментам репарации.

Эксцизионные репарации у человека также имеют АТР-зависимый характер и включают три основных этапа: узнавание повреждения, двойное разрезание цепи ДНК, восстановительный синтез и лигирование репарируемой цепи. Однако в эксцизионной репарации ДНК человека принимают участие 25 различных полипептидов, 16 из которых участвуют в выщеплении олигонуклеотидного фрагмента, являясь протомерами эксинуклеазы, а остальные осуществляют синтез репарируемого участка молекулы. В репарационной системе ДНК у человека весьма существенную роль выполняют белки транскрипции — РНК-полимераза II и TF II H — один из шести основных факторов транскрипции эукариот.

Рекомбинантная (пострепликативная) репарация. В тех случаях, когда по тем или иным причинам вышерассмотренные системы репарации оказываются нарушенными, в цепях ДНК могут образовываться бреши (недорепарированные участки), имеющие иногда весьма существенные размеры, что чревато нарушением системы репликации и может привести к гибели клеток. В этом случае клетка в состоянии использовать для репарации одной молекулы ДНК другую полученную при репликации молекулу ДНК, т.

е. привлечь для этой цели механизм рекомбинации. У бактерий в рекомбинантной репарации принимает участие белок Rec A. Он связывается с одноцепочечным участком ДНК и вовлекает его в рекомбинацию с гомологичными участками неповрежденных цепей другой молекулы ДНК. В результате и разорванная (содержащая брешу), и неповрежденная цепи репарируемой молекулы ДНК оказываются спаренными с неповрежденными комплементарными участками ДНК, что открывает возможность репарации путем вышеохарактеризованных систем. При этом могут происходить вырезание определенного фрагмента и заполнение с его помощью брешу в дефектной цепи. Возникающие при этом пробелы и разрывы в цепях ДНК восполняются с участием ДНК-полимеразы I и ДНК-лигазы.

SOS-репарация. Существование этой системы впервые постулировал М. Радман в 1974 г. Он же дал название этому механизму, включив в него международный сигнал бедствия «SOS» (спасите наши души). И действительно, эта система включается тогда, когда повреждений в ДНК становится настолько много, что угрожает жизни клетки. В этом случае происходит индукция активности разнообразной группы генов, задействованных в различных клеточных процессах, сопряженных с репарацией ДНК.

Включение тех или иных генов, определяемых количеством повреждений в ДНК, приводит к разным по значимости клеточным ответам (начиная со стандартной репарации поврежденных нуклеотидов и кончая подавлением клеточного деления). Наиболее изучена SOS-репарация у *E. coli*, главными участниками которой являются белки, кодируемые генами *recA* и *lexA*. Первый из них представляет собой полифункциональный белок Rec A, участвующий в рекомбинации ДНК, а также в регуляции транскрипции генов фага λ , поражающего *E. coli*, а второй (белок Lex A) является репрессором транскрипции большой группы генов, предназначенных для репарации ДНК бактерий. Связывание Rec A с Lex A приводит к расщеплению последнего и соответственно к активации генов репарации. В свою очередь, индукция SOS-системы бактерии служит для фага λ сигналом опасности и приводит к тому, что профаг переключается с пассивного на активный (литический) путь существования, вызывая тем самым гибель клетки-хозяина. SOS-система репарации выявлена не только у бактерий, но и у животных, и человека.

Рекомбинацией в общем смысле слова можно назвать возникновение новых последовательностей ДНК за счет разрывов и перевоссоединений предсуществующих молекул. Это понятие объединяет обширный круг разнообразных биологических явлений, роль которых будет рассмотрена по мере их описания. *Общая, или гомологичная, рекомбинация* характерна для всех живых организмов от вирусов и бактерий до многоклеточных эукариот. При гомологичной рекомбинации происходит обмен участками между гомологичными, т. е. очень похожими по последовательности, молекулами ДНК. Так, к

общей рекомбинации относятся обмены между гомологичными хромосомами в мейозе у эукариот и рекомбинационная инициация репликации ДНК бактериофага Т4. В первом приближении можно сказать, что гомологичная рекомбинация не создает принципиально новых последовательностей, а перетасовывает уже имевшиеся сходные варианты одной и той же последовательности. Чтобы подчеркнуть важность этого свойства, достаточно сказать, что при гомологичной рекомбинации между двумя сходными генами, кодирующими белок, оба рекомбинантных продукта оказываются не нарушенными, не происходит, например, сдвига рамки считывания. Другими словами, при гомологичной рекомбинации каким-то образом обеспечивается взаимное узнавание одинаковых (или очень сходных по последовательности) участков рекомбинирующих молекул. Если же гомологии нет, то и рекомбинация такого рода происходить не будет.

Построение объемной молекулярной модели показало, что полухиазму можно образовать с сохранением всех водородных связей и стэ-кинг-взаимодействий между основаниями ДНК. Эта структура способна свободно перемещаться в обе стороны вдоль рекомбинирующих молекул ДНК. При этом обе гомологичные молекулы вращаются вокруг своей оси, а гетеродуплексный участок удлиняется или укорачивается в зависимости от направления смещения-полу хиазмы. Такой процесс может быть активным или может происходить спонтанно, за счет вращательной диффузии; называется он *миграцией ветви*. Полухиазму можно разрезать двумя способами. В одном случае окажется, что рекомбинирующие молекулы обменялись сравнительно короткими одноцепочечными участками, образовавшими гетеродуплексные районы. При другом способе рекомбинирующие молекулы обмениваются своими частями, находящимися по обе стороны от места образования полухиазмы, часто именно этот случай называют *собственно рекомбинацией*.

Рекомбинация не заканчивается образованием полухиазмы. Эта структура должна быть еще соответствующим образом разрезана. Как это осуществляется у бактерий, до сих пор не вполне ясно. В гомологичной рекомбинации могут принимать участие топо-изомеразы. Одна из ролей гомологичной рекомбинации состоит в репарации повреждений, с которыми не могут справиться описанные в предыдущей главе репаративные системы. Такие повреждения возникают, например, тогда, когда репликативная вилка проезжает через поврежденный участок ДНК до того, как репаративные системы успели устранить повреждение. Рекомбинация может происходить между гомологичными генами соматических клеток многоклеточных или при вегетативном росте одноклеточных эукариот. Частота этой рекомбинации очень невелика, поскольку такая, *митотическая*, рекомбинация может сопровождаться нежелательными последствиями (например, возникновением мозаицизма). Большинство случаев

митотической рекомбинации, по-видимому, связаны с репарацией. Действительно, митотическую рекомбинацию можно существенно стимулировать, повредив ДНК, например облучением. Сайт-специфическая рекомбинация — это рекомбинация, которая в отличие от гомологичной не требует протяженных участков гомологии, но для протекания которой необходимы строго определенные последовательности ДНК и специальный ферментативный аппарат. В каждом конкретном случае сайт-специфическая рекомбинация выполняет свою частную функцию, последовательности ДНК для каждого случая также различны, отличаются и ферменты, поэтому имеет смысл рассматривать по отдельности различные системы сайт-специфической рекомбинации. Однако из дальнейшего будет ясно, что в общих чертах механизм сайт-специфической рекомбинации всегда одинаков.

Первая изученная система сайт-специфической рекомбинации — это интеграция фага лямбда в хромосому бактерии-хозяина. Поскольку она описана в главе о вирусах, мы не будем здесь на ней останавливаться, отметим только, что в отличие от рассмотренных случаев хромосомы бактерии и фага не гомологичны, а для рекомбинации необходимы специальные последовательности и специализированный фермент.

Выше уже упоминались функции рекомбинации в клетке. Сайт-специфическая рекомбинация всегда играет ту или иную вполне конкретную частную роль. Гомологичная рекомбинация тоже имеет вполне конкретные непосредственные функции, например обеспечение пострепликативной репарации или осуществление спаривания гомологов, необходимого для правильного расхождения хромосом в мейозе. Но кроме этих непосредственных функций рекомбинация играет очень важную роль в эволюции живой природы.

В первую очередь следует остановиться на роли мейотической рекомбинации при половом размножении организмов. Этот процесс обеспечивает создание разнообразных комбинаций родственных вариантов генов, т. е. обеспечивает комбинативную изменчивость. В результате возникает возможность отбора благоприятных комбинаций генов, т. е. геномов. С другой стороны, благодаря рекомбинации отдельные гены могут оказаться в различном «генетическом окружении», другими словами, ген подвергается давлению отбора в некоем усредненном генетическом окружении. Не будь рекомбинации, естественный отбор мог бы действовать лишь на всю совокупность генов одной хромосомы, но не на отдельный ген. Таким образом, рекомбинация обеспечивает саму возможность отбора высокоадаптивных генов. Здесь же стоит отметить, что гены должны располагаться на хромосомах не случайным образом: близкорасположенные гены редко разделяются рекомбинацией и должны подвергаться коадаптации, поэтому эволюция должна была «поза-

ботиться» о том, чтобы рядом располагались не случайные гены, а геш, имеющие определенное отношение друг к другу.

Можно думать, что широкое распространение полового размножения связано именно с его способностью обеспечивать рекомбинацию, а значит комбинативную изменчивость и отбор высокоадаптивных генов. Даже у бактерий имеются аналоги полового процесса.

Рекомбинационные процессы играют также ведущую роль в эволюции строения геномов в целом. Дело в том, что перестройки генетического материала часто можно объяснить рекомбинацией между гомологичными последовательностями, оказавшимися в негомологичном положении. В результате этого процесса генетический материал одной из гомологичных хромосом делегирует, но в другой хромосоме возникает дупликация. Считается, что такие дупликации играют важную роль в возникновении родственных, но различных генов, поскольку присутствие в геноме «лишних» копий какого-либо гена позволяет им сравнительно свободно изменяться, что, в принципе, может привести к возникновению новых функций белка — продукта гена. По всей вероятности, это один из путей возникновения мультигенных семейств, характерных для геномов высших эукариот и кодирующих белки со сходными, но различными функциями.

Между гомологичными генами одного мультигенного семейства также возможны рекомбинационные обмены, например генная конверсия или неравный кроссинговер. Такие обмены могут иметь ряд любопытных следствий. Некоторые мультигенные семейства, например гистоновые гены, состоят из высокогомологичных генов. Рекомбинационные обмены между ними должны способствовать «унификации» последовательности всех генов семейства, так что такие семейства должны эволюционировать как единое целое, без значительной дивергенции отдельных членов семейства. Напротив, у тех семейств, члены которых сильно дивергировали, рекомбинация может множить разнообразие существующих вариантов, поскольку при обмене между двумя генами может получиться третий, ранее не существовавший вариант.

Таким образом видно, что рекомбинация играет разнообразные, подчас противоречивые роли в эволюции генетического материала.

Транскрипция является первой стадией реализации (считывания) генетической информации, на которой нуклеотидная последовательность ДНК копируется в виде нуклеотидной последовательности РНК. В основе механизма копирования при транскрипции лежит тот же структурный принцип комплементарного спаривания оснований, что и при репликации. Транскрипция осуществляется ферментами РНК-полимеразами, синтезирующими РНК на ДНК-матрице из рибонуклеозидтрифосфатов.

Синтез молекул РНК начинается в определенных местах ДНК, называемых промоторами, и завершается в терминаторах. Участок ДНК, ограниченный промотором и терминатором, представляет собой единицу транскрипции — транскриптон. В пределах каждого транскриптона копируется только одна из двух нитей ДНК, которая называется значащей или матричной. Во всех транскриптонах, считываемых в одном направлении, значащей является одна нить ДНК; в транскриптонах, считываемых в противоположном направлении, значащей является другая нить ДНК. Соседние транскриптоны могут быть отделены друг от друга нетранскрибируемыми участками ДНК, а могут и перекрываться, в частности так, что в пределах участка перекрывания матричными оказываются обе нити. Разбиение ДНК на множество транскриптов обеспечивает возможность независимого считывания разных генов, их индивидуального включения и выключения.

У эукариот в состав транскриптона, как правило, входит только один ген. Транскриптоны прокариот чаще называют оперонами; многие из них содержат по несколько генов, обычно функционально связанных, например, кодирующих ферменты синтеза той или иной аминокислоты. Существуют опероны, содержащие гены, не кодирующие белков (гены рибосомных РНК, тРНК и др.). Описаны смешанные опероны, включающие гены тРНК и белков.

2 РНК – полимеразы. У бактерий молекула РНК-полимеразы состоит из двух компонентов: минимальной РНК-полимеразы, или «кор»-фермента (от англ. core — сердцевина), содержащего все каталитические центры, участвующие в синтезе РНК, и α -субъединицы, необходимой для правильного присоединения фермента к промотору и отделяющейся от РНК-полимеразы после начала синтеза РНК. Минимальная РНК-полимераза состоит из четырех субъединиц: двух идентичных α -субъ-единиц и неидентичных Р- и Р'-субъединиц. Эти субъединицы контактируют с ДНК в комплексе РНК-полимеразы с промотором и несут в себе каталитические центры.

Р-Субъединица формирует центр связывания антибиотиков рифампицина и стрептолидигина, являющихся специфическими ингибиторами бактериальных РНК-полимераз. Функция α -субъединицы не известна.

Транскрипцию генов рибосомных РНК, тРНК и большинства генов, кодирующих белки, обеспечивают молекулы РНК-полимеразы, содержащие «главную» α -субъединицу. На несколько тысяч молекул РНК-полимеразы, имеющих в бактериальной клетке, приходится примерно тысяча молекул главной α -субъединицы. В меньших количествах имеются «минорные» α -субъединицы, используемые для транскрипции ограниченного числа генов (см. раздел 3 этой главы). Набор минорных α -субъединиц у разных бактерий неодинаков. По размеру они меньше главной α -субъединицы. Сравнение нуклеотидных

последовательностей генов разных **а**-субъединиц свидетельствует о том, что все они произошли от одного предкового гена.

По аминокислотной последовательности субъединицы РНК-полимераз далеких видов бактерий существенно различаются, но по пространственной структуре, по-видимому, весьма сходны, так как в пробирке удастся собирать активные гибридные молекулы, часть субъединиц которых взяты от одного вида бактерий, а часть — от другого.

В ядрах эукариот обнаружены три специализированные формы РНК-полимеразы. РНК-полимераза I (или А по другой, номенклатуре) осуществляет в ядрышке синтез 18 S и 23 S рРНК РНК-полимераза II (или В) — синтез информационных РНК- РНК-полимераза III (или С) — синтез тРНК и некоторых других низкомолекулярных РНК- РНК-полимеразы эукариот нечувствительны к ингибиторам бактериальных РНК-полимераз — рифампицину и стреп-толидигину. Специфическим ингибитором РНК-полимеразы II является токсин бледной поганки а-аманитин. Несколько малых субъединиц являются общими для разных форм РНК-полимераз. Большие субъединицы, по-видимому, выполняют те же функции, что р- и Р'-субъединицы бактериальных РНК-полимераз. О функциях малых субъединиц пока ничего не известно.

В самых больших субъединицах эукариотических РНК-полимераз обнаружено несколько участков, которые по аминокислотной последовательности у всех трех форм сходны между собой и с (}'-субъединицей РНК-полимеразы *E. coli*. В следующих за ними по размеру субъединицах эукариотических РНК-полимераз обнаружено сходство в аминокислотной последовательности с (3-субъединицей РНК-полимеразы *E. coli*. Эти данные свидетельствуют о том, что на заре эволюции эукариот у них имелась одна форма РНК-полимеразы, а разные формы возникли за счет умножения предко-вых генов (общих для про- и эукариот) и последующего расхождения их нуклеотидных последовательностей в результате множества мутаций.

Особые РНК-полимеразы обеспечивают транскрипцию клеточных органелл эукариот — хлоропластов и митохондрий. В составе хлоропластной ДНК обнаружены гены, гомологичные генам, кодирующим а-, и р'-субъединицы РНК-полимеразы *E. coli*. Это, а также сходство нуклеотидной последовательности промоторов бактерий и хлоропластов свидетельствует о том, что РНК-полимераза хлоропластов должна быть сходна с РНК-полимеразой бактерий. РНК-полимеразы митохондрий состоят, по-видимому, всего из одной субъединицы, подобно РНК-полимеразам, кодируемым некоторыми бактериофагами, такими, как Т3 и 11. РНК-полимераза митохондрий дрожжей сходна с РНК-полимеразами этих фагов по аминокислотной последовательности. Ген, кодирующий митохондриальную РНК-полимеразу, располагается в ядре.

Десять лет назад было выделено совершенно новое царство клеточных организмов — архебактерии. Архебактерии — это прокариотические микроорганизмы, многие из которых обитают в экстремальных условиях: при высоких концентрациях солей или при высоких температурах, приближающихся к 100 °С. Анализ нуклеотидных последовательностей их рибосомных РНК показал, что архебактерии примерно одинаково далеко отстоят по своей эволюционной истории и от эукариот, и от обычных бактерий. У архебактерии не обнаружено множества форм РНК-полимераз, но по своему субъединичному составу их РНК-полимеразы похожи на РНК-полимеразы эукариот: в их состав входит 8—10 субъединиц. Весьма четко прослеживается гомология больших субъединиц РНК-полимераз различных архебактерии с соответствующими субъединицами РНК-полимераз эукариот.

Цикл транскрипции можно разделить на четыре основные стадии, каждая из которых в свою очередь состоит из многих элементарных этапов: 1) связывание с ДНК; 2) инициация цепи РНК; 3) рост (элонгация) цепи РНК; 4) терминация цепи РНК.

Этот цикл у бактерий удастся целиком осуществить в простой бесклеточной системе, состоящей из ДНК-матрицы и очищенной РНК-полимеразы, без каких бы то ни было дополнительных факторов. Это не значит, что РНК-полимераза является единственным белком, участвующим в транскрипции. В ней могут участвовать и разнообразные регуляторные белки. Однако роль их вспомогательная: они мешают или помогают РНК-полимеразе на тех или иных стадиях цикла транскрипции, которые она осуществляет и в их отсутствие. Поэтому изучение цикла транскрипции изолированной бактериальной РНК-полимеразой позволяет понять не только ферментативные механизмы синтеза молекулы РНК, но, что еще важнее, дает ключ к пониманию механизмов регуляции транскрипции.

У эукариот транскрипция изучена хуже, чем у бактерий. Это связано, в частности, с тем, что очищенные РНК-полимеразы эукариот не способны осуществить полный цикл транскрипции. Для этого всегда нужны дополнительные белковые факторы, лишь часть из которых получена в очищенном виде. Пока эукариотический цикл транскрипции удастся осуществить лишь в частично очищенных клеточных экстрактах, содержащих недостаточно охарактеризованные компоненты. Тем не менее можно считать, что в основных чертах цикл транскрипции эукариот и бактерий сходен.

В этом разделе этот цикл будет описан на примере хорошо изученного цикла для РНК-полимеразы *E. coli*.

Цикл транскрипции начинается с присоединения РНК-полимеразы к промотору — строго определенному участку ДНК, с которого начинается синтез РНК. Механизм поиска промоторов изучен недостаточно; предполагается, что молекулы РНК-полимеразы при

соединяются к случайным местам двойной спирали ДНК, некоторое время перемещаются по ней, отсоединяются и снова присоединяются к ДНК до тех пор, пока не окажутся на промоторах.

Оказавшись на промоторе, РНК-полимераза образует с ним так называемый закрытый промоторный комплекс, в котором ДНК сохраняет двуспиральную структуру. В закрытом комплексе РНК-полимераза еще не способна к синтезу РНК. Этот комплекс нестабилен и легко диссоциирует при повышении ионной силы.

Закрытый комплекс может обратимо превращаться в открытый комплекс, в котором РНК-полимераза расплетает примерно один виток двойной спирали ДНК в районе стартовой точки — нуклеотида, с которого начинается комплементарное копирование матрицы. В открытом комплексе связь РНК-полимеразы с промотором становится значительно более прочной, чем в закрытом.

При низких температурах равновесие сильно сдвинуто в сторону закрытого комплекса, при температурах, близких к физиологическим, — в сторону открытого. Переход между этими крайними случаями происходит в узком температурном интервале, что, по-видимому, отражает кооперативный характер плавления ДНК промотора.

Следующая стадия, инициация, требует наличия субстратов РНК-полимеразы, нуклеозидтрифосфатов и заключается в образовании первых нескольких звеньев цепи РНК. Первый нуклеотид входит в состав цепи, сохраняя свою трифосфатную группу, а последующие присоединяются к 3'-ОН-группе предыдущего с освобождением пирофосфата. На стадии инициации РНК-продукт связан с матрицей и РНК-полимеразой непрочно и с высокой вероятностью может освобождаться из комплекса. В этом случае РНК-полимераза, не покидая промотора, снова иницирует РНК. Такой синтез ди-, три- и более длинных олигонуклеотидов называют абортивной инициацией в противоположность продуктивной (т. е. завершающейся образованием полноценного РНК-продукта) инициации. Когда РНК-продукт достигает критической длины (от 3 до 9 нуклеотидов на разных промоторах), абортивная инициация полностью прекращается, транскрибирующий комплекс стабилизируется и уже не распадается до тех пор, пока синтез молекулы РНК не будет доведен до конца. Примерно в этот же момент, который считается концом инициации и началом элонгации, от РНК-полимеразы отделяется α -субъединица.

Эффективность инициации на разных промоторах, их «сила», существенно различается: если с некоторых промоторов иницируется всего одна-две молекулы РНК за период деления клетки, то с других (например, с промоторов генов рибосомных РНК) инициация происходит раз в одну-две секунды. Частота, с которой иницируется транскрипция при насыщающей концентрации субстратов, зависит главным образом от равновесной константы образования закрытых промоторных комплексов и константы скорости превращения

закрытого комплекса в открытый. Для самых сильных промоторов обычно характерны высокие значения обеих констант (высокое сродство РНК-полимеразы к промотору и быстрый переход промоторного комплекса в активное открытое состояние). Для слабых промоторов характерны низкие значения этих величин. Слабость промоторов с низким сродством к РНК-полимеразе особенно заметна при низких концентрациях РНК-полимеразы и может быть скомпенсирована при ее высоких концентрациях. Промотор с низким сродством к РНК-полимеразе может быть достаточно сильным, если ему присуща высокая скорость перехода в открытое состояние. Сила большинства промоторов увеличивается с увеличением степени отрицательной сверхспирализации ДНК. Это объясняется тем, что отрицательная сверхспирализация облегчает расплетание ДНК и тем самым переход в открытый промоторный комплекс. Существуют, однако, промоторы, сила которых не зависит или даже уменьшается с увеличением степени сверхспирализации. Этому эффекту объяснения пока не найдено.

На стадии элонгации в ДНК расплетено примерно 18 н. п. Примерно 12 нуклеотидов матричной нити ДНК образует гибридную спираль с растущим концом цепи РНК. По мере движения РНК-полимеразы по матрице впереди нее происходит расплетание, а позади — восстановление двойной спирали ДНК. Одновременно освобождается очередное звено растущей цепи РНК из комплекса с матрицей и РНК-полимеразой. Эти перемещения должны сопровождаться относительным вращением РНК-полимеразы и ДНК. Трудно себе представить, как это может происходить в клетке, особенно при транскрипции хроматина. Поэтому не исключено, что для предотвращения такого вращениядвигающуюся по ДНК РНК-полимеразу сопровождают топоизомеразы.

Литература: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7

Контрольные вопросы:

- 1 Как называется наука о геномах?
- 2 Каковы размеры эукариотических геномов?
- 3 Что называют комплементарным спариванием оснований?
- 4 Назовите основные черты сходства репликация ДНК у эукариот и прокариот.
- 5 Что называют репарацией ДНК?
- 6 Что называют рекомбинантной (пострепликативная) и SOS-репарацией?
- 7 Что представляет собой гомологическая рекомбинация?
- 8 Что называют транскрипцией?
- 9 Назовите основные функции РНК – полимеразы.
- 10 Что представляет собой цикл транскрипции?

Тема 5 Методологические достижения и перспективные направления антропологии и эволюционной теории

Цели:

- дать представление о происхождении и эволюции человека;
- показать роль социальных факторов в смене исторических видов рода Человек;
- дать представление об эволюционной теории.

План:

- 1 Происхождение и эволюция человека
- 2 Исторические подвиды Человека разумного
- 3 Главные направления эволюции. Биологический прогресс. Неограниченный прогресс. Биологическая стабилизация и биологический регресс

Вопрос о происхождении человека принципиально важен, поскольку вокруг него скрещиваются интересы многих наук, религии, культуры. Кто он - человек? Хозяин природы или ее часть? Животное или особое одухотворенное создание? Когда и откуда появился на Земле?

Уже Карл Линней, которого трудно заподозрить в атеизме, выделяя в системе животных группу приматов, поместил туда и человека вместе с обезьянами. Ламарк прямо выводил человека из обезьяноподобных предков. Дарвин в «Происхождении человека...» (1871) пришел к выводу, что человек имеет дальних предков с человекообразными обезьянами, что это последнее звено в цепи развития живых существ (в своей ветви эволюционного древа).

Действительно, имеется масса доказательств животного происхождения человека. По всем анатомо-физиологическим признакам род Номо (человек) относится к типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, отряду приматов, семейству людей.

Признаки млекопитающих: общее эмбриональное развитие; общее строение скелета и внутренних органов; разделение зубов на коренные, клыки и резцы; млечные железы; внутриутробное развитие; диафрагма, обеспечивающая легочное дыхание; кожа с волосом; 4-камерное сердце; рудименты (копчик, аппендикс, третье веко) и атавизмы (появляющиеся у отдельных индивидуумов хвост, волосатость лица, дополнительные соски, мощные клыки).

Признаки приматов: общая анатомия, физиология, биохимия и молекулярно-генетические признаки; в частности, сильно развит головной мозг, смена молочных зубов на постоянные, передняя конечность хватательного типа, наличие ногтей, одна пара сосков молочных желез, глаза в одной плоскости и др.

Человек относится к семейству гоминид, или людей. Наибольшее его сходство проявляется с семейством антропоидов, или человекообразных обезьян, таких как горилла, орангутан, шимпанзе и близкие к ним гиббоны. Общие признаки: пропорции тела; исчезновение хвостового отдела позвоночника; способ передвижения - прямохождение и ведущая роль задних

конечностей; большой объем головного мозга; одинаковые группы крови по системе АВ0 и резус-фактор; общие паразиты (головная вошь и др.) и болезни (грипп, оспа, холера, брюшной тиф); близость хромосомного набора (у антропоидов $2n=48$, у человека $2n=46$ - из-за слияния двух хромосом в одну); высокий уровень молекулярно-генетического сходства - гомология по ДНК более 95%); общее выражение эмоций с развитием мимической мускулатуры; хорошая память; сходная высшая нервная деятельность.

Однако человек приобрел и важные отличия от своих ближайших родственников, на которые мы укажем ниже.

Что же способствовало выделению из состава приматов и специфическому развитию семейства людей? Каковы предпосылки возникновения человека?

Прежде всего надо иметь в виду, что современные человекообразные обезьяны не являются прямыми предшественниками человека, но имеют с ним общих предков (наши «двоюродные братья и сестры»). Имеется много ископаемых остатков наших предшественников - полулюдей - полуобезьян, с признаками, промежуточными между человеком и обезьяной.

Первая важная предпосылка антропогенеза - переход обезьян с деревьев на землю и вынужденное передвижение на задних конечностях, помогая передними. Это способствовало, в свою очередь, выпрямлению туловища, изменению соотношения между внутренними органами, развитию новых групп мышц, образованию сводчатой стопы и S-образного позвоночника - для лучшей амортизации при ходьбе. Но самое главное - переход на задние конечности высвободил передние для добывания пищи, а впоследствии и для трудовой деятельности. Произошло некоторое укорочение передних конечностей, увеличилось разнообразие их движений, сформировалась гибкая кисть с оттопыренным большим пальцем. Так возникла рука человека.

Вторая предпосылка - стадный (социальный) образ жизни. Многие животные живут стадами, стаями, иными общественными группировками. Социальность всегда способствовала прогрессу вида и его отдельных индивидуумов. Та группа предковых обезьян, которая выбилась в отдельную ветвь людей, вероятно, обладала наиболее выраженным общественным поведением, что дало ей серьезные преимущества в борьбе за существование. Во-первых, это совместная оборона от зверей и, одновременно, более удачливая охота. Во-вторых, передача опыта и быстрее научение молодняка, развитие средств общения. В-третьих, лучшая забота о потомстве на основе разделения функций в стаде.

Как следствие этих новых возможностей происходит быстрое развитие мозга, психики, возникновение речи и понятийного (абстрактного) мышления, отсутствовавших у обезьян. Обезьяны, как и многие другие животные, обладают предметным (конкретным) мышлением, основанным на восприятии предмета как такового через органы чувств. Человек может узнать предмет не видя его, по понятиям (большое, черное, лохматое - это медведь). Становится возможным использование и изготовление предметов -

орудий защиты и охоты, а потом и труда. Совершенствуется вся сфера социальных отношений.

Таким образом, главные отличия человека от обезьян, сделавшие его таковым, состоят в следующем: речь, понятийное (абстрактное) мышление, труд, изготовление и совершенствование орудий труда, развитие социальных отношений. Появление речи и развитие психических функций коррелировали с изменениями объема и структуры головного мозга. У человека мозг составляет 1000-1800 мл, у антропоидов всего 600-700 мл, у обычных обезьян еще меньше. В составе мозга человека сильно развивается кора больших полушарий, особенно ее теменные, височные и лобные доли, ответственные за речь и психические функции. Соответственно, изменены и пропорции черепа: мозговая часть преобладает над лицевой, надбровные дуги разделены, развит подбородочный выступ, где крепятся мимические и речевые мышцы.

Рассмотрим теперь ступени развития человека. Имеется очень много ископаемых останков древних людей и их предшественников. Современный уровень развития сравнительной анатомии позволяет восстанавливать скелет по его частям, внешний облик по скелету, образ жизни и тип питания по нескольким сохранившимся зубам. Окружающие находку другие ископаемые объекты и минеральные компоненты позволяют определить время жизни предмета вашего исследования. Так что летопись человека сегодня достаточно полная и надежная, хотя и в ней есть белые пятна и спорные вопросы.

Ветвь древних приматов зарождается от примитивных насекомоядных млекопитающих 35 млн лет тому назад, примерно в середине Кайнозойской эры. Большая часть древних приматов вымерла, но некоторые группы сохранились и даже получили прогрессивное развитие. Из современных приматов к их древним формам наиболее близки тупайи.

Около 30 млн лет назад состоялось отделение ветви парапитеков - древесных обезьян, имевших смешанную пищу из растений и насекомых. Челюсти и зубы у них были уже как у человекообразных обезьян. Парапитеки дали современных гиббонов и орангутанов, а также ветвь дриопитеков, отделившуюся в Неогене 20 млн лет назад. Дриопитеки населяли тропические леса восточной Африки (современные Кения, Египет, Эфиопия), их остатки найдены также в западной Европе и южной Азии. Вели стадный, полудревесный-полуназемный образ жизни, имели хорошо развитые передние конечности, относительно большой головной мозг, бинокулярное зрение. Орудия труда не использовали. Большая часть видов вымерла к 8 млн лет.

Необходимо отметить, что еще в конце Палеогена - от 30 до 25 млн лет назад - прошло очередное похолодание, после чего началось вытеснение тропических лесов к югу, формирование степей, саванн. К 10-8 млн лет этот процесс обрел критический для дриопитеков характер. Большая их часть вымерла, а наиболее приспособленным предстояло буквально судьбоносное расселение. Одна часть дриопитеков последовала за отступающими

тропическими лесами, с их влажным климатом и обильной зеленой массой. От них и остались современные нам гориллы и шимпанзе - наиболее продвинутые человекообразные обезьяны. Другие дриопитеки вышли на освоение открытых пространств, что и поставило их на ноги и повело всю дальнейшую эволюцию по пути постепенного перехода к прямохождению и освобождения рук.

Возрастом около 5 млн лет датируются ископаемые находки в горах Тироля скелета обезьяночеловека, названного Отци. Его строение близко формам современного человека, однако сильно скошенный лоб и оттопыренный большой палец на стопе (на задних конечностях) явно указывают на его недостаточный интеллект и древесный образ жизни. Вероятно, это была одна из попыток очеловечивания, но в условиях старой среды обитания закончившаяся неудачно.

В целом надо сказать, что на вероятный путь к человеку вступали многие популяции и виды обезьян, но погибали в борьбе за существование - и с хищниками, и с такими же обезьянами. Их естественный отбор шел на способность к трудовой деятельности - освобождение рук, владение орудиями и их изготовление.

Другой, вероятно параллельной, ветвью от дриопитеков 5 млн лет назад отделились австралопитеки (дословно - южная обезьяна), впервые найденные в южной Африке. Теперь скелеты австралопитеков найдены по всей Африке. Они имели рост 120 -150 см, вес 20 - 50 кг, мозг объемом 650 мл, ходили на двух ногах довольно прямо, руки были свободны. Вели стадный образ жизни, занимались охотой и собирательством, были всеядны, начинали осваивать огонь. Использовали подручные предметы как орудия труда: камни, палки, кости, но изготавливать, видоизменять орудия не умели. Австралопитеков уже относят к семейству гоминид. Однако основная их группа вымерла около 1 млн лет назад, но какая-то ветвь, по-видимому, и стала прямым предшественником человека. Хотя существует мнение, что другие обезьянолюди, наподобие уже упомянутого Отци, были нашими предками. Тогда люди представляют независимую, параллельную с австралопитеками ветвь эволюции высших приматов.

Итак, около 3 млн лет назад от боковой прогрессивной ветви австралопитеков или от других подобных предшественников отделился род Номо - человек. Всего в истории собственно человека условно выделяют три стадии: древнейшие люди, древние и современные. По биологической номенклатуре они делятся на 4 разных вида, существовавшие практически на одном ареале и сменявшие друг друга в результате острой конкурентной борьбы за существование.

Древнейшие люди (архантропы) известны по нескольким находкам в разных местах земного шара, основные - в восточной Африке. Существовали очень долго параллельно с австралопитеками. Выделяют два вида, сменявшие друг друга.

Номо habilis - человек умелый. Жил 3 - 1,5 млн лет назад, соседствуя с австралопитеками. Рост 150 см, мозг 800 мл, зубы человеческого типа,

первый палец стопы не оттопырен. Изготавливал примитивные орудия труда из гальки, вел стадный образ жизни. Был расселен по Африке, Средиземноморью, в Азии. Как создатель первой, хоть и примитивной (галечной), культуры человек умелый преодолел грань, отделяющую ископаемых человекообразных обезьян от древнейших людей.

Homo erectus - человек прямоходящий. Сменил человека умелого около 1,5 млн лет назад, хотя в это время еще существовали поздние австралопитеки. Последние находки датируются возрастом 200 тыс. лет. Встречался изолированными группами в Африке и Евразии. Известно несколько ископаемых форм человека прямоходящего, которые по строению относятся все же к одному виду. Это - питекантроп (дословно - обезьяночеловек), найденный в 1891 г. на острове Ява (Индонезия), и синантроп (китайский человек), поселения которого изучены в пещерах близ г. Пекина. Рост 160 см и больше, но формы еще не современные. Головной мозг 800 - 1400 мл, левое полушарие преобладает - значит развита праворукость. Совершенствовал каменные орудия труда, охотился, использовал огонь от лесных пожаров и умел поддерживать длительное время. Развита мышление и примитивная речь, то есть понятийное общение как следствие трудовой деятельности. Хотя уже действует социальный фактор, но продолжается и биологическая эволюция. Естественный отбор идет на физические качества, прямохождение, развитие мозга.

Древние люди (палеоантропы) жили в ледниковую эпоху - от 250 до 35 тыс. лет тому назад. Первые находки человека этого типа сделаны у реки Неандерталь в Германии в 1856 г., поэтому его и называли неандертальцем. Специалисты относят этого древнего человека к новому биологическому виду - *Homo neanderthalensis* - человек неандертальский. Был расселен по Африке, Европе, Азии. Рост 155-165 см, мозг до 1400 мл, есть подбородочный выступ - свидетель речевого общения. Использовал совершенные каменные орудия. Огонь не только поддерживали, но и умели добывать, что позволило выжить в условиях ледникового похолодания, использовать пещеры. Отмечается углубление социальных отношений: забота о близких, передача опыта, совместный труд и охота. Продолжается и отбор на совершенствование физических характеристик, формы скелета, особенно черепа.

Современные, или новые, люди (неоантропы) - *Homo sapiens* - человек разумный. Эволюционировали от прогрессивной ветви ранних неандертальцев по разным оценкам от 200 до 50 тыс. лет тому назад. Ископаемые новые люди известны как кроманьонцы - по первой находке в гроте Кроманьон во Франции в 1868 г. Обособились как новый вид в Восточном Средиземноморье - Передней Азии, откуда расселились по всей Земле.

Кроманьонец имеет все физические свойства современного человека: рост 180 см, мозговая часть черепа больше лицевой, надглазничный валик разделен на две части (бровные дуги), развитый подбородочный выступ, развитые лобные доли мозга (речь и мышление). Создает и совершенствует

кремниевые орудия труда, использует так же кость и рог. Характерна сложная трудовая деятельность. Используется одежда из шкур. Создает рисунки на скалах, в пещерах, украшения и культовые предметы в виде статуэток - зарождается современная культура. Биологическая эволюция завершилась, но продолжается эволюция социальная.

Современная биологическая изменчивость внутри вида *Homo sapiens* выражена в форме человеческих рас. Раса - категория систематическая, но это подразделения внутри единого полиморфного вида. Человеческие расы - результат расселения и географической изоляции разных популяций неантропов. Расселение человечества совершалось постоянно. Первичное расселение охватывает период от 500 до 40 тыс. лет, вторичное состоялось около 10 тыс. лет назад. В ходе расселения происходили морфологические и функциональные адаптации к разным климатическим условиям.

В процессе миграции людей в трех генеральных направлениях сформировались и три основные расы: 1) европеоидная (евразийская) раса - население Европы, южной Азии, северной Африки (до эпохи великих географических открытий и европейской колонизации, после чего началось смешение рас); 2) негроидная (австрало-негроидная; экваториальная) раса - население центральной и южной Африки и Австралии; 3) монголоидная (азиатско-американская) раса - коренное население центральной и восточной Азии, Сибири, Северной и Южной Америки.

Ни одна из рас не достигла видового обособления, так как с самого начала шло постоянное смешение рас на краях ареалов разных популяций. По этой же причине возникло множество промежуточных (малых) рас и подрас - всего их насчитывают 22. (Человеческие расы по генетическому и морфологическому статусу подобны породам и сортам в селекции животных и растений). Все расы свободно скрещиваются, обладают одинаковым интеллектуальным потенциалом. Различия уровней культуры обусловлены социальными условиями развития общества.

Живой мир возник на планете Земля вскоре после ее формирования - около 3,5 млрд лет тому назад - в результате самоорганизации из неживых химических систем. С тех времен живые организмы в составе популяций, сообществ, биогеоценозов претерпевают необратимое историческое развитие - филогенез. Основными движущими силами биологической эволюции являются наследственная изменчивость и естественный отбор популяций организмов, наиболее приспособленных к меняющимся условиям среды. Биологическая эволюция совершается параллельно и взаимообусловленно с геологической перестройкой Земли.

Сформированное биоразнообразие включает эволюционно молодые группы, а также и группы древние, создавшие такие виды, которые были способны выиграть борьбу за существование с новыми, более сложными организмами и занять свободные экологические ниши. Поэтому на современной Земле благополучно сосуществуют и взаимодействуют в

сложных биогеоценозах самые разные организмы - от бактерий и вирусов до высших растений и животных.

Человек тоже является продуктом биологической эволюции. Он относится к царству животных, типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, отряду приматов, семейству людей, роду человек. Все человечество на Земле - единый биологический вид - *Homo sapiens*, представленный многочисленными расами и подрасами, возникшими как адаптивные модификации в ходе географического расселения вида.

Полагают, что биологическая эволюция человека прекратилась, так как ее ограничивает все более прогрессирующая социальная эволюция. Действительно, эволюция человечества сопровождалась постепенным сужением действия естественного отбора в силу возникновения и развития общественных законов и создания новой, «искусственной» среды обитания. Эволюция человека превратилась в эволюцию разума. Разум Человека стал частью Биосферы Земли и движущим фактором ее дальнейшего развития. В какую сторону?

Главные направления эволюции

Биологический прогресс. Неограниченный прогресс. Биологическая стабилизация и биологический регресс

Проблему главных направлений эволюции сформулировал А.Н. Северцов в своей работе «Главные направления эволюционного процесса». Представления А.Н. Северцова об эволюции развил И.И. Шмальгаузен в работе «Пути и закономерности эволюционного процесса».

К главным направлениям эволюции относятся биологический прогресс, биологический регресс и биологическая стабилизация.

Биологический прогресс

Биологический прогресс является основным, магистральным направлением эволюции. Биологический прогресс характеризует отдельные группы организмов на определенных этапах развития органического мира.

Критерии биологического прогресса:

1. Увеличение числа особей рассматриваемой группы.
2. Расширение ареала.
3. Интенсивное формо- и видообразование.

В итоге наблюдается *выход в новую адаптивную зону с последующей адаптивной радиацией*, то есть распространение в различных условиях обитания.

В настоящее время, в состоянии биологического прогресса, безусловно, находятся покрытосеменные растения, насекомые, птицы и млекопитающие.

Существует три основных способа достижения биологического прогресса: арогенез, аллогенез и катагенез, которые закономерно сменяют друг друга. Названные способы достижения биологического прогресса будут рассмотрены ниже.

Неограниченный прогресс. Наиболее общая форма биологического прогресса называется **неограниченным прогрессом**. Его содержание составляет *осуществленное в условиях Земли развитие от простейших*

живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи. Выделяют следующие критерии неограниченного прогресса:

1. Увеличение относительной независимости от прежних условий существования.
2. Освоение более разнообразных условий обитания.
3. Повышение выживаемости особей.
4. Совершенствование информационных связей.
5. Автономизация онтогенеза.

Биологическая стабилизация

Фаза биологического прогресса сменяется фазой **биологической стабилизации**. «Стабилизация не означает прекращения эволюции, наоборот, она означает максимальную согласованность организма с изменениями среды. Стабильное состояние не бывает длительным» (И.И. Шмальгаузен).

Мощный стабилизирующий отбор способствует сохранению таксонов. Известны многочисленные *персистентные формы* – «живые ископаемые» (плеченогие, мечехвосты, гаттерия, латимерия, гинкго). У мечехвостов внутривидовой полиморфизм не меньше, чем у молодых видов членистоногих, однако любое отклонение от среднего значения признака (от адаптивной нормы) приводит к снижению приспособленности.

Биологический регресс

В том случае, если темпы эволюции данной группы организмов отстают от темпа изменений среды, фаза стабилизации сменяется фазой **биологического регресса**. Критерии регресса прямо противоположны критериям прогресса. В дальнейшем возможно превращение группы организмов в реликтовую или их вымирание. Регресс часто связан с узкой специализацией и дегенеративными явлениями. В настоящее время регрессу способствует изменение среды под воздействием антропогенных факторов – настолько быстрое, что популяции не успевают изменять свою генетическую структуру.

Нужно подчеркнуть, что биологический регресс не является фатальной неизбежностью: не существует биологических законов, ограничивающих время существования таксонов.

Арогенез (морфофизиологический прогресс) и ароморфозы

Основным способом достижения биологического прогресса является **арогенез**, или **морфофизиологический прогресс** – *процесс повышения общего уровня организации*.

Критерии арогенеза (морфофизиологического прогресса):

- а) **системные** – совершенствование систем гомеостаза и гомеореза; (гомеостаз – устойчивость состояния, например, постоянная температура тела, постоянство солевого состава, постоянство содержания O_2 и CO_2 , постоянство pH...); (гомеорез – устойчивость развития, например, способность формирования определенного фенотипа в изменяющихся условиях среды обитания);

б) **энергетические** – повышение к.п.д. организма (сравните опыление у сосны и у цветковых растений); в частном случае – повышение уровня обмена веществ (птицы, млекопитающие);

в) **информационные** – возрастание объема информации: генетической (увеличение объема ДНК в клетке) и эпигенетической (память, научение).

Следствием морфофизиологического прогресса является *общебиологический прогресс*, связанный с выходом в новую адаптивную зону. Пример общебиологического прогресса – завоевание суши сосудистыми растениями, насекомыми и позвоночными-амниотами.

Арогенез неразрывно связан с появлением ароморфозов.

Ароморфозы – это широкие анатомо-морфологические адаптации, существенно повышающие общий уровень организации рассматриваемой группы.

По представлениям А.Н. Северцова, ароморфозы – это приспособительные изменения, при которых повышается общая энергия жизнедеятельности.

По мнению И.И. Шмальгаузена, ароморфозы дают возможность использования новых ресурсов среды. В результате организмы получают в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные строго определенной средой.

Признаки становятся ароморфными только в определенном сочетании с другими признаками (например, четырехкамерное сердце у крокодилов не является ароморфозом, поскольку при наличии двух дуг аорты артериальная и венозная кровь смешивается в спинной артерии).

Ароморфозы неоднозначны по своим масштабам.

Крупнейшие ароморфозы приводят к появлению новых таксонов высшего ранга (разделов, царств). Примеры: появление электрон-транспортных цепей (что обеспечило возможность фотосинтеза и аэробного дыхания), появление белков-гистонов и ядерной оболочки (что обеспечило возможность митоза, мейоза и полового размножения), появление зародышевых листков у животных и дифференцированных тканей у растений (что привело к образованию систем органов).

Крупные и частные ароморфозы приводят к образованию таксонов примерно на уровне типов, отделов, классов.

Примеры крупных ароморфозов: появление осевого скелета – хорды, появление конечностей членистоногих и пятипалой конечности у позвоночных, появление зародышевых оболочек у насекомых и амниот, появление пыльцевой трубки и семени.

Примеры частных ароморфозов: полное разделение кругов кровообращения у птиц и млекопитающих, преобразование ротового аппарата у насекомых и млекопитающих, появление замкнутого плодолистика, цветка и плода у покрытосеменных растений.

Разумеется, четкую границу между ароморфозами различных уровней провести нельзя.

Ароморфозы – это крупные *преадаптации*, которые заранее обеспечивают организм возможность обитания в новых условиях. Вследствие ароморфозов начинается широкая *адаптивная радиация*. Концепция адаптивной радиации разработана В.О. Ковалевским (1875) и Г. Осборном (1915) независимо друг от друга. Адаптивная радиация – это разветвление предкового ствола группы организмов на отдельные ветви в ходе приспособительной эволюции. Таким образом, адаптивная радиация связана с развитием адаптаций к различным условиям среды и способов использования её ресурсов: освоение различных местообитаний, убежищ, пищевой базы, способов добывания пищи и т.д. Адаптивная радиация проявляется в разнообразии таксономических групп в пределах крупного таксона, например, в разнообразии родов и видов семейства Кошачьи, разнообразии различных семейств отряда Хищные и т.д. Например, *анцестральные* (предковые) формы млекопитающих, благодаря целому комплексу ароморфозов дали начало множеству групп, завоевавших все мыслимые адаптивные зоны:

- древесно-лазающие растительноядные (белки, приматы),
- древесно-лазающие хищные (куницы),
- наземно-лесные растительноядные (лоси, косули),
- наземно-лесные хищные (волки), наземные обитатели открытых пространств (лошади),
- подземные (кроты, слепыши),
- околотовные и полуводные (ластоногие),
- водные (китообразные),
- летающие (рукокрылые),
- обитатели переходных местообитаний (лисы, зайцы, кабаны) и т.д.

Эпиморфоз

Высшей формой ароморфоза является *эпиморфоз*. Эпиморфоз – это такой ароморфоз, который позволяет организм не подчиняться требованиям среды обитания, а овладеть средой обитания, преобразовать эту среду в соответствии со своими потребностями. Эпиморфоз – это уникальное явление в истории органического мира Земли, достигнутое человеком. В основе эпиморфоза лежит развитие коры больших полушарий головного мозга у человека. В результате происходит изменение формы позвоночника, изменение строение таза и конечностей, положения головы и других признаков, связанных с прямохождением. Перечисленные признаки обеспечивают возможность коллективного труда с использованием орудий труда, что и позволило человеку овладеть средой обитания

Аллогенез и его формы

Аллогенез – это процесс появления частных адаптаций в определенных условиях обитания, не сопровождающийся повышением общего уровня организации. Аллогенез – необходимое условие достижения биологического прогресса, поскольку любая группа организмов обитает в конкретных условиях. В результате аллогенеза в пределах ароморфозов формируются алломорфозы, теломорфозы и гиперморфозы.

Алломорфозы, или *идиоадаптации* – это анатомо-морфологические адаптации, обеспечивающие приспособленность к определенным условиям обитания. При этом организмы не испытывают ни значительного усложнения, ни упрощения уровня организации: одни органы дифференцируются далее, другие – теряют свое значение и редуцируются. Соответственно, и энергия жизнедеятельности остается на прежнем уровне. Примерами алломорфозов являются характерные признаки отрядов млекопитающих (рукокрылые, китообразные, приматы...) и семейств растений (злаки, бобовые, орхидные...).

Теломорфозы – это признаки узкой специализации. Теломорфозы связаны с переходом от общей среды к частной, более ограниченной. Примерами теломорфозов могут служить адаптивные комплексы специализированных организмов (кроты, муравьеды, хамелеоны...).

Гиперморфозы – это гипертрофированные (избыточно развитые) признаки. Примерами гиперморфозов может служить общий гигантизм (гигантские динозавры, пещерный медведь, усатые киты, слоны) или непропорциональное развитие органов (клыки саблезубых кошек, клыки бабирусы, рога ирландского торфяного оленя...).

Теломорфозы и гиперморфозы как признаки частной специализации ограничивают время существования группы организмов временем существования узкой адаптивной зоны.

Между ароморфозами и алломорфозами не всегда можно провести четкое разграничение. Например, появление чешуи у рыб, перьевого покрова у птиц и шерстного покрова у млекопитающих можно рассматривать и как частные ароморфозы, и как очень крупные алломорфозы (идиоадаптации).

Особую группу алломорфозов составляют *эпектоморфозы* – адаптации, которые, не повышая общий уровень организации, оказывают широкое воздействие на организмы и открывают им доступ в новые адаптивные зоны, например, раковина у моллюсков, панцирь у черепах. Эти признаки являются *ключевыми*, поскольку оказывают глубокое влияние на уровень организации: происходит перестройка скелетной мускулатуры с ограничением общей подвижности. Эпектоморфозы обеспечивают биологический прогресс групп на протяжении длительного эволюционного времени.

Катагенез и его формы.

Катагенез, или *общая дегенерация* – это процесс снижения общего уровня организации.

В результате катагенеза формируются катаморфозы и гипоморфозы.

а) *Катаморфозы* – это примитивные признаки, которые появляются при утрате прогрессивных признаков в ходе онтогенеза. Примером могут служить паразитические и сидячие формы, которые на личиночных стадиях ведут активный образ жизни (например, личинки асцидий имеют все черты хордовых, а у взрослых асцидий редуцируется хорда, от нервной трубки остается лишь нервный ганглий без внутренней полости, кровеносная система незамкнутая).

б) *Гипоморфозы* – это примитивные признаки, которые появляются из-за недоразвития органов, из-за остановки развития на ранних этапах онтогенеза. Гипоморфозы широко распространены у Хвостатых земноводных: у многих видов пожизненно сохраняется жаберное дыхание, а у некоторых видов жабры утрачиваются, но легкие не формируются.

Катаморфозы и гипоморфозы часто наблюдаются у паразитов. Например, утрата дыхательных ферментов у взрослой аскариды – катаморфоз (личинки аскарид – аэробы), а отсутствие пищеварительной системы и недоразвитие нервной системы у ленточных червей – гипоморфоз (по сравнению с сосальщиками). При этом у паразитических червей появляются признаки узкой специализации – теломорфозы. Например, существуют человеческая, свиная, лошадиная аскариды, бычий и свиной цепни. У ленточных червей появляется специфический отдел тела – сколекс, а также стадия финны, которая может служить для бесполого размножения (особенно у эхинококка). Кроме того, для паразитов характерны гиперморфозы: общий гигантизм (паразиты значительно крупнее свободноживущих родственных форм) и переразвитие отдельных систем органов (например, половой системы у цепней).

Неотения. Педоморфозы. Фетализация.

У многих организмов наблюдается утрата взрослого состояния. Это явление называется *педоморфоз* (точнее, педогенез). Например, у некоторых хвостатых амфибий (протеи, сирены), взрослые стадии онтогенеза полностью утрачены. С педоморфозами тесно связано явление *неотении* – способности к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза за счет раннего развития половых желез. Например, аксолотли – это неотенические личинки саламандр-амбистом, которые при неблагоприятных внешних условиях, таких, как засуха, остаются в водоемах, не проходят метаморфоз, но приобретают полностью развитые органы половой системы, что позволяет им размножаться, оставаясь личинками по состоянию большинства систем организма.

Возможна и обратная ситуация – сохранение во взрослом состоянии отдельных признаков (тканей, органов, систем органов), характерных для более ранних стадий онтогенеза; это явление называется *фетализация*. Примером фетализации служит сохранение в скелете взрослых земноводных больших количеств хрящевой ткани, характерной для эмбрионального состояния. В то же время, большинство тканей, органов и систем органов у земноводных развивается нормально, т.е. не происходит существенного нарушения интегрированных процессов онтогенеза.

Педоморфоз и фетализация позволяют избавиться от специализированного состояния признаков взрослых стадий, «подставляя» под действие естественного отбора ювенильные, зародышевые, личиночные признаки – обычно более пластичные, более универсальные, чем соответствующие особенности взрослого организма. Неотения и педоморфоз возможны только у тех групп организмов, жизненный цикл которых включает свободноживущие личиночные стадии, строение и образ жизни

которых существенно отличаются от таковых взрослых организмов (или же, как у растений, первоначально существуют два чередующихся поколения – гаметофит и спорофит, одно из которых может быть редуцировано путем педоморфоза).

В некоторых случаях педоморфозы и фетализация приводят к образованию крупных таксонов. Например, можно считать доказанным происхождение аппендикулярий – группы свободноплавающих морских животных, выделяемой в отдельный класс в составе подтипа оболочников – от асцидиеподобных предков (которые вели прикрепленную жизнь на морском дне) путем педоморфоза. Согласно А. Л. Тахтаджяну, процессы неотенизации и педоморфоза сыграли значительную роль в происхождении многих высших таксонов сосудистых растений, например путем педоморфоза произошла редукция гаметофита у цветковых.

Правило смены фаз. Правило смены фаз, разработанное А.Н. Северцовым и И.И. Шмальгаузенем, гласит, что **различные направления эволюционного процесса и пути достижения биологического прогресса закономерно сменяют друг друга в ходе эволюции.**

Ароморфозы первоначально формируются как частные алломорфозы и катаморфозы. Например, основные ароморфозы плацентарных млекопитающих представляют собой накопление частных признаков: увеличенные полушария переднего мозга с развитой серой корой (неопаллиум), четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, преобразование подвеска, квадратной и сочленовой костей в слуховые косточки, появление шерстного покрова, молочных желез, дифференцированных зубов в альвеолах, предротовой полости, плаценты.

Каждый из этих признаков в отдельности не обеспечивает существенного повышения уровня организации. Только вместе взятые они становятся ароморфозами, которые обеспечивают относительную независимость от климатических условий и неограниченное расширение пищевой базы. В этих условиях биологический прогресс достигается путем арогенеза.

Ароморфозы приводят к возможности освоения новых местообитаний. Это приводит к адаптивной радиации и формированию адаптивных зон с помощью алломорфозов. В этих условиях биологический прогресс достигается путем аллогенеза.

Дальнейшая конкуренция приводит к появлению частных приспособлений – теломорфозов и гиперморфозов.

В большинстве случаев, специализация приводит к утрате эволюционной пластичности: прогресс сменяется стабилизацией, а при быстрых и крупномасштабных изменениях среды обитания – биологическим регрессом. Однако специализированные признаки не всегда являются теломорфными. При их накоплении они могут приобрести характер ароморфозов. Тогда эволюционный цикл начинается сначала.

Нужно отметить, что регресс не всегда связан с вымиранием всей группы. Неизвестен ни один вымерший крупный таксон. В упрощенной

форме: вымирание подтипа Трилобитообразных не означает вымирания типа Членистоногих, вымирание динозавров не означает вымирания рептилий. Это подчеркивает ведущую роль ароморфозов в эволюции.

Принцип цикличности. Разными эволюционистами неоднократно отмечалось, что филогенетические преобразования самых разнообразных признаков носят циклический характер.

Литература: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7

Планы практических занятий

Тема 1 Механизмы происхождения жизни

Цели:

- дать понятие метаболических процессов в живой клетке;
- сформировать представление о механизмах происхождения жизни.

План:

- 1 Механизмы происхождения жизни, её изменчивости и эволюции – три проблемы биологии как науки.
- 2 Открытие и расшифровка генетического кода, основных звеньев синтеза белка, многих метаболических процессов в живой клетке и т.д.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные механизмы происхождения жизни.
- 2 Назовите основные звенья синтеза белка.

Тема 2 Расшифровка геномов, процессы их дифференцирования и развития

Цели:

- ознакомить с работами по расшифровке генома человека, растений и животных;
- изучить методы и подходы хромосомной инженерии.

План:

- 1 Работы по расшифровке генома человека, растений и животных.
- 2 Расшифровка геномов, процессы их дифференцирования и развития.
- 3 Создание новых искусственных геномов. Замена дефектных участков геномов, контроль за активностью геномов.
- 4 Методы и подходы хромосомной инженерии.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Какое значение имеют работы по расшифровке генома человека, растений и животных?
- 2 Назовите основные методы и подходы хромосомной инженерии.

Тема 3 Методы и подходы хромосомной инженерии

Цели:

- дать понятие об уровнях биологического исследования;
- сформировать представление об эволюционно-популяционном уровне.

План:

- 1 Проблемы коррекции этапов развития.
- 2 Физико-генетические функции организма: для растений – фотосинтез, азотификсация и др., для животных – поведение, стресс – реактивность и др.

3 Уровни биологического исследования от молекулярного до популяционного.

4 Осмысление экспериментальных данных на эволюционно-популяционном уровне (молекула-клетка-организм-популяция).

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные физико-генетические функции организма.
- 2 Какое значение имеет азотфиксация?

Тема 4 Представление о сущности жизни

Цели:

- сформировать представление о сущности жизни:
- ознакомить с основными гипотезами происхождения жизни на Земле.

План:

- 1 Определения жизни как явления во Вселенной.
- 2 Живые и неживые системы.
- 3 Уровни организации живых систем и живого вещества на Земле.
- 4 Происхождение жизни на Земле, основные гипотезы (гипотеза сотворения, гипотеза стационарного состояния, гипотеза панспермии, гипотеза самопроизвольного зарождения, гипотеза биохимической эволюции).

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные уровни организации живых систем.
- 2 Какие известны гипотезы происхождения жизни на Земле?

Тема 5 Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе

Цели:

- сформировать представление о биосфере как о глобальной живой системе;
- ознакомить с основными современными классификационными системами.

План:

- 1 Видовые формы живого вещества как функциональные элементы биосферы.
- 2 Естественная система живых организмов.
- 3 Развитие представлений о биоразнообразии. Принципы классификации.
- 4 Современные классификационные системы, как отражение представлений о темпах эволюции.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные принципы классификации.
- 2 Назовите функциональные элементы биосферы.

Тема 6 Современное представление теории вида

Цели:

- сформировать представление о теории вида;
- ознакомить с основными доклеточными формами организации живого вещества.

План:

- 1 Доклеточные формы организации живого вещества.
- 2 Вирусы, плазмиды, прионы; их организация и место в биосфере.
- 3 Клеточная форма жизни.
- 4 Перспективные направления наук о биологическом многообразии. Проблема сохранения биоразнообразия.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите доклеточные формы организации живого вещества.
- 2 Назовите клеточные формы жизни.

Тема 7 Эколого-физиологические проблемы адаптации к различным факторам среды обитания

Цели:

- изучить механизмы адаптации на клеточном, тканевом, органном, организменном уровнях;
- дать понятие стресс-реакции.

План:

- 1 Адаптация организма к экстремальным факторам среды. Механизмы адаптации на клеточном, тканевом, органном, организменном уровнях.
- 2 Космическая биология и медицина.
- 3 Стресс-реакция, ее роль в формировании адаптационных механизмов.
- 4 Методологические достижения и перспективные направления молекулярной клеточной биологии.
- 5 Синтез ДНК и теломераза.
- 6 Экспрессия генов и транскрипционные факторы

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Как происходит синтез ДНК?
- 2 Какова роль стресс-реакции в формировании адаптационных механизмов.

Тема 8 Методологические достижения и перспективные направления биологии развития

Цели:

- изучить структуру биомембран и их участие в межклеточных взаимодействиях;
- сформировать представление о об индукционном процессе.

План:

- 1 Образование белков - трансляция, фолдинг-, модификация.
- 2 Структура биомембран и участие в межклеточных взаимодействиях.
- 3 Передача внешнего сигнала в клетку и внутриклеточные медиаторы.
- 4 Клеточный цикл, апоптоз. онкогенез.
- 5 Методологические достижения и перспективные направления биологии развития.
- 6 Современные представления об индукционном процессе.
- 7 Работы П. Ньюкопа по эмбриональной индукции.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Какие функции выполняют биомембраны?
- 2 Как происходит передача внешнего сигнала в клетку и внутриклеточные медиаторы.

Тема 9 Методологические достижения и перспективные направления биологии развития

Цели:

- ознакомить с методологическими достижениями и перспективными направлениями биологии развития;
- дать понятие о Бейесовской модели процесса детерминации зародышевых структур.

План:

- 1 Многоуровневая организация структуры управления дифференцировками.
- 2 Нелинейность механизма управления дифференцировками.
- 3 Бейесовская модель процесса детерминации зародышевых структур.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные направления биологии развития.
- 2 Что представляет собой модель процесса детерминации?

Тема 10 Проблемы современной генетики

Цели:

- дать понятие о картировании генов с помощью хромосомных перестроек;
- дать понятие о картировании генов с помощью помощью соматического кроссинговера.

План:

- 1 Локализация гена в группах сцепления.
- 2 Картирование генов с помощью хромосомных перестроек.
- 3 Картирование генов с помощью соматического кроссинговера.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Как локализованы гены в группах сцепления?
- 2 Как происходит кроссинговер?

Тема 11 Структурная организация генома эукариот и прокариот

Цели:

- дать представление о гене;
- изучить строение и функционирование хромосом.

План:

- 1 Развитие представлений о гене.
- 2 Строение и функционирование хромосом.
- 3 Генетический контроль некоторых аспектов поведения человека.
- 4.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Каково строение хромосом?
- 2 Как происходит генетический контроль формирования психологических характеристик человека?

Тема 12 Успехи молекулярной генетики

Цели:

- дать понятие о мобильных элементах генома эукариот и прокариот;
- изучить мобильные элементы генома эукариот и прокариот.

План:

- 1 Мобильные элементы генома эукариот и прокариот.
- 2 Транспозоны, ретротранспозоны.
- 3 Операционный принцип организации генов прокариот.
- 4 Структурно-регуляторный принцип строения генов эукариот.
- 5 Молекулярное клонирование. Векторы для молекулярного клонирования.
- 6 Иммуногенетика. Онкогенетика.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Как построены мобильные элементы генома прокариот?
- 2 Каков принцип строения генов эукариот?

Тема 13 Современные представления о происхождении и эволюции человека

Цели:

- изучить движущие силы, антропогенеза;
- сформировать представление о современных популяционно-генетических тенденциях в эволюции человека.

План:

- 1 Движущие силы, антропогенеза.
- 2 Роль социальных факторов в смене исторических видов рода Человек.
- 3 Исторические подвиды Человека разумного.
- 4 Современные популяционно-генетические тенденции в эволюции человека.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Каковы движущие силы, антропогенеза?
- 2 Какова роль социальных факторов в смене исторических видов рода Человек?

Тема 14 Структура и задачи экологии

Цели:

- ознакомить с экологическими системами;
- определить взаимосвязь формы и функции.

План:

- 1 Экологические системы.
- 2 Экологическая ниша. Взаимосвязь формы и функции. Моделирование в экологии. Мониторинг и экологическое прогнозирование. Проблемы экологии человека.

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Какова взаимосвязь формы и функции?
- 2 Какие экологические системы Вам известны?

Тема 15 Синтетическая теория эволюции

Цели:

- дать понятие о синтетической теории эволюции;
- дать представление о содержании теоретической биологии.

План:

- 1 Синтетическая теория эволюции в свете современных представлений о механизмах микро- и макроэволюции.
- 2 Эволюционная палеонтология, эволюционная морфология животных, эволюционная гистология, эволюционная биологическая химия.
- 3 Теоретическая биология. Представления о теоретической биологии

Литература: 1,2,3,4,5,6

Контрольные вопросы:

- 1 Что изучает эволюционная палеонтология, эволюционная морфология животных?
- 2 Что изучает эволюционная гистология, эволюционная биологическая химия?

Список рекомендуемой литературы

Основная:

- 1 Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др.; Молекулярная биология клетки: В 5 т/ Пер. с англ. под ред. Г.П. Георгиева. - М.: Мир, 1986.
- 2 Мушкамбаров Н.Н. Молекулярная биология/ Н.Н. Мушкамбаров. С. Л. Кузнецов. - М., 2003.
- 3 Рис Э. Введение в молекулярную биологию: От клеток к атому/ Э. Рис, М. Стернберг. - М.: Мир, 2002.
- 4 Гилберт С. Биология развития. - М.: Мир, 1993.- Т. 1 - 3.
- 5 Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. - М.: Наука, 1999.
- 6 Кучук Н.В. Генетическая инженерия высших растений. – Киев: Наукова думка, 1997.
- 7 Родигин М.Н. Фитопатология. М.: Высшая школа, 1978; 378 С.

Дополнительная:

- 8 Гойман Э. Инфекционные болезни растений. Изд. Мир, 1954, 546 С.
- 9 Синнот Э. Морфогенез растений. Изд. ИЛ, 1963, 590 С.
- 10 Горышина Т.К. Экология растений: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1979, 368.
- 11 Атанасов А.В. Биотехнология в растениеводстве. Новосибирск, 1993, 240 С.
- 12 Рейвн П. И др. Современная ботаника.- М.: Мир, 1990.- Т.1 и 2
- 13 Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. – М.: Наука, 1986.
- 14 Корочкин Л.И. (ред.). Геном, клонирование, происхождение человека. Фрязино. Изд. «Век-2», 2004, 222 С.
- 15 Курчанов Н.А. Антропология и концепции биологии. С-П. СпецЛит, 2007, 192 С.

Методические материалы по организации СРМ

Уважаемые обучающиеся, предложенные Вам задания предназначены для самостоятельного приобретения знаний, детальной проработки изучаемого материала, закрепления получаемых в университете знаний и активизации творческой деятельности. Выполнение заданий СРО позволит Вам прийти на занятие СРОП ауд. более подготовленным к вопросам, на которые предстоит отвечать на тестировании и экзамене. Задания для самостоятельной работы помогут Вам структурировать, классифицировать и обобщить учебный материал (например, написание рефератов, составление логических схем баз знания, хронологических схем и др.).

Характеристика форм СРО:

Подготовка к занятиям - обычная форма самостоятельной работы обучающегося, включающая усвоение лекционного и практического материалов, изучение рекомендуемой литературы, конспектирование статей, отдельных разделов учебников.

Подготовка к деловой игре связана с распределением ролей, сбором материалов, который помогают обучающимся выработать навыки, необходимые для будущей профессиональной деятельности. Оформление результатов требует обобщения, составления определенных выводов и рекомендаций.

Подготовка к текущему опросу и рубежному контролю позволяет выявить знания, уровень подготовки по различным темам изучаемой дисциплины в форме собеседования, письменно или тестирования.

Реферат - краткое изложение научной и специальной литературы по определенной проблеме или анализ литературных источников с целью - научить обучающегося использовать специальную литературу, статистические данные, критически осмысливать теорию и практику рассматриваемых проблем, умение четко и логично излагать материал в письменном виде.

Доклады позволяют обучающемуся основательно изучить интересующий его вопрос, изложить материал в компактном и доступном виде, внести в текст полемику, приобрести навыки научно-исследовательской работы.

Эссе - краткое рассуждение обучающегося на определенную тему. Отличительная особенность эссе индивидуальность, необходимость самостоятельного, желательно творческого осмысления той или иной проблемы, поставленной преподавателем. Темы эссе, предлагаемые для самостоятельной работы, представляют собой конкретные вопросы по изучаемому предмету. Преподавателя интересует в первую очередь личное мнение обучающегося относительно той или иной проблемы.

Глоссарий - краткое разъяснение терминов на казахском, русском и иностранном языках по определенной теме.

Семестровые (контрольные) работы проводятся с целью отработки материала, выносимого на самостоятельное изучение, а также закрепления знаний по крупным темам или разделам дисциплины.

Курсовой проект (работа) - самостоятельные исследования и расчеты по определенной теме, в ходе выполнения которых обучающиеся приобретают навыки работы с научной, учебной, специальной литературой, документами, справочными материалами; овладевают методами поисковой деятельности, обработки, обобщения, анализа информации, получают знания по определенному предмету.

Групповой проект - самостоятельные исследования и расчеты по определенной теме группой обучающихся в количестве 3-5 человек. Каждая группа разрабатывает свой проект и проводит его презентацию.

Индивидуальный проект - выполняют обычно наиболее подготовленные обучающиеся по желанию. Проект отличается актуальностью и новизной, исследовательским характером, результаты которого могут быть доложены на конференции.

Рекомендации по подготовке реферата

В процессе изучения учебной дисциплины обучающемуся может быть предложено написание реферата по наиболее значимой изучаемой проблеме. Обучающийся также может самостоятельно инициировать написание реферата по определенной теме с целью более глубокого изучения проблемы.

Объектом реферирования может также являться отдельная монография, сборник статей или документов, статья или отдельный документ, использованный для изучения какой-либо темы.

Основная цель подготовки реферата – показать, насколько осмыслена изучаемая проблема. Написание реферата преследует и другие цели, такие как: выработка навыков самостоятельной учебно-исследовательской работы; обучение методике анализа, обобщения, осмысления информации; проверка знаний студента по изученной дисциплине.

Реферат не является научной работой в полном смысле этого слова. В нем дается только первичное осмысление и обобщение определенного объема информации, накопленной учеными и изложенной в литературе. При этом не возбраняется высказывать и свою точку зрения по освещаемому вопросу хотя бы в гипотетической форме, как предположение, которое может быть исследовано, доказано и аргументировано впоследствии.

Основные этапы работы по подготовке реферата:

- сбор и изучение литературы по теме реферата;
- анализ и систематизация информации, разработка структуры реферата;
- написание и оформление реферата.

Сбору литературы предшествует подготовка библиографического списка по теме реферата. Базой для его подготовки могут быть список рекомендуемой литературы в УМКД или библиографический список в учебнике по дисциплине, предметные каталоги публичных библиотек.

Далее приступают к разработке плана (структуры) реферата. План реферата отражает в концентрированном виде его суть. План должен быть лаконичным, чтобы можно было, взглянув на него, легко понять, о чем будет говориться в тексте.

Обычно план реферата включает в себя введение, основную часть и заключение.

Во введении приводится обоснование темы, ее актуальность и значимость, обзор литературы по теме, также должна быть четко сформулирована цель, которую автор ставит перед собой, и пути ее реализации.

Основная часть реферата содержит, как правило:

- теоретическое осмысление проблемы;
- изложение фактического материала, который аргументированно подтверждает теорию, изложенную в первом разделе.

Основная часть должна соотноситься с поставленными задачами. В зависимости от того, сколько задач стоит перед автором, возможна разбивка основной части на подразделы.

В заключении приводятся результаты осмысления проблемы, выводы, к которым приходит автор реферата, а также оценка значимости этих выводов для практики или для дальнейшего изучения проблемы, ибо нередко реферат перерастает в курсовую или дипломную работу. Выводы должны прямо соответствовать поставленным задачам.

Реферат выполняется на стандартных листах формата А4. Примерный объем реферата составляет 20-22 страницы.

Темы докладов, рефератов

- 1 Условия возникновения жизни на древней Земле.
- 2 Возможность образования органических веществ на первобытной Земле.
- 3 Возникновение пространственно обособленных микросистем.
- 4 Эволюция протоклетки на пути возникновения первичной клетки.
- 5 Возникновение и эволюция каталитической активности.
- 6 Возникновение матричного синтеза.
- 7 Данные палеонтологии о происхождении жизни на Земле.
- 8 Различные состояния биосферы и микроорганизмы.
- 9 Симбиоз как форма выживания Биосферы.
- 10 Становление биогеохимических циклов (Г.А. Заварзин)
- 11 Роль человека в возникновении и эволюции возбудителей болезней.
- 12 Эволюция человека под воздействием паразитов.
- 13 Иммуногенетика. Иммунитет и иммунный ответ.
- 14 Типы экологических взаимоотношений в биоценозах.

Примечание

В течение семестра магистранты выполняют индивидуальную работу по теме научного исследования. К работе (реферату) предъявляются следующие требования:

1. Обосновать актуальность научного исследования, теоретическую и практическую значимость.
2. Определить цель и задачи научного исследования.
3. Проанализировать квалифицированно результаты собственных исследований и сопоставить их с литературными исследованиями.
4. Представить список литературы, включающий монографии по изучаемой проблеме и первоисточники (научные статьи).
5. Доложить и обсудить представленные рефераты.

Экзаменационные вопросы

1. Глобальные проблемы биологии XXI века.
2. Основные открытия во второй половине XX века.
3. Работы по расшифровке генома человека растений и животных.
4. Решение проблем продовольственного потенциала планеты, экология обитания человека, здоровье человека, энергетики на основе биотехнологии.
5. Доместикация диких видов растений и животных.
6. Создание новых форм эукариотических организмов с реконструированными геномами.
7. Улучшение растений путём трансгенеза. Гербицидоустойчивые сорта растений.
8. Устойчивость растений к насекомым-вредителям.
9. Устойчивость растений к вирусным и бактериальным заболеваниям.
10. Животные – доноры белков, ферментов, гормонов, антител и т. д.
11. Методологический аспект достижений биотехнологии.
12. Создание искусственных биологических систем и экологическое равновесие.
13. Успехи хромосомной инженерии.
14. Управление процессом развития (дифференцировка тканей растения и систем животных).
15. Реорганизация сложных физиолого-генетических функций – поведения, стрессоустойчивости.
16. Осмысление междисциплинарных исследований, интерпретация результатов.
17. Классики отечественной науки (биологии).
18. Антропогенное воздействие на живые системы.
19. Трансгенные растения и среда обитания человека.
20. Трансгенные растения как биопродукторы белков медицинского назначения.
21. Растения продуценты антител.
22. Изменение онтогенеза растений под действием неблагоприятных факторов.
23. Создание новых искусственных геномов.
24. Проблемы коррекции этапов развития.
25. Уровни биологического исследования.
26. Уровни организации живых систем и живого вещества на Земле.
27. Современные представления о биосфере как о глобальной живой системе.
28. Доклеточные формы организации живого вещества.
29. Перспективные направления наук о биологическом многообразии.
30. Проблема сохранения биоразнообразия.
31. Эколого-физиологические проблемы адаптации к различным факторам среды обитания.
32. Адаптация организма к экстремальным факторам среды.

33. Синтез ДНК и теломераза.
34. Методологические достижения и перспективные направления биологии развития.
35. Механизмы адаптации на клеточном, организменном, популяционном уровнях.
36. Генетический контроль некоторых аспектов поведения человека
37. Проблемы биологии развития.
38. Космическая биология и медицина.
39. Современные представления о происхождении и эволюции человека.
40. Становление эволюционного учения.
41. Современные популяционно-генетические тенденции в эволюции человека.
42. Современная биоэкология.
43. Проблемы экологии человека.
44. Современные теории биологической эволюции.
45. Перспективы создания общей теории жизни.